

EFFETS D'EXTRAITS DE PEPINS DE RAISINS SUR LES PARAMETRES METABOLIQUES CHEZ LES POULES REPRODUCTRICES

**Barbe Alix¹, Mellouk Namya¹, Ramé Christelle¹, Grandhayé Jérémy¹, Venturi Eric²,
Ciot Marine², Staub Christophe², Petit Angélique¹, Anger Karine³, Chahnamian
Marine³, Ganier Patrice³, Callut Olivier³, Cailleau-Audouin Estelle⁴, Metayer-Coustard
Sonia⁴, Mairel François⁵, Riva Antonella⁵, Froment Pascal¹, Dupont Joëlle¹**

¹INRA, UMR085 Physiologie de la Reproduction et des Comportements PRC - 37380
NOUZILLY,

²INRA, Unité Expérimentale de Physiologie Animale de l'Orfasière UEPAO - 37380
NOUZILLY

³INRA, Unité Expérimentale du Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours UEPEAT – 37380
NOUZILLY

⁴INRA, UMR Biologie des Oiseaux et Aviculture – 37380 NOUZILLY

⁵INDENA – 37095 TOURS

joelle.dupont@inra.fr

RÉSUMÉ

Les poules reproductrices de type chair, alimentées à volonté et sélectionnées pour une croissance rapide présentent un engraissement excessif entraînant des troubles musculaires et cardiaques. Afin de réduire cet engraissement, une restriction alimentaire est pratiquée en élevage. Cependant, cette pratique alimentaire est source de stress et génère de l'agressivité. Les Extraits de Pépins de Raisins (EPR), riches en polyphénols, ont été envisagés comme complément alimentaire pour réduire l'engraissement. Ainsi, 4 groupes ont été constitués : témoin (A), supplémenté avec 0,5% (B) ou 1% (C) d'EPR dès 4 semaines et supplémenté avec 1% dès la naissance (D). L'ingéré (mesure des refus) et le poids corporel ont été évalués ainsi que l'engraissement par échographie, de 4 à 40 semaines. Enfin le poids des descendants a été déterminé à l'éclosion et à 10 jours d'âge. Seul le groupe D présente une diminution significative du poids corporel sans variation de l'ingéré alimentaire. Dans ce dernier groupe, l'engraissement est diminué pendant la croissance et la pré-ponte. Par dosage plasmatique, nous observons aussi une diminution de la concentration en triglycérides. Les concentrations plasmatiques de cholestérol, de calcium et le niveau de stress oxydatif varient entre les groupes. Notamment, le stress oxydatif est significativement diminué dans le plasma des trois groupes supplémentés en EPR. En conclusion, une supplémentation de 1% d'EPR dès la naissance réduit la croissance et le stress oxydatif sans modifier l'ingéré. Enfin, la supplémentation en EPR augmente significativement le poids des descendants à l'éclosion (groupes B et D) et à 10 jours d'âge (groupes B, C et D) par rapport au groupe témoin (groupe A).

ABSTRACT

Effects of Grape Seed Extract on metabolic parameters in broilers breeder hens

Overfed hens selected for their rapid growth and fed with an *ad libitum* diet show an excessive fattening level and cardiac and muscular disorders. In order to reduce the fattening level, a restricted diet is used in breeding. However, this restricted diet induces stress and aggressive behaviour. Grape Seed Extract (GSE), rich in phenolic compounds, could be used as a supplementation to decrease the fattening level. Hens were divided in 4 groups: control (A), supplemented from the growth period with 0.5% (B) and 1% (C) of GSE and supplemented with 1% since the birth (D). The food intake, the body weight and the fattening level (by ultrasonographic examinations) were assessed from 4 to 40 weeks. Finally, the body weight of the offspring was determined for each group at the hatching and 10 days after. Only in D group, we observed a reduction in the body weight without alteration of food intake. The fattening level decreased during the growing period and before laying. We showed a decrease in the plasma triglyceride concentration. Moreover, the concentrations of plasma cholesterol, calcium and the oxidative stress level were variable according to the groups. Particularly, the oxidative stress level was reduced for all GSE supplemented groups. To conclude, a supplementation with 1% of GSE from the birth reduced the growth and the oxidative stress level without alteration of food intake. Finally, the GSE supplementation significantly increased the body weight of the offsprings at hatching (B and D groups) and 10 days after (B, C and D groups) as compared to the control group (A group).

