

INRA Prod. Anim.,
2004, 17 (4), 287-302

F. BLANC¹, F. BOCQUIER¹, N. DEBUS¹,
J. AGABRIEL², P. D'HOUR³,
Y. CHILLIARD²

¹ Agro-M - INRA, UMR Elevage des
Ruminants en Régions Chaudes, 2 place
Viala, F-34060 Montpellier Cedex 1

² INRA, Unité de Recherches sur les
Herbivores, Theix, F-63122 St Genès
Champanelle

³ INRA, UE des Monts Dore, Le Roc, F-
63210 Orcival

Courriel :
Fabienne.Blanc@ensam.inra.fr

La pérennité et la durabilité des élevages de ruminants dépendent des capacités adaptatives des femelles

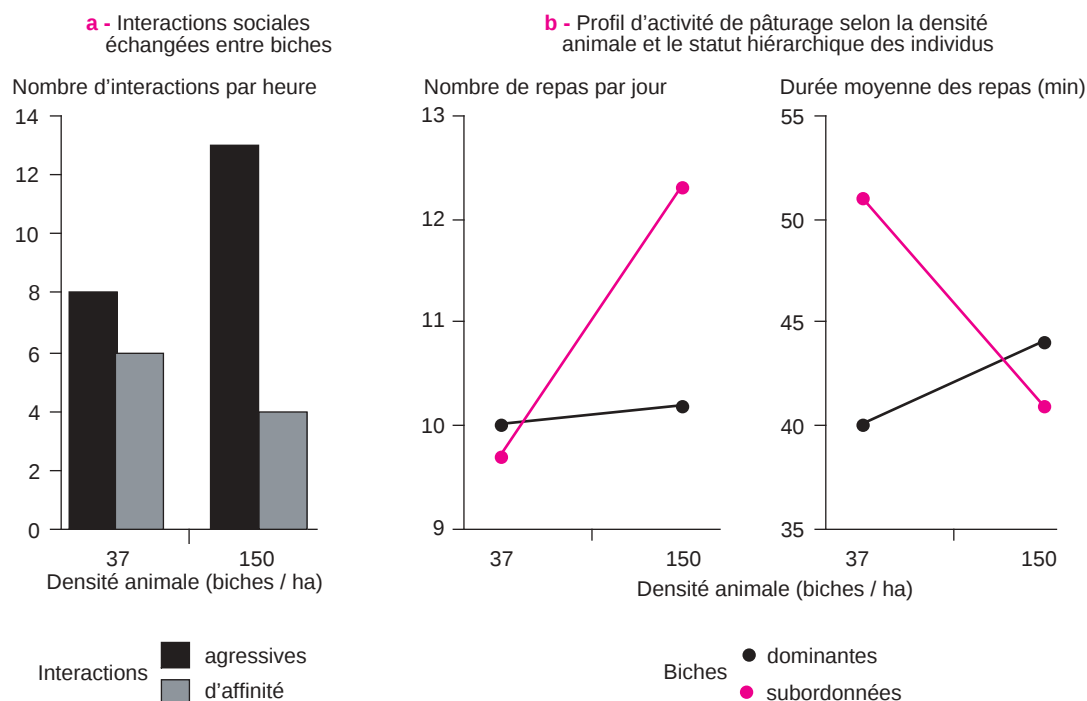
Résumé

Dans une représentation systémique du système d'élevage, l'éleveur incarne la composante décisionnelle du système, tandis que l'animal constitue, avec la ressource, sa composante biotechnique. L'animal lui-même peut être considéré comme un système biologique soumis à un environnement contraignant, dont les aptitudes à survivre, croître, se reproduire et s'adapter jouent un rôle fondamental dans la pérennité du système d'élevage. Les femelles reproductrices tiennent une place particulière dans cette représentation car non seulement elles déterminent une large part de la productivité du système par leur propre niveau de production (production laitière, productivité numérique), mais elles en assurent également sa reproductibilité au cours du temps (investissement reproductif). A l'échelle de l'individu et de sa durée de vie, les modalités d'adaptation reposent sur des processus de régulations comportementales et physiologiques. De tels processus ont été partiellement mis en avant par les études portant sur l'aptitude des femelles de ruminants à s'adapter à la contrainte nutritionnelle (comportement alimentaire au pâturage et aptitude à constituer et mobiliser les réserves adipeuses). L'adaptation à la sous-nutrition revêt un intérêt particulier pour la pérennité des systèmes d'élevage en milieux difficiles dans la mesure où les processus de régulation du métabolisme énergétique interviennent sur la fonction de reproduction et sont par ailleurs susceptibles d'informer la femelle, à des moments-clés de son cycle de production, du risque associé à l'enclenchement d'une nouvelle gestation. Si les mécanismes digestifs, métaboliques et hormonaux impliqués dans l'adaptation à la sous-nutrition sont identiques chez les ruminants, les seuils de réponse varient selon le génotype (espèce, race), révélant ainsi des différences de potentiel adaptatif. Par ailleurs, si certains échecs biotechniques peuvent être imputés à une moindre efficacité de la réponse adaptative, d'autres peuvent en revanche se révéler cohérents du point de vue du fonctionnement biologique de l'organisme et de la gestion de priorités telles que la survie de l'individu ou l'investissement maternel. Ainsi, lorsqu'il s'agit d'évaluer l'aptitude des systèmes d'élevage des zones difficiles à être pérennes, par leur capacité à assurer un certain niveau de production, et/ou durables, par leur aptitude à répondre à des enjeux d'entretien du milieu et de conservation de la ressource, il convient en particulier d'avoir une bonne connaissance des potentiels adaptatifs des animaux.

La question de la durabilité des systèmes d'élevage et de leur aptitude à s'adapter à de nouveaux contextes bioclimatiques, techniques ou socio-économiques, peut schématiquement s'aborder sous deux angles. Le premier concerne la composante décisionnelle du système, qui pilote les éléments du système biotechnique en vue d'objectifs à court terme et en cohérence avec des stratégies envisagées sur le plus long terme. Le second considère que la pérennité du système d'élevage et son aptitude à répondre à des enjeux de développement durable dépend étroitement des potentiels adaptatifs des animaux. Ce point de vue a déjà été abordé dans une réflexion portant sur l'extensification des systèmes d'élevage de ruminants (Sinclair et Agabriel 1998).

Une telle analyse apparaît d'autant plus importante que l'on s'intéresse à la durabilité des élevages en zones difficiles. Soit parce que la pérennité de ces systèmes repose, de fait, sur la capacité des animaux à survivre et à se reproduire en situation de forte contrainte alimentaire (élevages pastoraux en régions arides). Soit parce que le maintien d'élevages dans certaines zones rurales dépend de l'aptitude des animaux à utiliser efficacement une ressource alimentaire de faible qualité (ligneuse) pour répondre à des enjeux socio-économiques forts : ouverture des milieux favorable aux activités de loisir des urbains, entretien de pare-feux, sécurisation de la ressource alimentaire par le maintien et/ou l'accroissement des surfaces prairiales au détriment des landes en voie de fermeture (Moulin *et al* 2003).

Figure 1. Effet de la densité animale sur le comportement social et alimentaire de biches au pâturage (Blanc et Thériez 1998).



Dans de tels contextes, la question de la durabilité des systèmes d'élevage repose sur les potentiels adaptatifs des animaux à la sous-alimentation et sur l'efficacité des régulations physiologiques (métaboliques, digestives et hormonales) et comportementales impliquées dans la réponse adaptative. En ce sens, une description des mécanismes en jeu apparaît nécessaire dans la mesure où ils vont conditionner le maintien ou non des fonctions de production et de reproduction des individus et avoir ainsi un impact important sur la productivité du système d'élevage.

La conceptualisation des profils de réponse des animaux doit permettre d'apprécier les potentiels adaptatifs des animaux en fonction de leur état nutritionnel à un moment donné et de leur vécu. Une telle démarche consiste en particulier à quantifier l'élasticité des réponses (ampleur de la variation de la réponse en fonction de celle de la contrainte (Blanc *et al* 2004)) et à identifier l'existence de seuils de rupture (échec de l'adaptation). Elle doit par ailleurs conduire à une analyse plus dynamique des profils de réponse des animaux en liaison avec une évolution passée, présente et future du niveau de la contrainte subie.

