

Maîtrise du moment de l'ovulation et aptitude au développement de l'embryon chez les ruminants

G. BARIL (1), Y. COGNIE (1), V.J.F. FREITAS (2), M.C. MAUREL (1), P. MERMILLOD (1)

(1) I.N.R.A. - P.R.M.D., 37380 Nouzilly

(2) Universidade Estadual do Ceara, Faculdade de Veterinaria, 60.715.000 Fortaleza-CE BRASIL

RÉSUMÉ – La synchronisation hormonale des chaleurs et des ovulations permet une insémination programmée des femelles sans détection de l'oestrus. Cette méthode a favorisé le développement de l'insémination artificielle et augmenté l'efficacité des schémas nationaux de sélection chez les ovins et caprins et facilité la conduite de la reproduction chez tous les ruminants.

La fertilité après oestrus induit peut être identique, voire supérieure à la fertilité obtenue après oestrus naturel, lorsque l'insémination a lieu au cours des 12 heures précédant l'ovulation. Les mécanismes responsables de la variabilité du moment d'apparition de l'oestrus et de l'ovulation après la fin du traitement sont discutés à partir des résultats obtenus dans les différentes espèces, ainsi que les améliorations éventuelles du traitement pour limiter la variabilité de la réponse.

La remise en cause de ces traitements hormonaux dans le cadre de l'agriculture biologique et la recherche de méthodes alternatives, va nécessiter de nouvelles études pour la mise en place de l'insémination artificielle dans les troupeaux.

Control of ovulation and embryo developmental competence in ruminants

G. BARIL (1), Y. COGNIE (1), V.J.F. FREITAS (2), M.C. MAUREL (1), D P. MERMILLO (1)

(1) I.N.R.A. - P.R.M.D., 37380 Nouzilly

SUMMARY – Hormonal synchronization of oestrous and ovulation allows for insemination at fixed time, without heat detection. This method increased the use of artificial insemination which improved the efficiency of selection schemes and make easier the management of ruminant reproduction. When fertilization is done within 12 h before ovulation, the fertility following oestrous synchronization is at least as high than after natural oestrous. The mechanisms responsible for the variability of the time of onset of oestrous and ovulation after synchronization treatment are discussed from results obtained in different ruminant species and methods are proposed for reducing this variability. The prohibition of hormonal treatments for natural herd management will impose research on alternative methods of oestrous synchronization to maintain the use of artificial insemination.

INTRODUCTION

Les avantages de la maîtrise du moment de l'ovulation chez les mammifères domestiques sont maintenant bien connus des éleveurs :

- gestion du troupeau plus efficace (meilleure surveillance des mises-bas et ajustement de l'alimentation aux besoins physiologiques),
- progrès génétique favorisé par la mise en place de l'insémination artificielle (IA) systématique sans détection des chaleurs,
- désaisonnement de la production chez les petits ruminants.

La maîtrise hormonale du cycle sexuel est basée sur l'association d'un blocage du développement folliculaire et de l'ovulation par un progestagène avec l'administration de gonadotrophine chorionique équine (eCG, plus connue sous le nom de PMSG) stimulant la croissance terminale des follicules à la fin de cette période de blocage. Chez la vache et la chèvre, l'injection d'un analogue de prostaglandine F_{2α} 2 jours avant la fin du traitement progestagène permet la lutéolyse et évite les effets néfastes sur la fertilité d'un traitement de longue durée (Chemineau et al. 1991). Quelle que soit l'espèce, la fertilité après IA à l'oestrus induit par ce traitement est identique voire supérieure à celle obtenue après oestrus naturel (65 % chez les ovins, les caprins et 55 % chez les bovins).

Les principaux utilisateurs de cette méthode sont les éleveurs de brebis laitières (40 % des brebis laitières sont inséminées après traitement hormonal), les éleveurs de brebis viande cherchant une production d'agneaux à contre-saison (287 000 soit 5 % des brebis sont inséminées après traitement ; Institut de l'Élevage, 1998) et les éleveurs de chèvres laitières (150 à 200 000 traitements hormonaux commercialisés/an, la quasi totalité des 70 000 IA ont lieu après traitement) pour produire du lait à la période la plus favorable à la vente et étaler la production fromagère au cours de l'année. Dans l'espèce bovine, 3 % des IA (150 000) seulement ont lieu après synchronisation des chaleurs.