INTRODUCTION

L'élevage des poules reproductrices de type chair est issu d'une sélection de la descendance tournée vers la recherche d'une croissance de plus en plus rapide. Cette sélection a engendré des répercussions sur les mères qui ont des niveaux de consommation ad libitum très importants engendrant un poids vif élevé, des difficultés à se déplacer, à se reproduire et souffrent de défaillances cardiaques ou respiratoires. Afin de résoudre ces différents problèmes, une restriction alimentaire est instaurée permettant de contrôler la quantité d'aliment ingéré. Cette pratique a provoqué l'apparition de comportement agressif et une augmentation du stress. Le stress engendre des problèmes de bien-être comme l'augmentation du piquage due au stress (Bowling et al., 2018) mais aussi des modifications de l'indice de consommation ainsi que des problèmes de développement des embryons, dépendant de l'alimentation maternelle. En effet, l'alimentation maternelle fournit des antioxydants naturels comme la vitamine E, des caroténoïdes et des minéraux qui sont transférés de la nourriture vers le jaune d'œuf et les tissus embryonnaires (Surai P et al., 2012). Les polyphénols sont connus pour leurs propriétés anti-oxydantes mais aussi pour leur capacité à réduire la prise alimentaire et l'engraissement (Pons et al., 2016). Ainsi, le pépin de raisin, riche en composés phénoliques et notamment en proanthocyanidines a été envisagé comme supplémentation afin de réduire, entre autre, l'engraissement des poules reproductrices. Les effets des EPR (Extraits de Pépins de Raisins) ont déjà été étudiés sur le syndrome métabolique chez différentes espèces. Ainsi, il a déjà été démontré que l'administration d'EPR chez le rat augmente l'absorption du glucose et diminue la concentration d'insuline (Akaberi et al., 2016). De plus, sur le tissu adipeux, les EPR stimulent la lipolyse et inhibent la lipogenèse. Enfin, chez différents modèles animaux, l'administration d'EPR diminue la concentration plasmatique des triglycérides et de cholestérol (Adisakwattana et al., 2010 ; Yamakoshi et al., 1999 ; Emiliano et al., 2011). Les EPR diminuent le stress oxydatif induit par un pontage coronarien. Plus précisément, nous nous sommes intéressés aux hormones sécrétées par le tissu adipeux, appelées adipocytokines. Ces hormones sont impliquées dans de nombreuses fonctions notamment le métabolisme énergétique. Des études précédemment réalisées dans notre laboratoire ont permis d'établir une corrélation entre une adipocytokine en particulier, la chémérine, avec le niveau d'engraissement (Mellouk et al., 2018). Nous émettons l'hypothèse qu'une supplémentation en EPR riche en polyphénols permettrait de diminuer l'engraissement des mères sans affecter leur croissance mais également celle de leurs descendants. De ce fait, nous avons établi un protocole *in vivo*, consistant à évaluer les effets de différentes concentrations de pépins de raisins, appliquées à 2 stades de croissance, sur l'ingéré, le poids et

l'engraissement mais aussi sur les concentrations plasmatiques de marqueurs métaboliques et des adipocytokines.

1. MATERIELS ET METHODES

Le protocole mis en place a reçu un avis favorable par le comité d'éthique (CEEA VdL, n°019) sous le numéro APAFIS#102376201706151202940 v3.

1.1. Les animaux

Trois cent vingt-quatre poussins femelles de type chair (Cobb500) ont été répartis, au sol, en groupe homogène d'environ 12 dans 27 parquets de 3m² et élevés au sein de l'Unité Expérimentale du Pôle d'Expérimentation Avicole de Tours (UEPEAT) selon les conditions classiques d'élevage.