Cette démarche est menée en considérant la sous-alimentation comme contrainte appliquée à la femelle reproductrice. Celle-ci a été retenue comme modèle animal du fait de sa contribution essentielle à l'élaboration de la performance globale du troupeau, de son rôle dans la pérennité du système et de son temps de présence dans le troupeau (longévité).

INRA Productions Animales, Octobre 2004

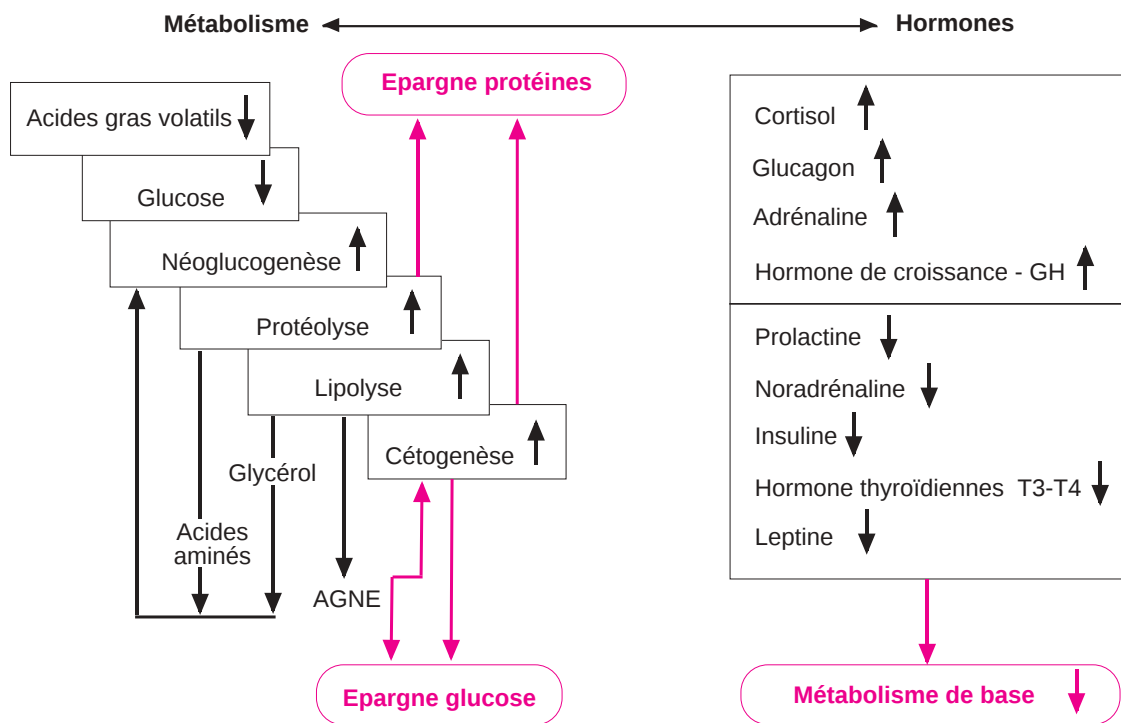
1 / Capacités d'adaptation des femelles à leur environnement

Tout animal peut être considéré comme un système biologique placé dans un milieu dans lequel il doit assurer trois fonctions indispensables et interdépendantes : puiser des nutriments, résister aux contraintes biotiques (interspécifiques, intraspécifiques) et abiotiques et, enfin, disséminer ses gènes (terme anglais de *fitness*). La réalisation de ces trois fonctions s'appuie sur l'expression du répertoire comportemental propre à chaque espèce, ainsi que sur le fonctionnement physiologique de l'organisme.

1.1 / Composante comportementale de la réponse adaptative

L'ingestion de nutriments par les herbivores résulte non seulement de l'expression du comportement d'ingestion, mais met également en jeu un comportement de sélection alimentaire. Les herbivores sont en effet capables d'exploiter des ressources hétérogènes en pâturant sélectivement, ce qui les conduit à élaborer un régime de meilleure valeur nutritionnelle que celui qui leur est globalement offert. Les comportements de sélection alimentaire et d'ingestion dépendent de l'interaction entre les caractéristiques des animaux (morpho-physiologie, niveau des besoins) et celles de la végétation disponible (disponibilité, valeur nutritionnelle et sensorielle) (Prache *et al* 1998, Baumont *et al* 2000).

Figure 2. Adaptations métaboliques et hormonales à la sous-nutrition chez les ruminants (Chilliard et al 1998a). AGNE : acides gras non estérifiés.



Dans certaines situations contraignantes, des adaptations comportementales particulières peuvent émerger. C'est en particulier le cas chez les biches (*Cervus elaphus*) soumises à une forte densité animale au pâturage (Blanc et Thériez 1998). Lorsque la contrainte spatiale est forte, des tensions sociales s'observent entre congénères (interactions agressives plus fréquentes, figure 1a) en raison de la diminution, imposée, des distances interindividuelles. En effet, lorsque les animaux sont maintenus dans des enclos de petite taille, les possibilités, pour les individus subordonnés, d'échapper aux agressions des individus dominants par la fuite et les évitements, sont limitées. Lorsque la dispersion spatiale n'est pas possible, les individus subordonnés développent une autre adaptation comportementale qui induit une dispersion temporelle des activités : désynchronisation des activités (Blanc et Thériez 1998), accélération des rythmes (accroissement de la fréquence journalière des repas et diminution de leur durée, figure 1b). Une telle adaptation permet de limiter les tensions sociales tout en maintenant un temps total de pâturage identique à celui des individus dominants. Le niveau d'ingestion peut ainsi être maintenu grâce à des adaptations comportementales. De ce point de vue et pour la plage de contrainte étudiée, le profil de réponse correspondant à l'évolution du temps de pâturage en fonction de l'accroissement de la densité animale est qualifié d'inélastique (Blanc et al 2004). De tels potentiels adaptatifs des animaux permettent d'envisager des évolutions du système d'élevage, parfois nécessaires pour garantir sa pérennité (augmentation de la taille du troupeau par exemple) ou encore son impact sur l'environnement (accroissement de la pression de pâturage en vue de l'ouverture du milieu).

1.2 / Caractérisation des processus physiologiques impliqués dans la réponse adaptative à la sous-nutrition

Dans les systèmes d'élevage allaitant, les femelles reproductrices sont rarement nourries en permanence à hauteur de leurs besoins. Les modes de conduite comportent pratiquement toujours des alternances de périodes de sous-alimentation et de réalimentation. Les restrictions alimentaires peuvent être plus ou moins sévères selon les particularités physiques du milieu (climat, accessibilité de la ressource) ou les choix de conduite effectués par l'éleveur pour répondre à des objectifs d'entretien d'un territoire. Sans ignorer l'importance d'autres composantes telles que la santé animale et la qualité des produits, la pérennité de ces élevages repose largement sur la capacité des animaux à s'adapter à des périodes de contraintes nutritionnelles plus ou moins longues.

Les réponses endocriniennes et métaboliques à l'inadéquation des apports aux besoins sont principalement destinées à maintenir, dans certaines limites, la constance du milieu intérieur de l'organisme (homéostasie). Ainsi, lors d'une sous-alimentation, les adaptations (figure 2) passent par une mobilisation coordonnée et séquentielle (court, moyen et long terme) de substrats endogènes tels que ceux stockés dans les réserves corporelles, puis par la mise en place de mécanismes d'épargne des métabolites limitants (glucose, acides aminés) et, enfin, par une diminution du métabolisme de base et des dépenses énergétiques (déplacements, mouvements). Ces régulations homéostatiques sont mises en jeu de façon claire lorsque, par exemple, un animal à l'entretien est

placé en situation de sous-alimentation (Atti et Bocquier 1999, Bonnet *et al* 2000). Elles assurent alors la survie de l'individu.