La mise en place de la semence dans la période de 12 heures précédant l'ovulation étant le facteur principal de réussite de l'IA, nous allons rappeler dans une première partie les principales causes expliquant la variabilité du moment d'ovulation après traitement de synchronisation des chaleurs et leur incidence sur la fertilité des femelles inséminées. La recherche de méthodes alternatives à la synchronisation hormonale des chaleurs (traitement photopériodique et « effet mâle ») devrait se traduire par une moins bonne adéquation entre le moment d'IA et l'ovulation. L'effet du vieillissement des gamètes avant la fécondation sur l'aptitude au développement du zygote sera discuté dans la dernière partie.

1. IMPORTANCE DE L'ADEQUATION ENTRE LE MOMENT DE L'IA ET DE L'OVULATION INDUITE

Pour obtenir une fertilité élevée après IA à un moment prédéterminé par rapport à la fin du traitement d'induction- synchronisation de l'oestrus, il est impératif que le moment moyen d'ovulation soit connu et que sa variabilité soit faible. L'intervalle entre le pic préovulatoire de LH et l'ovulation est peu variable. En revanche, l'intervalle oestrus - pic de LH est variable quelle que soit l'espèce (Tableau 1).

Il est rapporté que chez toutes les espèces, l'intervalle entre la fin du traitement progestagène et l'oestrus est très variable (figure 1). Chez la brebis, il a été montré que la race, la saison, la méthode de synchronisation, la dose et le moment d'injection de eCG, la présence du mâle, l'âge et la condition corporelle, peuvent influencer le moment d'apparition de l'oestrus après la fin du traitement (voir Evans, 1988 (ovins) ; Gordon, 1997 (bovins)). L'hypothèse avancée pour expliquer ce phénomène chez la brebis, est la possible variabilité de la population folliculaire entre individus à la fin du traitement progestagène (Robinson, 1988). Chez la vache, il existe une corrélation négative élevée ($r = -0,90$) entre le diamètre du follicule préovulatoire au début de la lutéolyse et l'intervalle entre cette

lutéolyse et le pic de LH (Sirois et Fortune, 1988). Cependant chez la chèvre, aucune relation n'a été mise en évidence entre la population folliculaire et l'intervalle fin de traitement - début de l'oestrus (Freitas et al, 1996b). Par ailleurs chez les caprins, une plus grande variabilité de l'intervalle lutéolyse-oestrus est observée après oestrus naturel qu'après oestrus synchronisé (Tableau 2).

L'effet du moment d'apparition de l'oestrus induit par traitement hormonal sur la fertilité après IA programmée a été examiné dans les différentes espèces (Tableau 3).

Tableau 1 : Intervalle oestrus - pic LH et pic LH - ovulation (heures, moyenne \pm SD) après traitement progestagène - eCG

Espèce	Race	Oestrus- pic LH	Pic LH- ovulation
Ovine	B.Leicester* Mérinos	1,7 \pm 2,6	21 à 26h (Cumming et al,1973)
	Romanov	17,5 \pm 6,0	24,3 \pm 2,1 (Cognié, non publié)
Caprine	Alpine	13,7 \pm 5,0 (Freitas et al, 1997a)	18 à 24h pour 71% chèvres (Leboeuf et al, 1996)
Bovine	Holstein	1,0 \pm 4,8 (Bernard et al, 1983)	26,0 \pm 4,0
	Cularde	3,58 \pm 6,03 (Maurel et al, 1994)	-----

Tableau 2 : Evénements préovulatoires (heures, moyenne \pm écart type) après le retrait de l'éponge (cycle synchronisé) ou après lutéolyse naturelle chez la chèvre