1.2. Les régimes alimentaires

Du 1^{er} jour à la 4^{ème} semaine (période Démarrage), tous les animaux sont alimentés à volonté avec 2 régimes différents : témoin et EPR 1% du poids de l'aliment. A partir de la 4^{ème} semaine (période de Croissance), tous les animaux sont restreints selon la courbe du sélectionneur et les animaux du lot témoin sont séparés de nouveau en 3 lots : témoin (A, 8 parquets, n=92), supplémentés en EPR 0,5% (B, 7 parquets, n=80) ou 1% (C, 7 parquets, n=80) du poids de l'aliment depuis la croissance et supplémenté en EPR 1% depuis la naissance (D, 5 parquets, n= 72). La phase de distribution de l'aliment 'croissance' s'achève à la 18^{ème} semaine, de l'aliment 'pré-ponte' s'étend de 18 à 21 semaines et de l'aliment 'ponte', de 21 à 40 semaines. La quantité d'aliment donnée a été ajustée toutes les semaines par rapport à la croissance des animaux de 3 parquets de référence. Si présent, les refus d'aliment ont été pesés. Les EPR utilisés ont été fournis par la société Indena et sont conditionnés sous forme de poudre, mélangés ensuite à l'aliment habituel, selon les concentrations décrites précédemment. La composition des EPR a été évaluée par HPLC (High Performance Liquid Chromatography) et spectrophotométrie UV-visible. Il en ressort une teneur à plus de 90% en proanthocyanidines.

1.3. Mesures du poids et de l'engraissement

De la 3^{ème} à la 40^{ème} semaine, les poules ont été pesées à jeun toutes les 3 semaines et le niveau d'engraissement sous-cutané a été mesuré par échographie dorsale (MyLab 30 Gold Vet, Hospimedi France, Saint-Crépin-Ibouviillers) au niveau du synsacrum (Mellouk et al., 2018).

1.4. Dosages plasmatiques

Les échantillons sanguins (n=324) ont été collectés au niveau du sinus occipital dans des tubes héparinés, toutes les 3 semaines. Le plasma a été récupéré, centrifugé (2500g pendant 10 minutes à 4°C) puis conservés à -20°C jusqu'à son utilisation. Les concentrations plasmatiques de cholestérol et de calcium ont été obtenues par dosage enzymatique et

colorimétrique respectivement à l'aide des kits CHOD-PAP (BIOLABO). Les concentrations de glucose, triglycérides et acide urique ont été obtenues à l'aide d'un automate ARENA 20XT (kit Glucose GOD-POD ThermoScientific, imprécision inférieure à 5% du CV total), kit Uric Acid AOX ThermoScientific, imprécision inférieure à 4% d CV total). Le stress oxydatif a également été déterminé à l'aide du kit Total Antioxydant Status de chez Randox (NX 2332, sensibilité 1,3 mmol/L).

1.5. Mesure des concentrations plasmatiques des adipocytokines

Les concentrations plasmatiques des adipocytokines ont été obtenues à l'aide des kits spécifiques poulet de chez My BioSource (#MBS738819 et #MBS016609 respectivement pour la chémérine et l'adiponectine). La sensibilité du test intra-lot est de 4,2 à 5,6% tandis que la sensibilité inter-lot est de 6,5 à 8,1% pour la chémérine (0,1 ng/ml). Pour l'adiponectine, la sensibilité du test intra- et inter-lot est inférieure à 10% (0,1 µg/ml).

1.6. Histologie du tissu adipeux

A l'âge de 20 semaines, le tissu adipeux abdominal a été collecté sur 8 animaux de chaque lot et fixé dans du paraformaldéhyde 4%. Après déshydratation et inclusion en paraffine, des coupes de 7 µm ont été obtenues puis les noyaux des adipocytes ont été marqués au DAPI puis comptés.