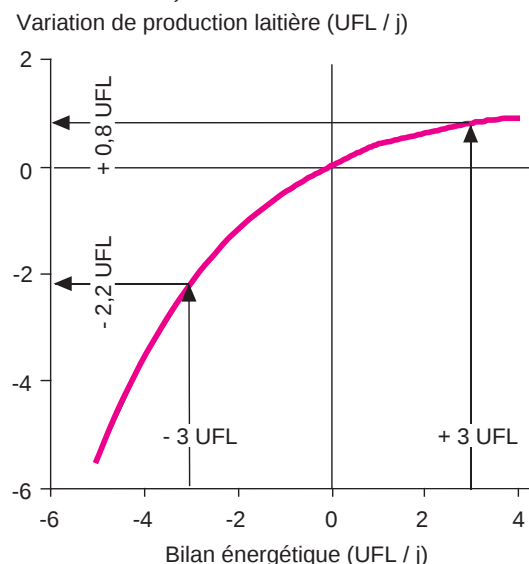
Mais, en dehors de cet état transitoire où l'animal est à l'entretien, les animaux d'élevage, et en particulier les femelles, sont le plus souvent en production. Deux situations de sous-alimentation peuvent être distinguées (Chilliard *et al* 1998a) : le cas où les aliments ne sont pas disponibles en quantité suffisante (alimentation restreinte) pour satisfaire les besoins (situation de sous-alimentation absolue) et le cas où les aliments sont en quantité et en qualité suffisantes (alimentation à volonté), mais leur ingestion ne permet pas de satisfaire les besoins (situation de sous-alimentation relative).

Cette dernière situation est fréquemment rencontrée chez la femelle laitière haute productrice : en début de lactation, les besoins s'accroissent plus rapidement que la capacité d'ingestion (INRA 1988). Durant cette période qui dure plusieurs semaines (10 à 11 semaines chez la vache laitière), des mécanismes adaptatifs spécifiques se mettent en place. Ils permettent à l'animal d'évoluer vers un nouvel état nutritionnel (bilan énergétique positif) qu'il atteint lorsque l'ingestion permet à nouveau de satisfaire les besoins. Les processus en jeu dans cette situation de sous-alimentation relative décrivent une cascade adaptative qui passe par la forte mobilisation des lipides et, dans une moindre mesure, des protéines corporels, dont l'effet est de soutenir l'accroissement de la production laitière tandis que l'ingestion reste limitante (Faverdin et Bareille 1999). Dans ce cas particulier, le développement du tractus digestif (poids et métabolisme des tissus splanchniques) s'opère indépendamment des variations pondérales des autres tissus et permet progressivement l'augmentation des consommations volontaires. L'état des réserves corporelles et l'aptitude de la femelle à les mobiliser en début de lactation joue un rôle important dans l'expression du potentiel laitier. Mais la perte de masse adipeuse en début de lactation peut être très variable dans la mesure où le niveau de sous-alimentation relative dépend du niveau de production laitière, de l'appétit des animaux et du niveau des apports alimentaires (Chilliard *et al* 1983 et 1987). Toutefois, une perte de 10 à 40 % de la masse adipeuse s'observe classiquement durant les six premières semaines de lactation chez les vaches comme chez les brebis. Elle peut même atteindre 80 % chez des animaux en état de sous-nutrition (Chilliard 1999). Ainsi, les femelles en mauvais état corporel au moment de la mise bas sont particulièrement sensibles aux effets d'une sous-alimentation en début de lactation (Chilliard 1992, Atti *et al* 1995). Les réserves adipeuses, qui rendent compte des effets rémanents de l'alimentation, et l'aptitude de la femelle à les mobiliser en début de lactation jouent un rôle déterminant sur l'expression du potentiel laitier et sur la capacité de la femelle à s'adapter à une sous-alimentation en début de lactation (Coulon et Rémond 1991).

Les situations de sous-alimentation relative peuvent être d'amplitude variable selon les stratégies d'alimentation appliquées au troupeau de femelles. La contrainte nutritionnelle peut par exemple être renforcée par une restriction alimentaire en début de lactation. Dans ce cas, l'analyse des réponses des femelles laitières à la sous-alimentation en début de lactation (Chilliard *et al* 1983 et 1987, Coulon et Rémond 1991) met à nouveau en évidence une capacité d'adaptation des vaches, au moins à moyen terme. Dans le cas d'une sous-alimentation modérée (besoins énergétiques couverts à 85-90 %) de 4 à 11 semaines post-partum chez la femelle laitière (vache, brebis), la diminution d'énergie exportée dans le lait est moindre que la baisse des apports d'énergie (figure 3) : l'énergie corporelle mobilisée contribue pour plus de 30 % aux exportations d'énergie par le lait. Lorsque la sous-alimentation est maintenue pendant une longue période (entre 18 et 40 semaines), l'exportation d'énergie par le lait diminue et s'ajuste sur les apports d'énergie de la ration (Coulon et Rémond 1991) : l'amplitude des réponses adaptatives diminue au cours de la lactation. De plus, les capacités adaptatives permises par les réserves corporelles diminuent lorsque les animaux sont sous-alimentés pendant plusieurs lactations consécutives (Wiktorsson 1979, cité par Chilliard 1992).

En situation de production et lorsque les régulations téléopporétiques¹ (Chilliard 1986) sont actives, elles assurent la coordination des métabolismes en réajustant les points de consignes des régulations homéostatiques (Bauman et Vernon 1993, Chilliard et Bocquier 2000). Ces adaptations sont telles qu'elles permettent de maintenir l'intégrité de l'organisme tout en assurant les mobilisations nécessaires à la production et la mise en

Figure 3. Effet d'une variation des apports énergétiques sur la variation de la production laitière (standardisée), exprimée en énergie nette exportée dans le lait, chez la vache laitière (Coulon et Rémond 1991).

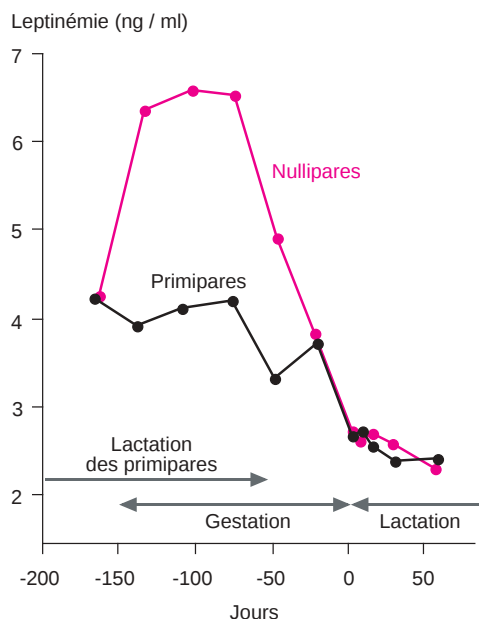


¹transport - phoresis-orienté vers un but - teleo, de préférence à homéorhétique qui signifierait «à flux constant».

place de mécanismes d'épargne et de recyclage. Sur le plan énergétique, elles se traduisent donc par un accroissement de l'efficacité biologique de certaines fonctions. Ainsi, chez la vache, la reconstitution des réserves adipeuses s'effectue plus efficacement en fin de lactation (EN/EM = 0,60) qu'en période de tarissement (0,40) (INRA 1988), de sorte que le déficit énergétique de début de lactation peut être partiellement compensé par une efficacité accrue de la reconstitution qui suit (Chilliard *et al* 1983). Cette adaptation met probablement en jeu le rôle endocrine et autocrine du tissu adipeux, via la production de leptine, qui est libérée proportionnellement à l'adiposité (Delavaud *et al* 2002), et/ou d'autres adipokines. La leptinémie, dont la régulation nutritionnelle à court terme est fortement modulée par l'adiposité (Chilliard *et al* 2004), pourrait être un élément régulateur de l'efficacité énergétique important à considérer.

Ainsi, plus la masse de tissu adipeux a été réduite et plus l'animal est stimulé à ingérer et à reconstituer ses réserves adipeuses. De plus, la lactation diminue la leptinémie même lorsque l'animal est en bilan énergétique positif et en bon état corporel (Bonnet *et al* 2004 ; figure 4), ce qui pourrait favoriser globalement l'efficacité énergétique, quel que soit le stade de lactation (Chilliard *et al* 2004). Inversement, le « besoin d'entretien » est plus élevé chez la vache (Agabriel et Petit 1987) ou la brebis (Chilliard *et al* 2000) grasse que chez la maigre de même format, en liaison probable avec la stimulation de la production de chaleur par sa leptinémie accrue. Finalement, au moins à moyen terme, l'impact d'un niveau donné de sous-alimentation va différer selon l'état physiologique de l'animal et selon son état corporel au moment où il subit cette restriction alimentaire.