Cycle	Début oestrus	Début pic LH	Oestrus - pic LH
Synchronisé	33,0 \pm 6,8 ^a	43,4 \pm 5,7 ^a	12,0 \pm 4,4
Naturel	76,0 \pm 33,0 ^b	90,0 \pm 36,0 ^b	14,5 \pm 6,8

a vs b pour une même colonne: P<0,05

Extrait de Freitas et al, 1997b

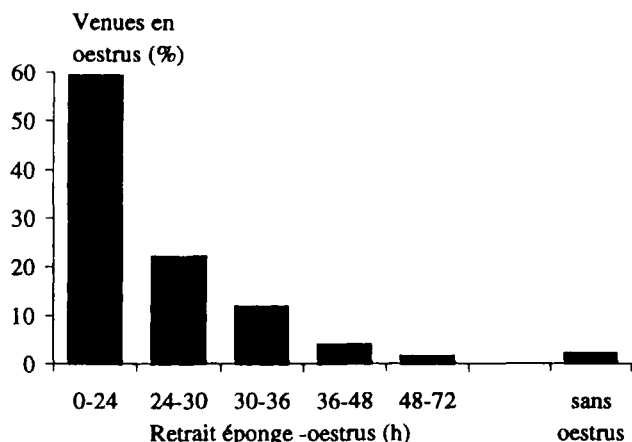
Tableau 3 : Fertilité (% mises-bas) à l'IA en fonction du moment d'apparition de l'oestrus après la fin du traitement progestagène

Espèce	Début de l'oestrus	Fertilité (%)	Auteurs
Brebis	\leq 36h	71,1 ^a	Brice, 1991
	$>$ 36h	46,1 ^b	
Chèvre	\leq 30h	65,0 ^a	Baril et al, 1993
	$>$ 30h	33,3 ^b	
Vache	\leq 36h	46,3	Maurel et al, 1994
	$>$ 36h	35,1	

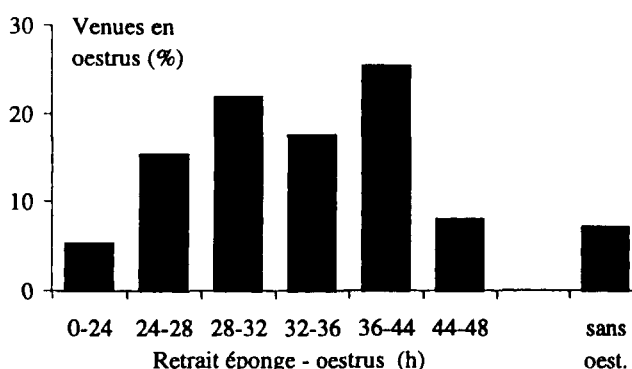
a vs b: P<0,01

Figure 1 : Répartition des venues en oestrus après traitement hormonal

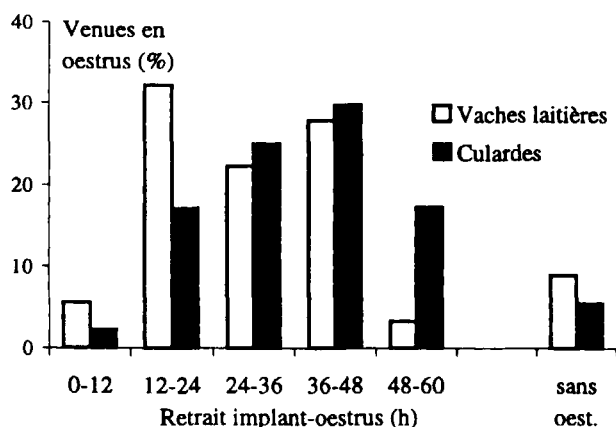
Chèvres Alpine et Saanen (Baril et al. 1993)



Brebis Lacaune (Brice, 1991)



Vaches laitières et culardes (Chupin, 1982).



Ces résultats mettent en évidence que les moments optimum d'IA choisis pour effectuer une intervention systématique sur le troupeau (brebis : 55 h, chèvre : 43-45 h après le retrait de l'éponge vaginale de FGA, génisse 48 h, vache 56 h après le retrait de l'implant de Norgestomet) conviennent lorsque le moment d'apparition de l'oestrus se situe avec une faible variabilité entre 20 à 30 h chez la chèvre et 24 à 36 h chez la brebis et la vache.

Dans les troupeaux où l'apparition du pic préovulatoire de LH a pu être détectée à l'aide de la méthode immuno-enzymatique de dosage rapide : Reprokit (Sanofi Santé Nutrition Animale, Libourne, France), il est possible de mettre en évidence l'intervalle optimum entre le pic préovulatoire de LH et l'IA programmée pour obtenir un taux de fertilité élevé (Tableau 4).