1.7. Mesure de l'expression des gènes de la lipogenèse dans le tissu adipeux

L'ARN total du tissu adipeux de 8 animaux âgés de 20 semaines de chaque lot a été extrait par homogénéisation dans le réactif TRIzol®. L'ADNc a été obtenu par transcription inverse comme décrit par Mellouk et al.(2018). L'expression de 4 gènes majeurs a été étudiée. PPAR γ (Peroxisome Proliferator-activated Receptor gamma) est un facteur de transcription de la famille des récepteurs nucléaires. Les ligands endogènes sont les acides gras et leurs dérivés. PPAR γ est aussi impliqué dans l'adipogenèse (Gervois et al., 2003). La protéine FAS (Fatty Acid Synthase) est constituée de plusieurs sous-unités catalytiques et est impliquée dans la synthèse des acides gras (Chirala et al., 2004). ACC (Acétyl-CoA Carboxylase) intervient dans la première étape de synthèse des acides gras en catalysant la carboxylation de l'acétyl-CoA en malonyl-CoA (Salati et al., 1996). La protéine SCD (Stéaroyl-CoI désaturase) permet la synthèse *de novo* d'acides gras monoinsaturés à partir de d'acides gras saturés (Flowers et al., 2008). Les niveaux d'expression d'ARN messager ont été normalisés à trois gènes de référence. Pour chaque gène, l'abondance relative de transcription a été déterminée par le calcul de e^{-Ct} , puis l'expression relative du gène d'intérêt est rapportée à l'expression relative du gène de référence.

1.8. Etude du poids corporel des descendants

La semence de 48 coqs (Cobb500) a été collectée et regroupée pour former un unique pool. Les poules ont été inséminées avec 200 millions de spermatozoïdes, à la 28^{ème} et la 33^{ème} semaine. Après chaque IA, les œufs ont été collectés tous les jours pendant 3 semaines et mis en incubation tous les 7 jours. Les descendants issus des 6 mises en incubation (MEI) ont été pesés à l'éclosion (J0) et au 10^{ème} jour (J10).

1.9. Analyses statistiques

Les résultats sont présentés sous forme de moyenne $\pm$ SEM avec un niveau de significativité inférieur à 0,05. Le traitement des données statistiques a été réalisé à l'aide des logiciels SAS et StatView (version 4.5). Le logiciel SAS a été utilisé pour les tests ANOVA en données répétées pour comparer les moyennes de poids corporel et d'engraissement. Le logiciel StatView a été utilisé pour les tests ANOVA pour les analyses d'expression et le test de Student a été utilisé pour comparer les groupes.

2. RESULTATS

2.1. Effet de la supplémentation sur l'ingéré, le poids et l'engraissement de 4 à 40 semaines

Durant toute la période de 4 à 40 semaines, nous n'avons observé aucun effet significatif de la supplémentation sur la mortalité des animaux. En revanche, nous observons un effet significatif de la supplémentation sur le poids corporel (figure 1). Plus précisément le lot D a un poids corporel significativement diminué par rapport au lot A ($p < 0,0001$). Nous constatons une diminution de 6%. Pendant toute cette période, la pesée des refus indique que la consommation alimentaire entre les lots est identique. Pendant les phases de croissance et de pré-ponte, une réduction de 9% et de 7%, respectivement, ($p < 0,01$) a été observée pour ce même lot. En phase de ponte, le poids des poules est proportionnel à la dose et à la durée de distribution des EPR (-1% pour le lot B, -3% pour le lot C et - 4% pour le lot D).

Pour l'engraissement, il n'y a pas de différence significative au cours de la période de démarrage. Au cours de la croissance, il n'y a pas de différence avec le groupe témoin, cependant nous avons observé une diminution significative entre les lots C et D ($p < 0,0001$, réduction de 7% pour le lot D) et de la pré-ponte ($p < 0,05$, réduction de 7% pour le lot D). Cette diminution s'atténue durant la ponte. Par conséquent, les EPR ont un effet sur le poids corporel dès la phase de démarrage et jusqu'à la ponte. De plus, la supplémentation a un effet significatif sur l'engraissement pendant deux périodes importantes, la croissance et la pré-ponte (figure 1).