Figure 4. Effet de l'état reproductif sur l'évolution de la leptinémie des chèvres (Bonnet *et al* 2004a).



Les études les plus analytiques des voies de régulation du statut énergétique de l'animal ont révélé que celui-ci est le résultat de nombreuses régulations biologiques qui interfèrent avec les différents métabolismes (glucidique, protéique, lipidique). Si les voies enzymatiques et les principaux modes de régulations (actions directes) sont assez bien décrits (Bocquier *et al* 1998a et 1998b, Chilliard *et al* 1998a et 2000), il existe en revanche de nombreuses voies de régulations indirectes qui s'expriment différemment selon le contexte (Bocquier *et al* 1998a et 1998b, Chilliard *et al* 1998b) et les individus, et demeurent encore peu explicitées. Cette variété de réponses apparaît toutefois comme un élément fondamental de la capacité d'adaptation des animaux à des situations nutritionnelles variables et contrastées.

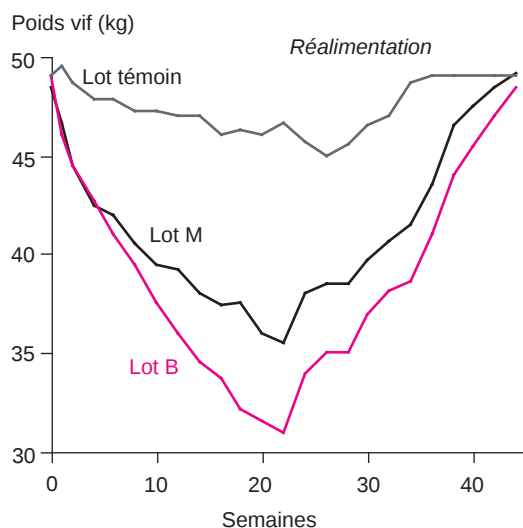
1.3 / De l'épargne au rebond : réactivité de la réponse adaptative

Des réponses adaptatives de compensation ou de rebond sont observées lorsqu'une période de réalimentation succède à une phase de restriction alimentaire plus ou moins durable et sévère. L'exemple le plus classique de réponse de rebond est celui de la croissance compensatrice que l'on observe lors d'un retour à une alimentation non limitée (pâturage) succédant à une période de restriction alimentaire, le plus souvent hivernale (Hoch *et al* 2003). Les adaptations digestives et métaboliques en jeu dans cette période de rebond sont effectives en quelques jours (Hoch *et al* 2003), ce qui témoigne de la réactivité de l'organisme à mettre à profit un changement d'état nutritionnel.

Le processus de rebond a également été mis en évidence sur des femelles adultes au cours de leur cycle de production : brebis à l'entretien (Atti et Bocquier 1999), vaches et chèvres en lactation (Chilliard *et al* 1983). Il intervient aussi bien sur les activités lipogéniques du tissu adipeux que sur les quantités de lipides déposées. Il est susceptible d'induire des écarts de bilan alimentaire non négligeables qui ont pu être mis en évidence en comparant deux stratégies d'alimentation sur le long terme appliquées à la brebis Barbarine (Atti et Bocquier 1999). La stratégie stabilisée, consistant à ajuster les apports à un niveau permettant le maintien des brebis à poids constant (besoins d'entretien pendant 45 semaines : brebis témoins), a été comparée à une stratégie dynamique consistant à les sous-alimenter fortement (40 % ou 20 % des besoins) pendant 22 semaines puis à les réalimenter (130 à 150 % des besoins pendant 23 semaines), jusqu'à revenir à leur poids vif initial (figure 5). Les mesures effectuées ont montré que la composition corporelle des brebis sous-alimentées puis ré-alimentées était identique à celle des brebis témoins (Atti et Bocquier 1999).

Dans le cas de la stratégie dynamique, les apports énergétiques totaux (156 UFL) sont inférieurs de 20 % à ceux de la stratégie stabilisée (188 UFL). En terme de coût alimentaire,

Figure 5. Adaptation à long terme de brebis Barbarine placées en situation de forte sous-alimentation, 40 % (lot M) ou 20% (lot B) des besoins couverts, puis de ré-alimentation (150 % des besoins couverts) (10 brebis par lot ; Atti et Bocquier 1999).

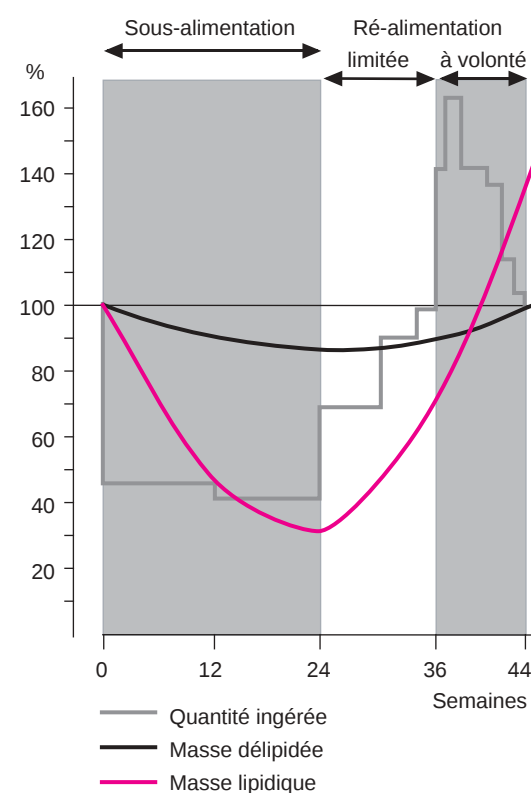


l'économie réalisée sur les apports énergétiques correspond à 1,7 mois de couverture des besoins d'entretien. Elle peut s'interpréter par un accroissement de l'efficacité alimentaire résultant directement des mécanismes de mobilisation et d'épargne mis en œuvre pendant la sous-alimentation chronique et durant les périodes de ré-alimentation (Bocquier *et al* 1998a et 1998b, Chilliard *et al* 1998a, 1998b et 2000), tels que la modulation de l'efficacité énergétique via la leptine ou les autres hormones adipocytaires secrétées de façon variable selon le niveau d'adiposité (Chilliard *et al* 2004). Les processus d'épargne et de reconstitution des tissus musculaires et adipeux lors de la sous-nutrition et de la ré-alimentation sont plus ou moins efficaces selon l'espèce, la race ou l'âge. Ainsi, la brebis Barbarine est capable de moduler très finement la mobilisation de ses tissus adipeux durant la sous-nutrition et leur reconstitution pendant la ré-alimentation (Chilliard *et al* 2000). Sa particularité est de pouvoir reconstituer intégralement la perte de masse musculaire lors de la ré-alimentation (Atti et Bocquier 1999). Au contraire, chez la vache adulte tarie non gravide subissant des niveaux alimentaires variables au cours du temps, les dynamiques des dépôts lipidiques et protéiques diffèrent lors des phases de ré-alimentation et se caractérisent par un accroissement très important des tissus adipeux alors que la reprise de masse musculaire reste limitée (Robelin *et al* 1990, Laurenz *et al* 1992).