Tableau 4 : Fertilité (% mises-bas) en fonction de l'intervalle entre le pic préovulatoire de LH et l'IA

Espèce	Race	Intervalle pic LH-IA (h) et Fertilité (%)			
		≥ 23	9,4	19-7	57,1
Brebis ^a	Manech	≥ 23	9,4	19-7	57,1
Chèvre ^b	Saanen	≥ 25	40,0	24-17	61,2
Vache ^b	Cularde	≥ 22	39,5	20-12	53,8
				≤ 8	37,8

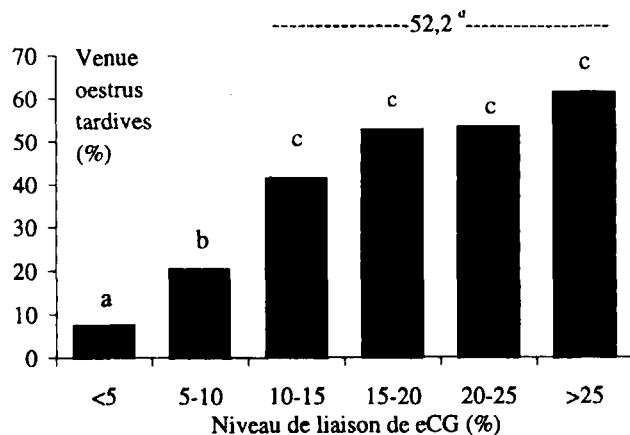
Prélèvements pour dosage LH: (a) à 8h d'intervalle, (b) à 4h d'intervalle

Extrait de Maurel et al, 1992 a et b et 1994

Chez les chèvres qui viennent en oestrus tardivement (plus de 30 h après le retrait de l'éponge vaginale) et dont la fertilité à l'IA programmée est faible, la prolificité n'est pas diminuée (Baril et al, 1993). De plus, une IA retardée de 6 h, permet chez ces femelles, d'obtenir une fertilité normale (Leboeuf, résultats non publiés). Ces observations suggèrent que la baisse de fertilité est la conséquence d'une IA réalisée trop tôt par rapport à l'ovulation et non pas d'une réponse ovulatoire anormale suite au traitement.

L'analyse des résultats de fertilité, a par ailleurs permis de montrer chez la chèvre, que la fréquence des oestrus tardifs augmente avec l'apparition dans le plasma sanguin, d'une liaison anti-eCG, consécutive à la répétition des traitements au cours de la vie de la femelle (Figure 2).

Figure 2 : Fréquence d'apparition des venues en oestrus tardives¹ en fonction du taux de liaison de eCG avant traitement chez la chèvre laitière (Baril et al, 1996)



a vs b ; b, vs, d : P<0,01 ; b vs c : P<0,05.

¹ : venues en oestrus plus de 30h après le retrait de l'éponge.

Ce phénomène également observé chez la brebis (Brice et al, 1995), a pour conséquence une diminution de la fertilité à l'IA effectuée à un moment prédéterminé par rapport à la fin du traitement d'induction-synchronisation de l'oestrus (Tableau 5).

La présence de cette liaison anti-eCG ne permet pas d'expliquer tout problème de fertilité après traitement de synchronisation de l'oestrus et IA chez les petits ruminants. La fertilité diminue significativement lorsque les taux de liaison de eCG sont supérieurs à 10 % chez la chèvre ou 6 % chez la brebis mais cela ne représente respectivement que 17,7 et 15,7 % des femelles dans ces espèces. De plus, la présence d'un taux de liaison élevée n'est pas toujours associée à l'apparition d'oestrus tardif et réciproquement l'apparition d'oestrus tardif n'est pas toujours liée à la présence d'un taux de liaison élevée (Baril et al, 1998).