2.2. Effet de la supplémentation sur les concentrations plasmatiques de facteurs métaboliques et évaluation du stress oxydatif

Le statut antioxydant total a été mesuré. Lorsque l'on observe la période globale 4 à 40 semaines, tous les lots supplémentés présentent une diminution significative du stress oxydatif comparé au lot témoin (-7% pour le lot B, -8% pour le lot C et -13% pour le lot D). Pendant la croissance, le stress oxydatif est diminué pour les lots C et D (-20% pour le lot C et -25% pour le lot D). Pendant la ponte, le stress oxydatif est réduit dans les 3 lots supplémentés (-10% pour les lots B et C, -16% pour le lot D).

Pour la concentration en triglycérides, seul le lot D présente une diminution significative sur la période globale (-23%). Pendant la période de croissance et de pré-ponte, nous observons une réduction du niveau d'engraissement pour le lot D (fig 1), qui est cohérente avec la diminution significative de la concentration en triglycérides (-20% pendant la croissance et -32% pendant la pré-ponte). Au moment de la ponte (21-40 semaines), la concentration en triglycéride augmente drastiquement pour tous les groupes. La ponte est la période qui met en jeu une importante production d'acides gras qui permettront la formation de triglycérides et de phospholipides. Ces derniers constitueront le jaune de l'œuf et donc les réserves nutritives nécessaires au développement de l'embryon. Pour une même concentration, nous démontrons une influence de la durée de la supplémentation. En effet, bien que le groupe témoin soit intermédiaire, le niveau de triglycérides est significativement diminué pour le lot D comparé au lot C (-20%).

Pendant la période de 4 à 40 semaines, la concentration en cholestérol varie en fonction de la concentration. Une supplémentation de 0,5% d'EPR (lot B) induit une augmentation du cholestérol (+18%) tandis qu'une concentration de 1% d'EPR depuis la croissance (lot C) induit une diminution du cholestérol (-20%). Observation non retrouvée chez les animaux du lot D, qui ont reçu la même dose mais depuis la phase de démarrage. Un profil similaire est retrouvé pendant la croissance et la ponte (tableau 1). La concentration en calcium est augmentée pour le lot D comparée aux autres groupes, en phases de démarrage (+13%), croissance (+14%) et pré-ponte (+16%). Il n'y a pas d'effet de la supplémentation sur la glycémie.

2.3. Effet de la supplémentation sur les concentrations plasmatiques de 2 adipocytokines

La chémérine et l'adiponectine plasmatiques sont connues pour être corrélées avec le poids corporel chez les mammifères (Niklowitz et al., 2018 ; Cruz-Mejias et al., 2018). De 6 à 30 semaines, les animaux du lot D présentant une réduction du poids corporel, montrent une augmentation de la concentration en adiponectine, comparé au lot C. En revanche, la supplémentation n'a pas d'effet sur la concentration de la chémérine. Cependant, les facteurs de corrélation entre ces paramètres n'ont pas encore été réalisés.

2.4. Effet de la supplémentation sur la morphologie du tissu adipeux et l'expression des enzymes de la lipogenèse

Après marquage au DAPI des coupes de tissus adipeux issus de chacun des lots, nous observons un effet de la supplémentation sur le nombre de noyaux d'adipocytes ($p < 0,0001$). Plus particulièrement, le nombre d'adipocyte est diminué pour les 3 groupes supplémentés ($p < 0,0001$). De plus, à l'âge de 20 semaines (période Pré-ponte), nous observons un effet négatif de la supplémentation sur l'expression des enzymes de la lipogenèse telles que FAS ($p = 0,0001$), ACC ($p = 0,0019$) et SCD ($p = 0,0418$). L'expression de ACC diminue aussi pour les 2 lots supplémentés avec 1% d'EPR (A/C, $p = 0,0025$, A/D, $p = 0,0006$). L'expression de FAS diminue pour les lots supplémentés depuis la croissance comparée au témoin et diminue également entre les lots C et D supplémentés avec la même concentration. Enfin, l'expression de SCD varie selon le niveau de la supplémentation et diminue entre les lots B et C. L'expression de PPAR α ne varie pas.