Un tel profil de reconstitution des réserves est semblable à celui observé chez l'homme (figure 6) et s'interprète, selon Dulloo *et al* (1996), par un différentiel de vitesse de dépôt des lipides et des protéines lors de la phase de ré-alimentation. Pour rendre compte de la rapide reconstitution des réserves en graisses sans modification de la vitesse de dépôt des

protéines pendant la ré-alimentation, un modèle est proposé (Dulloo *et al* 1996, Girardier 1994 et 1999) dans lequel l'efficacité de dépôt des réserves adipeuses est fonction de l'état de remplissage du compartiment dépôt lipidique. Un tel modèle permet de prédire les différences de composition corporelle observées suite à une ré-alimentation et décrit la modification de la composition corporelle des sujets lorsqu'ils retrouvent leur poids initial suite à un cycle de sous-alimentation / ré-alimentation : ils sont plus gras qu'initialement. En terme de potentiel adaptatif, un tel mécanisme basé sur le développement d'un rendement élevé de mise en réserve de l'énergie peut être considéré comme un facteur important de survie dans un contexte où la ressource énergétique est cyclique et aléatoire. En revanche, sur le long terme, une conduite alimentaire privilégiant la succession de cycles de sous-alimentation / ré-alimentation est susceptible d'induire une détérioration progressive de la masse musculaire de l'organisme si la ré-alimentation ne dure pas suffisamment longtemps pour permettre une récupération complète des protéines. Si une telle évolution est problématique chez l'homme (successions de périodes de sous-nutritons liées à la pénurie dans certains pays, traitement par certains régimes amaigrissants de l'obésité liée à la pléthore ou au déséquilibre alimentaire dans d'autres), elle l'est moins chez les femelles d'élevage dont la durée de carrière est relativement courte (quelques années).

Figure 6. Evolution des quantités ingérées, de la masse lipidique et de la masse délipidée durant une restriction alimentaire puis une ré-alimentation chez l'homme ($n=12$; Girardier 1999). Les valeurs sont exprimées en pourcentage de la valeur des variables correspondantes avant la restriction alimentaire.



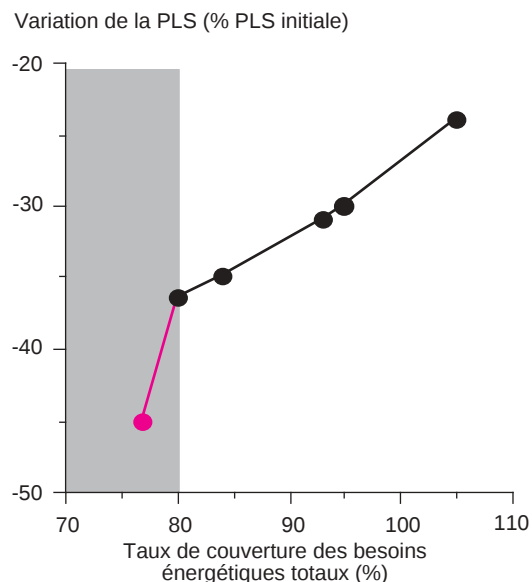
1.4 / Situations de rupture : les limites des systèmes de régulation biologique

Certains modes de production, et les pratiques d'élevage associées, sollicitent considérablement les capacités adaptatives des animaux, car ils se caractérisent par un cumul des contraintes s'exerçant sur l'animal : accroissement de la densité animale, augmentation de la taille des lots d'animaux, artificialisation du milieu de vie et de certains processus biologiques comme l'allaitement et la reproduction, appauvrissement de l'environnement (Boissy *et al* 2002). Nous avons illustré précédemment que l'aptitude de l'animal à répondre aux sollicitations et aux contraintes croissantes de son environnement s'appuie en partie sur la mise en œuvre de réponses comportementales. L'émergence de stratégies comportementales à forte valeur adaptative reste cependant limitée à la gamme du répertoire comportemental propre à chaque espèce. Ainsi, des situations de frustrations importantes peuvent conduire à des échecs d'adaptation (Boissy *et al* 2002).

Deux approches sont actuellement développées en vue d'améliorer les capacités adaptatives comportementales des animaux à leur environnement d'élevage, autrement dit en vue d'atténuer les émotions désagréables qu'ils peuvent ressentir inutilement. La première vise à agir sur le milieu d'élevage afin de le rendre moins contraignant pour l'animal (Veissier *et al* 1998). La seconde consiste à intervenir directement sur l'animal pour moduler la manière dont il peut ressentir les événements environnants, soit en agissant sur sa propre histoire (manipulations réalisées plus ou moins précocement), soit en sélectionnant les animaux sur la base de profils réactionnels souhaités (Boissy *et al* 2002). Cette dernière stratégie vise à orienter les capacités adaptatives des individus selon les contraintes générées par les modes de production qui se mettent en place. Si elle peut se révéler efficace pour un système d'élevage donné, elle présente des risques quant à sa pérennité. En effet des modifications rapides et importantes du milieu correspondent à un nouveau jeu de contraintes qui peut être très différent de celui pour lequel les animaux ont été sélectionnés. Il est alors probable que ceux-ci ne soient plus aptes à développer des comportements adaptatifs suffisamment efficaces.

Des situations de rupture s'observent également du point de vue des réponses physiologiques. Les niveaux relatifs de sous-alimentation qui sont appliqués aux vaches laitières (environ -10 % du besoin total, voire davantage en milieu tropical) sont généralement plus faibles que ceux auxquels peuvent être confrontés les ovins laitiers en zone méditerranéenne. Comme chez la vache laitière, lors d'une sous-alimentation énergétique importante, la mobilisation des réserves adipeuses permet, chez la brebis, de soutenir dans une certaine mesure la lactation. Chez la brebis Lacaune, tant que le déficit énergétique ne dépasse pas 20 % des besoins totaux en énergie, la baisse relative de production lai-

Figure 7. Effet de la sous-alimentation énergétique sur l'évolution de la production laitière standardisée (PLS, 5 MJ/l), exprimée en % de la PLS initiale, chez la brebis Lacaune. Chaque point représente le résultat moyen d'un lot de 12 brebis (Bocquier *et al* 2002).



tière (diminution relative par rapport à la production laitière initiale) évolue linéairement avec le taux de couverture des besoins en énergie (figure 7). En revanche, lorsque le taux de couverture des besoins énergétiques devient inférieur à 80 %, la chute de production laitière est brutale (Bocquier *et al* 2002). Cette chute est provoquée par une rupture de l'équilibre homéostatique, caractérisée par une forte diminution des taux circulants d'insuline chez les brebis fortement sous-alimentées.

Cette situation, qui peut paraître exceptionnelle, se produit très fréquemment dans des conduites d'élevage en troupeaux. En effet, la diversité des niveaux de production et des états physiologiques au sein d'un troupeau de grande taille alimenté de façon unique, peut induire, chez certains individus sensibles, des situations de rupture (Bocquier *et al* 1995) telles que celles décrites ci-dessus. Les animaux sensibles sont ceux qui, compte tenu des ressources alimentaires disponibles et de leur capacité d'ingestion, ne parviendront pas à satisfaire leurs besoins. Au sein d'un troupeau, la proportion d'animaux sensibles dépend non seulement de la variabilité des exigences nutritionnelles (stade physiologique, niveau de production) et de la valeur de la ration (encombrement, valeur nutritive), mais également du statut hiérarchique des individus (dominants, subordonnés). Toutefois, chez les brebis laitières, des stratégies d'alimentation peuvent être mises en place afin de limiter de telles situations de rupture chez les individus sensibles. Ainsi, le rationnement collectif ne pose généralement pas de problème lorsque la ration est calculée pour satisfaire les besoins d'au moins 80 % des individus (Bocquier *et al* 1995). Lorsque

l'éleveur possède des animaux performants mais des fourrages de médiocre qualité, la satisfaction des besoins de 80 % des individus nécessite d'utiliser des aliments concentrés qui ne seront pas valorisés par les animaux faibles producteurs. Pour éviter ces gaspillages, la seule solution est de dissocier le troupeau en lots d'animaux homogènes quant à leur niveau de production. Si, au contraire, on accepte que certains animaux adaptent (à la baisse) leurs niveaux de production à la valeur de la ration, le système devient moins exigeant sur le plan de l'utilisation d'intrants et répond en ce sens à des enjeux de durabilité. La synchronisation des exigences nutritionnelles au sein d'un troupeau est une conduite risquée lorsque les facteurs d'élevage sont peu maîtrisés (alimentation notamment) et que les animaux peuvent être placés en situation de rupture adaptative au cours de leur cycle de production. Il semble donc que, pour les systèmes d'élevage dans lesquels les périodes de reproduction sont peu maîtrisées et les stades physiologiques des animaux très dispersés, la capacité adaptative du troupeau considéré dans son ensemble puisse être supérieure à celle d'une cohorte d'individus ayant des exigences nutritionnelles comparables (Atti *et al* 2004).