Tableau 5 : Pourcentage de mises bas après traitement hormonal et insémination artificielle en fonction du taux de liaison de eCG à la pose de l'éponge vaginale

Espèce	% liaison de eCG	Nb. de femelles	% mises -bas	Auteurs
Chèvre	<10	427	65,1 ^a	Baril et al, 1996
	≥10	92	43,5 ^b	
Brebis	<6	507	64,0 ^c	Brice et al, 1995
	≥6	95	50,0 ^d	

a vs b, c vs d : P<0.01

2. DES MODIFICATIONS DU TRAITEMENT DE SYNCHRONISATION DE L'OESTRUS SONT ELLES ENVISAGEES POUR AMELIORER SON EFFICACITE ?

2.1 UTILISATION DE L'EFFET MÂLE

Chez la brebis, lorsque l'effet mâle est effectué à la fin du traitement FGA-eCG, la fertilité et la prolificité sont significativement améliorées à condition que l'IA soit avancée de 5 h par rapport à la fin du traitement (Cognié et al. 1984). Pour cette même espèce, le remplacement de eCG par l'introduction des béliers à la fin du traitement progestagène permet d'obtenir un taux de fertilité identique au traitement classique après une lutte naturelle (Cognié, 1988). Les niveaux de fertilité et de prolificité après ces traitements simplifiés suivis d'une IA programmée mériteraient d'être précisés.

2.2 AUGMENTATION DES CONCENTRATIONS PLASMATIQUES DE PROGESTAGÈNE À LA FIN DU TRAITEMENT

Chez la brebis, la synchronisation de l'oestrus et du pic pré-ovulatoire de LH est améliorée par la pose d'un 2^e CIDR (Thompson et al, 1992). La fertilité après IA programmée suite à l'utilisation d'éponges imprégnées de 45 mg de FGA est significativement supérieure à celle observée après utilisation d'éponges de 40 mg de FGA (56,7 vs 51,1 %, P < 0,01 ; Centre d'Insémination des Ovins Pyrénéens, communication personnelle).

Cependant chez la chèvre laitière, l'augmentation des concentrations de progestagène par la mise en place d'une seconde éponge vaginale de 45 mg de FGA en fin de traitement, ne modifie pas le moment moyen ni la variabilité du moment d'apparition de l'oestrus et provoque une diminution de la fertilité après IA (Tableau 6).

Tableau 6 : Fertilité (% mises-bas) à l'IA chez des chèvres traitées avec une ou deux éponges de 45 mg de FGA

Traitement	Fertilité	
	Troupeau alpin	Troupeau Saanen
1 éponge	87,5 ^a	58,8
2 ^e éponge à J7	61,5	52,9
2 ^e éponge à J9	50,0 ^b	52,6

a vs b : P<0,05

Extrait de Freitas et al, 1996a

Une imprégnation trop longue, ou des doses trop importantes

de progestagène peuvent nuire à la remontée des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles et diminuer la fertilité (Quinlivan et Robinson, 1969). Outre une légère augmentation de la dose de progestagène pour certaines races de brebis, il n'est pas envisageable de réduire la variabilité du moment d'apparition de l'oestrus et de l'ovulation en modifiant le traitement progestagène.

2.3. ADMINISTRATION DE GnRH POUR CONTRÔLER LE MOMENT DE L'OVULATION

Chez la brebis superovulée, l'apport supplémentaire de GnRH un jour après le retrait des éponges permet de regrouper 24 heures plus tard une partie des ovulations. Cependant, il s'en suit une apparition d'ovulations surnuméraires 12 à 24 h plus tard chez 60 % des femelles traitées (Cognié et al, 1987). Ce traitement s'est avéré inefficace pour améliorer la fertilité des brebis après IA programmée (Walker et al, 1989 ; Eppleston et al, 1991).

Chez la vache, l'injection de GnRH 24 h après PgF2α conduit à une diminution de la fertilité après IA programmée avec une augmentation de la fréquence des cycles courts (35 vs 3 %). L'injection de GnRH 48 h après PgF2α n'a pas d'effet sur la durée du cycle mais ne permet pas d'améliorer la fertilité (MacMillan et Burcke, 1996).

2.4. SUPPRESSION DU FOLLICULE DOMINANT

Il a été observé qu'après une croissance prolongée du follicule destiné à l'ovulation, la fertilité est plus faible qu'après ovulation d'un follicule récemment recruté (Stock and Fortune, 1993). Ceci a suscité chez la vache une amélioration possible du traitement classique de synchronisation des chaleurs. La régression du follicule dominant obtenue au début du traitement progestagène par injection de GnRH, permet l'apparition d'une nouvelle cohorte folliculaire et l'amélioration de la fertilité à l'oestrus induit (60,6 vs 43,4 %, P < 0,05 ; Tatcher et al, 1996).