2.5. Effet de la supplémentation sur le poids des descendants

Les poussins issus de six mises en incubation ont été pesés. Les effectifs sont de 1153 poussins pour le groupe A, 1159 poussins pour le groupe B, 1114 poussins pour le groupe C et 804 poussins pour le groupe D. Un effet significatif a été observé pour les deux stades J0 et J10. A l'éclosion, le poids des poussins issus des poules des lots B (42,9 g) et D (42,6 g) est significativement supérieur aux poussins issus du lot témoin (lot A, 42,1 g). Le poids des poussins du lot C (42,4 g) n'est pas significativement différent de celui des poussins du lot A. A J10, le poids des poussins issus des mères supplémentées (lot B, C et D lot B : 201,3 g, lot C : 199,7 g, et lot D 204,8 g) est significativement plus élevé que celui des poussins issus des mères du lot témoin A (195,8 g). La supplémentation n'a pas d'effet sur le sexe ratio. Ces résultats sont observés en absence d'effet de la supplémentation en EPR sur le poids des œufs (*cf article JRA 2019 sur les effets d'extraits de pépins de raisins sur les paramètres reproductifs chez les poules reproductrices de souche chair*).

DISCUSSION-CONCLUSION

Notre hypothèse était que les EPR pourrait réduire l'engraissement des animaux. Nous avons démontré que les EPR influencent le poids corporel des poules reproductrices à chacune des étapes de démarrage, croissance, pré-ponte et ponte. Nous avons mis en évidence une inhibition de la prise de poids avec une supplémentation de 1% en EPR depuis la naissance. Cette diminution du poids corporel est associée à une limitation de l'engraissement bien que non significative à tous les stades, mais aussi à une diminution de la concentration en triglycéride

plasmatique pour ce même lot. L'analyse de l'expression d'enzymes spécifiques a permis de confirmer une inhibition du mécanisme de lipogenèse chez les individus supplémentés depuis la naissance avec une concentration d'EPR élevée (1%). De plus, nous avons observé une diminution du niveau d'engraissement pendant les 2 périodes importantes induisant des modifications du métabolisme énergétique, la croissance et la pré-ponle. La croissance met en jeu une production d'énergie nécessaire au développement de l'individu et la pré-ponle permet la mise en place des facteurs indispensables à la production des œufs (calcium, phosphore).

De plus, la supplémentation modifie les concentrations des facteurs métaboliques comme l'adiponectine, les triglycérides, les phospholipides, le cholestérol et le calcium. Ce dernier notamment est augmenté dans le lot D pendant le démarrage, la croissance et la pré-ponle. Pendant les 2 premières périodes, le calcium est utilisé pour la formation du squelette. Une analyse par scanner du volume osseux

est en cours. La concentration en calcium étant plus élevée dans le lot D, nous pouvons supposer une modification de la qualité de la coquille des œufs de ce lot.

En conclusion, une supplémentation en EPR permet de diminuer le stress oxydatif au niveau plasmatique. Une supplémentation de 1% d'EPR appliquée dès la naissance réduit la lipogenèse se traduisant par une diminution de la synthèse de triglycérides et une réduction du poids corporel. Cette supplémentation permet également une augmentation de la production de calcium. De façon très intéressante, nous avons montré qu'une supplémentation en EPR dans l'alimentation maternelle était capable d'augmenter le poids des descendants jusqu'à 10 jours d'âge, alors que cette même supplémentation induisait un ralentissement de la croissance des parents.