2 / Rôle central des relations entre nutrition et reproduction pour la pérennité du troupeau en situation de contrainte alimentaire

La fonction de reproduction est une composante animale clef de la productivité des systèmes d'élevage. De nombreuses études ont mis en évidence la sensibilité de cette fonction biologique à l'état nutritionnel de la femelle. Les effets de la nutrition sur la capacité reproductrice s'observent à différentes phases de la vie productive de la femelle : dès son jeune âge via ses effets sur le moment d'apparition de la puberté, puis chez les femelles adultes par son impact sur le taux de fertilité (et sur la prolificité) et donc sur le rythme de reproduction. Plus particulièrement, le rôle du bilan énergétique et de la mobilisation des réserves adipeuses ont clairement été démontrés (revues de Butler 2003 pour la vache laitière, de Diskin *et al* 2003 pour la vache allaitante) et ont donné lieu à des démarches d'intégration et de formalisation des processus en jeu (Friggens 2003).

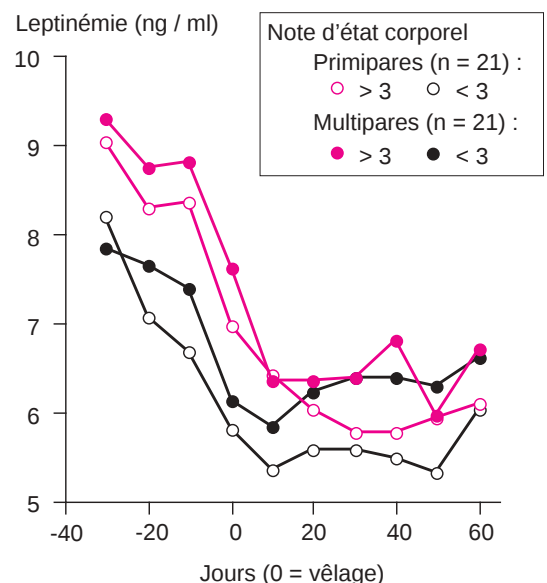
Les relations entre l'état nutritionnel de la femelle et la fonction de reproduction sont très particulières car les besoins énergétiques pour la reproduction stricto sensu, c'est-à-dire l'ovulation et la fécondation, sont pratiquement négligeables. En revanche, l'initialisation d'une gestation est lourde de conséquences pour la survie de la femelle si les apports nutritionnels et/ou si ses réserves corporelles sont insuffisantes. En effet, ses besoins vont s'accroître au cours de la gestation et, surtout, après l'enclenchement de la

lactation. Les régulations de la reproduction par l'état nutritionnel supposent donc, à un moment donné, la mise en œuvre de mécanismes particuliers d'évaluation simultanée du bilan énergétique et de l'état des réserves adipeuses. Une telle évaluation, à des phases clés du processus reproductif (jours suivant le vêlage chez la vache laitière), pourrait constituer un moyen de remettre en cause l'engagement de la femelle dans une nouvelle gestation et de limiter ainsi le risque associé à la reproduction (Chilliard et Bocquier 2000, Butler 2003). Les mécanismes physiologiques en jeu impliquent un effet mémoire (chez la vache laitière : évaluation du bilan énergétique dans les jours qui suivent la mise-bas et effet sur la fertilité et la fécondité deux mois plus tard), sont très complexes et demeurent encore mal connus (Butler 2003). La leptinémie (et d'autres signaux venant des tissus adipeux) intervient probablement dans cet effet mémoire, car elle est liée à la fois au niveau des réserves et à l'état nutritionnel présent (cf. supra), et elle semble pouvoir limiter la reproduction lorsqu'elle est inférieure à un seuil d'environ 4 à 5 ng/ml (figure 8 ; Liefers *et al* 2003, Giuliodori *et al* 2004, Meikle *et al* 2004).

2.1 / Les effets de l'état nutritionnel des femelles sur leur survie et leur investissement reproductif dépendent de la dynamique du cycle de production

Les contraintes du milieu, notamment celles relatives à la disponibilité alimentaire, le niveau de maîtrise technique et technologique ainsi que les particularités biologiques des espèces sont à l'origine d'une gamme variée de modalités de conduite de la reproduction (Tichit *et al* 2002). Ainsi, en situation extrême, dans le Sud Sénégal (Kolda), le rythme de reproduction des vaches de race N'Dama se caractérise par de grands inter-

Figure 8. Influence de l'état corporel sur l'évolution de la leptinémie des vaches avant et après le vêlage (Meikle *et al* 2004).



valles de temps entre événements reproductifs, avec un âge moyen à la première mise bas de 5 ans et un intervalle moyen entre vêlages de 2,3 ans (Ezanno *et al* 2003). A l'opposé, dans les troupeaux de milieu tempéré, les rythmes de reproduction sont souvent proches des limites biologiques théoriques de l'espèce : intervalle entre vêlages proche de un an ou même 3 agnelages en 2 ans en élevage ovin allaitant.

Dans le premier cas, qui correspond à des systèmes d'élevage fortement contraints et dont les solutions adaptatives reposent principalement sur la composante animale (systèmes peu sécurisés), ce sont les régulations biologiques, à savoir les équilibres entre fonctions d'homéostasie et de téléophorèse, qui déterminent la dynamique des événements reproductifs et la survie des femelles. Ces équilibres se traduisent par des rythmes de reproduction variables et des pas de temps longs. L'analyse de ces rythmes (Ezanno *et al* 2003) montre que la reproduction n'est effective que lorsqu'il y a coïncidence entre un état corporel suffisant et des conditions nutritionnelles favorables. Autre élément important dans ces systèmes pastoraux d'Afrique subsaharienne, les décisions de réforme des femelles ne sont pas toujours directement dépendantes de leur aptitude à se reproduire car, pour l'éleveur, un animal vivant représente un capital financier à maintenir prioritairement et à moindre coût. En conséquence, la survie des femelles au sein du système est principalement fonction de leur aptitude à s'adapter aux conditions de milieu et en particulier à la sous-nutrition.

A l'opposé, dans les systèmes d'élevage intensifs, les rythmes de reproduction sont imposés à l'animal (avec éventuellement un recours aux traitements hormonaux) et ce sont les pratiques de l'éleveur (alimentation, renouvellement, réforme) qui soutiennent et orientent la trajectoire des femelles reproductrices, ainsi que leur survie et leur production. Tant pour les espèces à cycle long (bovins), que pour celles à cycles courts et accélérés (ovins), les rythmes de reproduction tendent à talonner les limites physiologiques. En effet, les intervalles entre mise bas imposent une très courte période de repos après la parturition. Les régulations biologiques des différentes fonctions sont donc fortement sollicitées et s'exercent en interdépendance du fait de l'enchaînement rapide des états physiologiques, voire de leur superposition. Ces régulations peuvent donc conduire à des états de rupture au terme desquels l'une des fonctions associées à la reproduction (fertilité, production laitière) est mise en échec. Une telle réponse peut alors être interprétée de deux façons, selon que l'on considère l'intérêt de l'éleveur ou celui de l'animal : respectivement, capacités adaptatives insuffisantes ou sauvegarde de l'intégrité de l'individu. Dans la mesure où les femelles qui ne parviennent pas à s'adapter à de telles accélérations des rythmes sont le plus souvent réformées, les processus physiologiques qui conduisent à privilégier la survie de l'individu au détriment de son investissement dans la génération suivante, s'avèrent

de fait inefficaces. Les vaches laitières hautes productrices sont particulièrement sensibles à ce risque de réforme car, sélectionnées pour leur niveau de production laitière, elles présentent une moindre aptitude à se reproduire dans les conditions souhaitées par l'éleveur (corrélation génétique négative de -0,3 entre le niveau de production laitière et la fertilité à la première insémination artificielle ; Boichard *et al* 1998). Dans ce contexte, il apparaît utile de comprendre comment interagissent les fonctions de nutrition et de reproduction afin d'éviter les situations de rupture et de blocage fonctionnel (anoestrus).