Dans la mesure où les consignes d'application sont respectées, les traitements de synchronisation demeurent des outils efficaces pour la réalisation programmée de l'IA et facilitent ainsi le progrès génétique par la voie mâle. Cependant des modifications de la conduite d'élevage, telle que le nombre de traites par jour chez la brebis Sarde (2 vs 1), a comme conséquence une diminution du taux de fertilité après synchronisation des chaleurs et IA, alors que chez les brebis traitées une seule fois par jour, le moment d'ovulation n'est pas retardé de façon significative (Branca et al, 1983).

Le développement de l'agriculture biologique remet en cause l'utilisation des traitements hormonaux dans les élevages (Bouilhol, 1998), et des alternatives à ces traitements sont actuellement étudiées chez les caprins et les ovins (associations traitements lumineux et effet mâle). Ces alternatives nécessiteront la détection des chaleurs pendant plusieurs jours et se traduiront probablement par une moins bonne adéquation entre l'ovulation et le moment d'IA. Par conséquent, les effets du vieillissement des gamètes sur la fertilité devront être précisés.

3. BAISSSE DE LA FERTILITE LIEE AU VIEILLISSEMENT DES GAMETES

Dès 6 heures après l'ovulation, les ovocytes subissent des changements qui réduisent leur aptitude à la fécondation, et le risque de développement anormal augmente (Juetten et Bavisser, 1983). Le vieillissement des gamètes serait responsable d'une part importante des mortalités embryonnaires précoces observées chez la femme (Wilcox et al, 1998). Les accouplements pratiqués à des délais variables après l'ovulation ont montré que les œufs de vache et de brebis demeurent fécondables 24 h après l'ovulation sans anomalies apparentes. Le taux d'œufs fécondés diminue cependant avec le temps, puisque 64 à 70 % sont fécondés après un délai post ovulatoire de 24 h au lieu de 90 % lorsque ce délai est nul (Thibault,

1967). Ces observations ont depuis été confirmées chez la vache, par Kähn (1992), qui a montré que la fertilité après IA diminue significativement lorsque l'intervalle de temps entre l'ovulation et l'IA post ovulatoire augmente (Tableau 7). Thibault (1967) rapporte aussi, que le vieillissement de l'œuf est plus rapide chez la truie, la lapine ou le hamster, espèces chez lesquelles des fécondations anormales sont observées dès 10 h après l'ovulation.

Tableau 7 : Effet du moment de l'IA post ovulatoire sur la fertilité chez la vache

Intervalle ovulation - IA (h)	Nb. de vaches inséminées	Fertilité (%)
0-9 h	13	69
9-18 h	20	25
>18 h	4	0

Extrait de Kähn, 1992

De même, l'augmentation de la durée de conservation de la semence de taureau avant l'IA, provoque une élévation de la mortalité embryonnaire (Salisbury et al, 1952). Des recherches sont en cours à l'INRA pour augmenter la durée de conservation de la semence fraîche chez les ovins et les caprins sans diminuer la fertilité après IA.

L'étude du vieillissement de l'ovocyte chez la vache après fécondation in vitro, a montré que la pénétrabilité de la zone pellucide est déjà significativement diminuée après un séjour de 12 h dans l'oviducte (Pavlock et al, 1988). Dans cette espèce, lorsque la période de maturation ovocytaire in vitro est augmentée de 10 h (34 vs 24 h), le taux d'œufs pénétrés reste identique mais le pourcentage d'embryons se développant jusqu'au stade blastocyste est significativement diminué (Long et al, 1994). Après une augmentation de 16 h de la durée normale de maturation (40 vs 24 h), la proportion d'œufs normalement fécondés chute significativement (33 vs 71 % ; $P < 0,05$). Ceci est lié à un retard de décondensation du noyau mâle et à la rétention du 2^e globule polaire (Pavlock et al, 1997).

Ces résultats récents obtenus après fécondation in vitro traduisent, en terme d'aptitude au développement de l'œuf, les anomalies morphologiques observées chez l'œuf âgé de souris (Szollosi, 1971) ou de lapine (Collas et Robl, 1990). Ils renforcent également l'hypothèse émise par Thibault (1967) selon laquelle les fécondations issues de la rencontre de gamètes âgés conduisent à une proportion élevée d'embryons non viables possédant un nombre anormal de chromosomes.