REMERCIEMENTS

Ce travail a été réalisé à l'aide du financement PREVADI financé par la Région Centre Val de Loire (convention 2016-00108493).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adisakwattana S., 2010. J Med Plant Res., 4, 2113-2120.
- Akaberi M., 2016. Phytother Res., 30 (4), 540-56.
- Bowling M., 2018. Translational Anim Sci., 2 (3), 263-271.
- Chirala SS., 2004. Lipids., 39 (11), 1045-1053.
- Cruz-Mejia S., 2018. Nutr Hosp., 35 (4), 841-846.
- Emiliano AF., 2011. J Cardiovasc Pharmacol., 58: 319-328.
- Flowers MT., 2008. Curr Opin Lipidol., 19 (3), 248-256.
- Gervois P., 2003. Med Sci., 19(1), 20-22.
- Mellouk N., 2018. PLoS One., 13 (1) e0191121.
- Niklowitz P., 2018. Int J Obes., 42 (10), 1743-1752.
- Pons Z., 2016. Br J Nutr., 117, 200-208.
- Salati LM., 1996. New Comprehensive Biochemistry., Vol 31., 101-127.
- Surai P., 2016. Anim Nutr., 2 (1), 1-11.
- Yamakoshi J., 2002. Food Chem Toxicol., 40, 599-607.

Figure 1. Effet de la supplémentation en EPR sur le poids

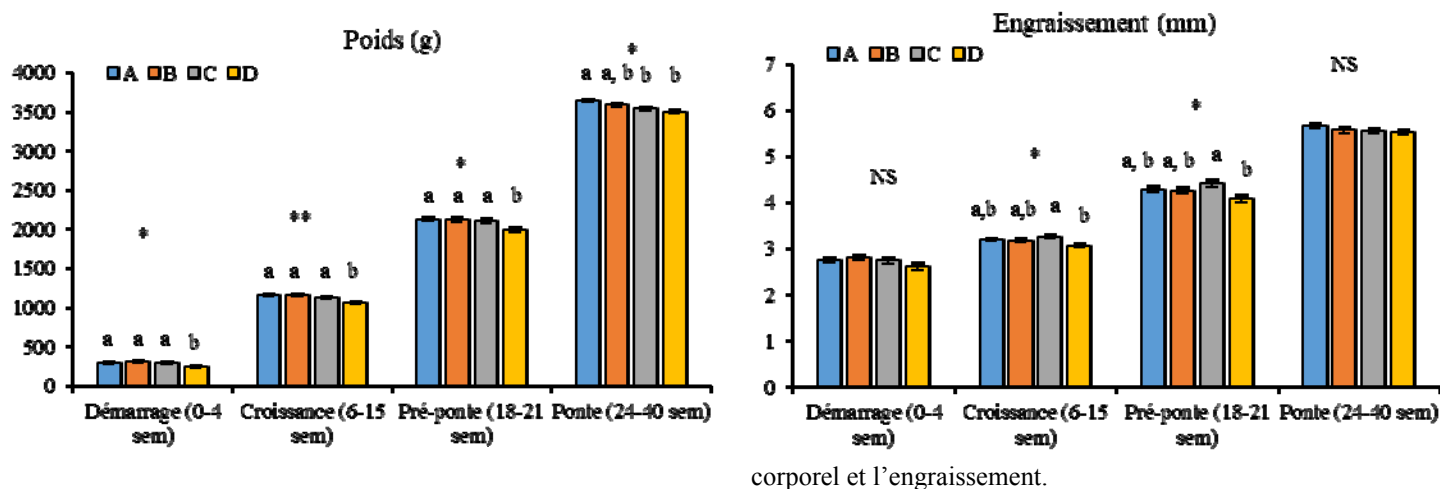


Tableau 1. Effet de la supplémentation en EPR sur le stress oxydatif et les facteurs métaboliques au niveau plasmatique. Les valeurs sont représentées selon des moyennes $\pm$ SEM.