2.2 / Caractérisation des interrelations entre fonction de nutrition et fonction de reproduction

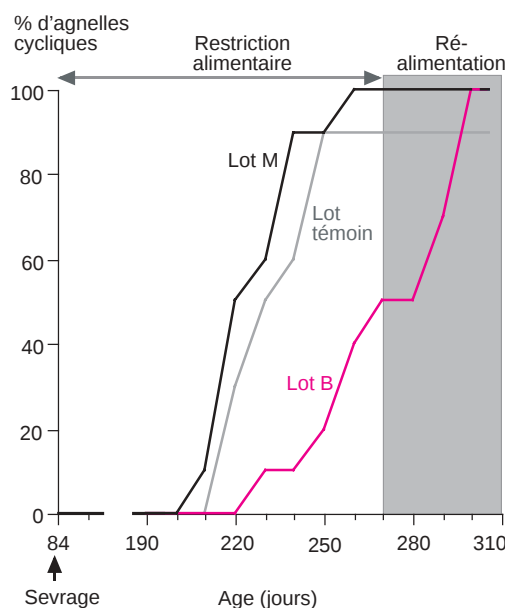
Les effets de la nutrition sur l'efficacité reproductrice des femelles ont été largement étudiés en système d'élevage allaitant. Ces travaux sont particulièrement instructifs dès lors que l'on s'intéresse à la pérennité de l'élevage, dans la mesure où ces systèmes reposent sur une utilisation maximale des ressources fourragères. Les animaux y sont donc soumis à des phases de restriction alimentaire de durée et d'intensité souvent importantes. Les travaux menés jusqu'à présent mettent en évidence les effets de la restriction alimentaire non seulement sur les caractéristiques physiologiques de la fonction de reproduction, mais également sur le comportement sexuel des femelles.

Dans les systèmes d'élevage de bovins allaitants et laitiers de zones tempérées, les interactions nutrition x reproduction s'exercent principalement dans les jours qui suivent le vêlage, en raison de l'existence d'un anoestrus post-partum qui correspond à une période de repos physiologique (Short *et al* 1990). L'accroissement de l'intervalle entre vêlage et reprise de cyclicité parallèlement à une diminution de l'état corporel a été confirmé en troupeaux expérimentaux (domaines INRA de Marcinelle et de Laqueuille) dans lesquels il a été également mis en évidence que le niveau des apports alimentaires pendant l'hiver influence davantage la durée de l'anoestrus post-partum que la fertilité globale des vaches (Petit et Agabriel 1993). Ainsi, une restriction alimentaire modérée avant le vêlage induit un délai de réponse de la fonction de reproduction : un point de note d'état en dessous de la moyenne retarde l'apparition des chaleurs de 10 jours environ chez les multipares et de plus de 20 jours chez les primipares (Petit et Agabriel 1993). La femelle maintient donc son investissement dans un nouveau cycle de production, mais à un rythme plus lent. C'est particulièrement le cas des primipares dont la fonction de croissance (protéique notamment ; Vérité et Chilliard 1992) interagit avec les fonctions de lactation et de reproduction. Ceci a notamment été démontré en élevage laitier avec une interaction parité x traitement par l'hormone de croissance sur la reproduction (revue de Chilliard *et al* 1998d) et sur les réserves corporelles (Rémond *et al* 1991), et une interaction parité x état corporel au vêla-

ge sur la reproduction (Meikle *et al* 2004).

Les mécanismes physiologiques en jeu dans la régulation de la fonction de reproduction en liaison avec l'état nutritionnel des vaches ont récemment fait l'objet de revues bibliographiques (Butler 2003, Diskin *et al* 2003). Chez la vache allaitante, une restriction alimentaire modérée mais prolongée (60 à 70 % des besoins satisfaits) s'accompagne d'une réduction progressive de la croissance du follicule ovarien dominant et de sa persistance. Si cette sous-alimentation se prolonge de telle sorte que les pertes de poids vif dépassent 20 % du poids initial, les animaux basculent dans un état d'anœstrus nutritionnel (Diskin *et al* 2003). Cette réponse présente toutefois une très forte variabilité interindividuelle dont les origines peuvent être multiples (génétique, âge, parité, adiposité). Ces situations de rupture (anoestrus nutritionnel) s'observent également dans le cas de restrictions alimentaires très sévères. Une sous-alimentation aiguë (40 % des besoins satisfaits chez l'animal à l'entretien) et de courte durée s'accompagne d'une réduction très rapide du taux de croissance et du diamètre maximal des follicules dominants, et induit un anœstrus chez une forte proportion d'individus dans les 15 jours suivant le début de la restriction alimentaire (Mackey *et al* 2000, Diskin *et al* 2003). Il semble donc exister un seuil, situé entre 40 et 60 % de la satisfaction des besoins chez l'animal à l'entretien, en deçà duquel la sous-alimentation a un effet quasi immédiat sur le développement folliculaire (délai de réponse de quelques jours). Une telle réponse s'interprète comme une situation de rupture dans laquelle la fonction de survie de l'individu devient prioritaire et se développe au détriment d'un engagement dans la génération suivante.

Figure 9. Apparition de la puberté chez des agnelles Mérinos d'Arles (10 par lot) ayant subi une restriction alimentaire post-sevrage plus ou moins sévère (couverture de 75 % (lot M) et 57 % (lot B) des besoins totaux ; lot témoin : 100 %) pendant une durée de 169 jours, puis une ré-alimentation (120 % des besoins totaux) durant 60 jours (F. Blanc *et al* non publié).



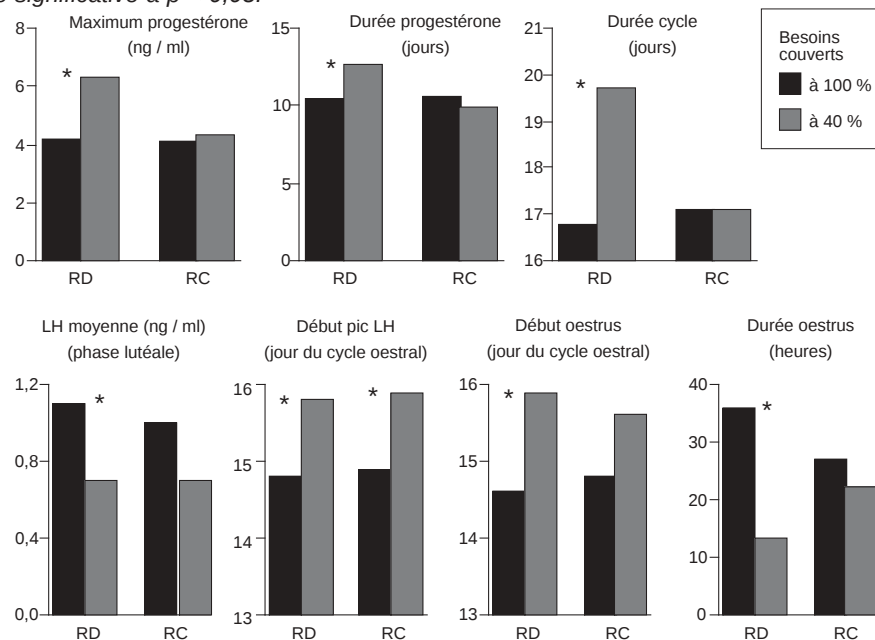
INRA Productions Animales, Octobre 2004

A côté de ces phénomènes de rupture, on retrouve des réponses de type rebond, qui rendent compte d'un accroissement de l'efficacité temporaire du système lors de séquences de sous-nutrition / ré-alimentation. Ainsi, des agnelles subissant une restriction alimentaire sévère après le sevrage présentent d'importants retards d'apparition de la puberté, voire un blocage durable de la fonction de reproduction (Foster *et al* 1985). Une ré-alimentation permet d'induire un déclenchement de la puberté dans les 2 à 3 semaines chez les agnelles dont l'apparition de la puberté a été précédemment inhibée par la restriction alimentaire (figure 9).