Ces observations concernant le vieillissement in vitro des ovocytes bovins et ses conséquences sur les premiers stades du développement embryonnaire mériteraient d'être complétées par des études in vivo et étendues aux autres espèces de mammifères domestiques.

CONCLUSION

Les méthodes de contrôle du moment de l'ovulation actuellement utilisées en routine chez les ruminants domestiques ont été élaborées il y a plus de 20 ans et malgré les nombreux travaux réalisés depuis, le moment de l'ovulation après traitement hormonal n'est pas totalement maîtrisé. La production d'hormones non immunogènes pour la brebis et la chèvre, pourrait contribuer à éliminer l'effet néfaste de la répétition des traitements. Malgré la variabilité du moment de l'ovulation qui subsiste, les traitements actuels présentent néanmoins une efficacité très satisfaisante, qui a permis de développer l'IA chez les ovins et les caprins améliorant ainsi l'efficacité des schémas nationaux de sélection dans ces espèces. L'induction-synchronisation des chaleurs et de l'ovulation s'est égale-

ment avérée efficace pour mieux maîtriser les périodes de production des élevages ovins et caprins et faciliter la conduite de la reproduction chez les ruminants.

Cependant, le développement récent de l'agriculture biologique conduit à une remise en cause des traitements hormonaux de contrôle de la reproduction. Chez la brebis et la chèvre, l'association d'un traitement photopériodique à l'effet mâle, constitue une alternative pour l'induction de l'oestrus et de l'ovulation en période d'anoestrus saisonnier. Des travaux sont en cours à l'INRA, pour vérifier la répartition dans le temps des oestrus et des ovulations suite à la pratique de cette méthode alternative et déterminer dans quelles conditions l'IA pourra alors être réalisée. Si la synchronisation de l'ovulation est inférieure à celle observée suite à l'application des traitements hormonaux, des études devront alors être mises en place, d'une part, pour préciser les possibilités de vieillissement de l'ovocyte et d'autre part, pour augmenter la durée de fécondance des spermatozoïdes après qu'il aient été déposés dans les voies génitales femelles. Un système permettant le relargage progressif des spermatozoïdes dans le tractus génital de la femelle après encapsulation, en cours d'étude chez les bovins (MacMillan et Burcke, 1996), pourrait permettre de palier à la variabilité du moment de l'ovulation.

Baril, G., Leboeuf, B., Saumande, J. 1993. *Theriogenology*, 40, 621-628

Baril, G., Remy, B., Leboeuf, B., Beckers, J.L. and Saumande, J. 1996. *Theriogenology*, 45, 1553-1559

Baril, G., Freitas, V.J.F., Saumande, J. 1998. *Revue de Médecine Vétérinaire*, 149, 359-366

Bernard, C., Valet, J.P., Béland, R., Lambert, R.D., 1983. *J. Reprod. Fert.*, 68,425-430.

Bouilhol, M., 1998. *B.T.I.A.*, 88, 13-16

Branca, A., Cappai, P., Cognié, Y., 1983. III Symposium Intern. de ordeno mecanico de pequenos ruminantes. May 1983, Valladolid, Espana.

Brice, G., 1991. Document ITOVIC

Brice, G., Bodin, L., Remy, B., Maurel, M.C., Beckers, J.F., 1995. *Renc. Rech. Ruminants*, 2, 391-394

Chemineau, P., Cognié, Y., Guérin, Y., Orgeur, P., Vallet, J.C. 1991. In « Training manual on artificial insemination in sheep and goats », No. 83, pp.222. FAO (Editor) via delle Terme di Caracalla, 00100 Rome, Italy.

Chupin, D., 1982. In « Muscle hypertrophy of genetic origin and its use to improve beef production », J.W.B. King and F. Menissier (ED.), M. Nijhoff publ. (The Hague), 575-587.

Cognié, Y., Colas G., Thimonier, J., 1984. In « The reproductive potential of cattle and sheep ». Ed. INRA publ., 1984. Les Colloques de l'INRA, n° 27, 175-190.