Périodes (semaines)	Lot	Stress oxydatif (mmol/L)	Triglycéride (g/L)	Cholestérol (g/L)	Calcium (mg/L)
0 à 40	A	0,847 $\pm$ 0,02 ^a	8,67 $\pm$ 0,98 ^a	2,01 $\pm$ 0,03 ^a	123,85 $\pm$ 6,74
	B	0,791 $\pm$ 0,02 ^b	9,31 $\pm$ 1,14 ^a	2,39 $\pm$ 0,08 ^b	119,74 $\pm$ 4,55
	C	0,779 $\pm$ 0,02 ^{b,c}	9,62 $\pm$ 1,12 ^a	1,61 $\pm$ 0,05 ^c	127,26 $\pm$ 7,38
	D	0,733 $\pm$ 0,02 ^c	6,7 $\pm$ 0,86 ^b	2,07 $\pm$ 0,04 ^a	118,75 $\pm$ 3,33
<i>P-value</i>	Régime	0,003	0,004	<0,0001	0,05
0 à 4 Démarrage	A	0,692 $\pm$ 0,06	0,95 $\pm$ 0,05	2,1 $\pm$ 0,1 ^{a,b}	88,87 $\pm$ 1,52 ^a
	B	0,821 $\pm$ 0,07	0,84 $\pm$ 0,03	2,51 $\pm$ 0,26 ^b	91,82 $\pm$ 2,18 ^a
	C	0,949 $\pm$ 0,08	0,94 $\pm$ 0,06	1,32 $\pm$ 0,03 ^c	87,91 $\pm$ 2,84 ^a
	D	0,824 $\pm$ 0,07	0,83 $\pm$ 0,03	1,98 $\pm$ 0,12 ^a	100,77 $\pm$ 4,03 ^b
<i>P-value</i>	Régime	0,14	0,13	<0,0001	0,009
6 à 18 Croissance	A	0,83 $\pm$ 0,06 ^a	1,09 $\pm$ 0,04 ^a	1,97 $\pm$ 0,04 ^a	88,53 $\pm$ 1,83 ^a
	B	0,86 $\pm$ 0,06 ^a	0,89 $\pm$ 0,02 ^b	2,65 $\pm$ 0,21 ^b	93,59 $\pm$ 2,26 ^a
	C	0,66 $\pm$ 0,05 ^b	1,03 $\pm$ 0,04 ^a	1,30 $\pm$ 0,02 ^c	88,54 $\pm$ 2,1 ^a
	D	0,62 $\pm$ 0,04 ^b	0,88 $\pm$ 0,02 ^b	2,18 $\pm$ 0,1 ^a	100,85 $\pm$ 1,67 ^b
<i>P-value</i>	Régime	0,002	<0,0001	<0,0001	<0,0001
18 à 21 Pré-ponte	A	0,9 $\pm$ 0,09	1,22 $\pm$ 0,05 ^a	1,78 $\pm$ 0,05 ^{a,c}	86,47 $\pm$ 3,16 ^a
	B	0,77 $\pm$ 0,06	0,89 $\pm$ 0,02 ^b	2,48 $\pm$ 0,27 ^b	96,63 $\pm$ 3,21 ^{b,c}
	C	0,84 $\pm$ 0,08	1,04 $\pm$ 0,03 ^c	1,40 $\pm$ 0,07 ^c	89,33 $\pm$ 3,12 ^{a,b}
	D	0,88 $\pm$ 0,05	0,83 $\pm$ 0,03 ^b	1,9 $\pm$ 0,13 ^a	100,7 $\pm$ 2,5 ^c
<i>P-value</i>	Régime	0,61	<0,0001	0,0002	0,007
21 à 40 Ponte	A	0,87 $\pm$ 0,03 ^a	14,99 $\pm$ 1,17 ^{a,b}	2,08 $\pm$ 0,03 ^a	161,49 $\pm$ 10,85
	B	0,77 $\pm$ 0,02 ^b	16,62 $\pm$ 1,39 ^a	2,22 $\pm$ 0,06 ^b	148,45 $\pm$ 6,79
	C	0,78 $\pm$ 0,03 ^b	16,79 $\pm$ 1,36 ^a	1,87 $\pm$ 0,07 ^c	170,23 $\pm$ 11,97
	D	0,73 $\pm$ 0,03 ^b	11,73 $\pm$ 1,13 ^b	2,08 $\pm$ 0,03 ^a	138,69 $\pm$ 5,12
<i>P-value</i>	Régime	0,001	0,02	<0,0001	0,08