Cognié, Y., Theron, M.C., Crozet, N., 1987. 3^e Réunion AETE, Lyon 4-5 septembre 1987, 64

Cognié, Y., 1988. *INRA Prod. Anim.*1, 83-92

Collas, Robl, 1990. *Biol. of Reprod.* 43, 877-884

Cumming, I.A., Buckmaster, J.M., Blockey, M.A. de B., Goding, J.R., Winfield, C.G., Baxter, R.W., 1973. *Biol. Reprod.*, 9, 24-29

Gordon, I., 1996. In « Reproduction in cattle and buffaloes » vol. 1. CAR International, Wallingford, Oxon OX10 8DE, UK.

Eppleston, J., Evans, G., Roberts, E.M., 1991. *Anim. Reprod. Sci.*, 26, 227-237

Evans, G., 1988. *Aust. J. of Biol. Sci.*, 41, 103-116

Freitas, V.J.F., Baril, G., Saumande J., 1996a. *Theriogenology*, 46, 1251-1256

Freitas, V.J.F., Baril, G., Bosc, M., Saumande J., 1996b. *Theriogenology*, 45, 1561-1567.

Freitas, V.J.F., Baril, G., Saumande J., 1997a. *Anim. Reprod. Sci.*, 46, 237-244.

Freitas, V.J.F., Baril, G., Martin, G., Saumande, J., 1997b. *Reprod. Fert.*, 9, 551-556

Institut de l'Elevage, 1998. *Compte-rendu de l'Association Nationale Insémination Ovine n° 2711*

Juetten, J., Bavister, B.D., 1983. *Gamete Research* 8 : 219-230

- Kähn, W., 1992.** Anim. Reprod. Sci., 27, 113-121
- Leboeuf, B., Bernelas, D., Pougard, J.L., Baril, G., Maurel, M.C., Boué, P., Terqui, M., 1996.** VI Intern. Conf. on goats, 6-11 May 1996, Beijing, China, 2, 828
- Long, C.R., Damiani, P., Pinto-Correia, C., MacLean, R.A., Duby, R.T., Robl, J.M., 1994.** J. of Reprod. and Fertil., 102, 361-369
- MacMillan, K.L., Burcke, C.R., 1996.** Anim. Reprod. Sci., 42, 307-320
- Maurel, M.C., Arranz, J.M., Belloc, M., Brice, G., Briois, M., Hervé, D., 1992a.** 8^e Réunion AETE, Lyon 11-12 septembre 1992, 184
- Maurel, M.C., Leboeuf, B., Baril, G., Bernelas, D., 1992b.** 8^e Réunion AETE, Lyon 11-12 septembre 1992, 186
- Maurel, M.C., Thiery, P., Ménissier, F., Astruc, S., Bouguennec, B., Saumande, J., 1994.** Renc. Rech. Ruminants, 1, 217-220
- Pavlock, A., Torner, H., Motlik, J., Fulka, J., Kauffold, P., Duschinski, V., 1988.** Anim. Reprod. Sci., 16, 207-213
- Pavlock, A., Kalab, P., Boback, P., 1997.** Zygote 5, 235-246
- Quinlivan, T.D., Robinson, T.J., 1969.** J. Reprod. Fertil., 19, 73-86
- Robinson, T.J., 1988.** In « Controlled breeding in sheep », edited by J.K. Findlay, Medical Research Centre, Prince Henry's Hospital, Melbourne, Australia
- Salisbury, G.W., Bratton, R.W., Foote R.H., 1952.** J. Dairy Sci. 35, 256-260
- Sirois, J., Fortune, J.E., 1988.** Biol. Reprod., 39, 308-317
- Stock, A.E. and Fortune, J.E., 1993.** Endocrinology, 132, 1108-1114
- Szollozi, D., 1971.** Am. J. of Anat., 130, 209-226
- Thatcher, W.W., de la Sota, R.L., Schmitt, E.J.P., Diaz, T.C., Badinga, L., Simmen, F.A., Staples, C.R., Drost, M., 1996.** Reprod. Fertil. Dev., 8, 203-217
- Thibault, C., 1967.** Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys., 7, 5-23
- Thompson, J.G., Simpson, A.C., James, R.W., Tervit, H.R., Asher, G.W., Peterson, A.J., 1992.** Proc. of NZ Soc. Anim. Prod., 52, 171-174
- Walker, S.K., Smith, D.H., Ancell, P., Seamark, R.F., 1989.** Theriogenology, 31, 555-564
- Wilcox, A.J., Weinberg, C.R., Baird, D.B., 1998.** Human Reprod., 13, 394-397