Au-delà des altérations du fonctionnement ovarien, de récents travaux réalisés sur la brebis ont montré que le comportement sexuel constitue également une voie de régulation de la réponse de la femelle à la sous-nutrition (Debus *et al* 2003). L'apparition du comportement d'œstrus est une étape nécessaire à la réussite de la reproduction sur laquelle les effets de la restriction alimentaire ont été relativement peu étudiés chez les ruminants. Une restriction alimentaire sévère (40 % des besoins énergétiques couverts) maintenue durant 50 jours chez des brebis nullipares n'induit pas de blocage complet de la reproduction : l'activité cyclique est maintenue (Debus *et al* 2003) malgré un retard d'apparition du pic pré-ovulatoire de LH (figure 10). En revanche, sur le plan comportemental, la restriction alimentaire retarde le moment d'apparition de l'œstrus de 1,5 jour et réduit nettement sa durée par rapport à celle observée chez les brebis témoins. Suite à la restriction, une ré-alimentation (100 % des besoins couverts) réalisée sur un cycle permet de retrouver des taux de progestérone normaux et de restaurer des durées d'œstrus similaires à celles des animaux témoins (figure 10). Ces résultats montrent que chez les brebis sous-alimentées, la probabilité de saillie par des béliers est notablement réduite (réduction de la durée de l'œstrus) suite à une sous-alimentation sévère, alors que les paramètres physiologiques révèlent un assez bon maintien du fonctionnement ovarien. Cette subfertilité d'origine comportementale peut être rapidement levée par une ré-alimentation des animaux.

Une telle réactivité dépend vraisemblablement de l'état corporel des animaux au moment de la ré-alimentation car, comme pour la leptinémie dont la réponse à la suralimentation dépend du niveau d'adiposité (Chilliard *et al* 2004), il est possible que certains verrous puissent subsister chez les animaux trop maigres, comme le suggère chez ceux-ci la non-réponse de la pulsativité de la LH à une ré-alimentation (Chilliard *et al* 1998c). A condition que l'on ne se situe pas en deçà d'un seuil de rupture (amaigrissement trop important), la forte réactivité du système est rendue possible par le maintien d'une activité ovarienne sous-jacente et par une régulation comportementale qui ne conduit pas à un blocage complet de l'expression d'œstrus. Ainsi, le fonctionnement ovarien (peu coûteux) est maintenu, tandis que le comportement sexuel est partiellement inhibé, ce qui permet de minimiser le risque de fécondation

Figure 10. Effets instantanés et rémanents d'une restriction alimentaire sur la réponse endocrinienne et le comportement sexuel de brebis Mérinos d'Arles nullipares ($n=20$; Debus et al 2003). RD : régimes différenciés : 100 % vs 40 % des besoins couverts, RC : régime commun de réalimentation (100 %). *différence significative à $p < 0,05$.



en situation de restriction alimentaire tout en assurant une forte réactivité au système si la situation alimentaire devient plus favorable (ou si l'éleveur pratique un « flushing »).

3 / Réponses adaptatives à la sous-alimentation : conséquences sur la durée de la carrière productive et influence du génotype

Dans un système d'élevage à l'équilibre (à effectif constant), le taux de renouvellement des femelles est en rapport direct avec la durée de leur carrière productive au sein du troupeau (longévité). Pour l'éleveur, ce taux doit être optimisé car l'élevage des jeunes femelles destinées au renouvellement représente un coût alimentaire certain. Dès que ces femelles intègrent le groupe des adultes, l'éleveur a intérêt à les conserver aussi longtemps qu'il n'y a pas de dépréciation économique sur la carcasse à la réforme. La productivité des femelles doit donc être évaluée globalement sur l'ensemble de leur carrière. Or, des travaux réalisés en système d'élevage bovin allaitant ont bien montré l'interaction qui existe entre le potentiel adaptatif des vaches placées en situation de sous-alimentation et la durée de leur carrière productive. La comparaison a porté sur les réponses de deux races bovines, la Salers et la Limousine, qui ont été élevées et conduites selon deux modalités alimentaires (Haut vs Bas) depuis leur sevrage jusqu'à leur quatrième lactation (D'hour et al 1995). Les différences de niveaux alimentaires entre les lots Haut et les lots Bas se sont opérées de la mi-août jusqu'à fin avril, en jouant tout d'abord sur le chargement au pâturage, puis sur l'alimentation hivernale : les vaches des lots Haut ont été

nourries selon leurs besoins, tandis que le taux de couverture des besoins énergétiques de celles des lots Bas était de 80 %. Seule une période d'alimentation libérale au pâturage, d'une durée de 3,5 mois était commune chaque année à tous les animaux.

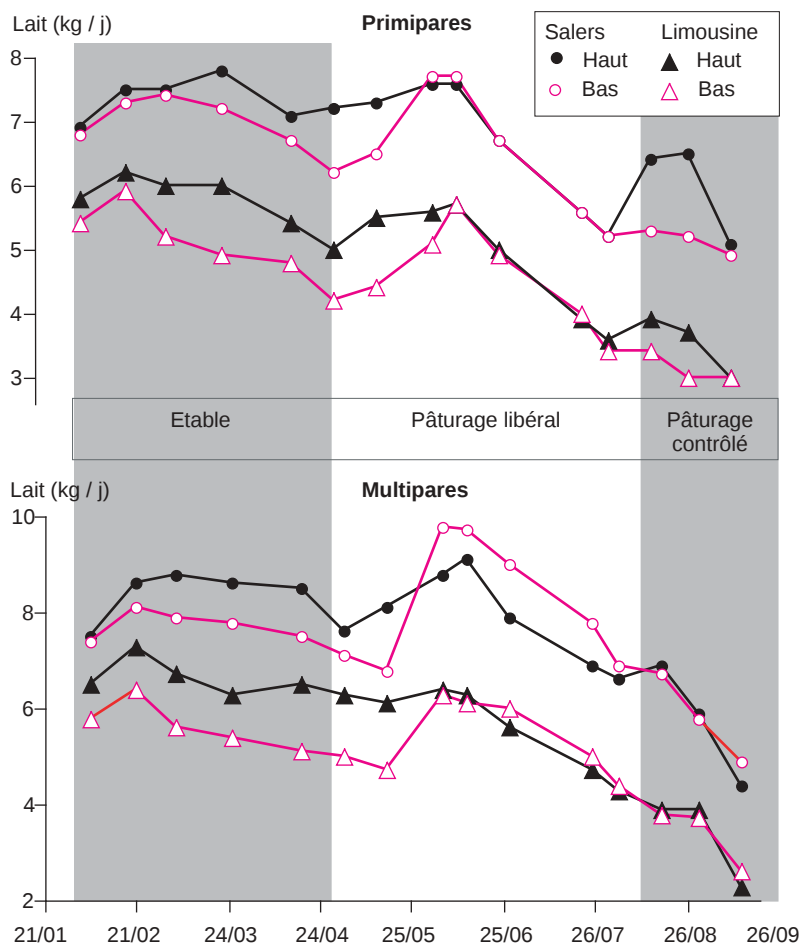
Pendant la période hivernale, la sous-alimentation n'a pas eu d'effet sur la production laitière moyenne des vaches Salers primipares et multipares (-0,5 kg, écart non significatif), tandis qu'elle a affecté celle des Limousines (-1,0 à 1,5 kg, $p < 0,01$; figure 11).

Après la mise à l'herbe, la production laitière des vaches des lots Bas rattrape (Limousines), voire dépasse significativement (Salers multipares) celles des vaches précédemment mieux alimentées (figure 11). Les différences de profils de réponse entre Salers et Limousines peuvent s'interpréter par des réserves adipeuses plus importantes (maturité atteinte) et plus facilement mobilisables chez les Salers, ou encore par des différences d'ingestion au pâturage.

Alors que chez les Salers, l'écart de poids vif de 50 kg observé au premier vêlage entre les deux niveaux alimentaires est maintenu à l'issue de quatre lactations, le même écart initial s'est totalement estompé chez les Limousines, sans que l'on observe de dérive liée à la politique de réforme (répartition des poids vifs des vaches de réforme des deux races identique à celle des vaches conservées) (figure 12). Ainsi la Salers privilégie la production de lait destinée à la croissance de son veau, puis les nouvelles gestations (investissement maternel), alors que la Limousine continue de croître et stocke des réserves pour son propre compte (survie de l'individu).

Concernant la fonction de reproduction, les vaches Salers sont apparues également moins

Figure 11. Evolution, selon la parité, des productions laitières de vaches Salers (n=141) et Limousines (n=127) conduites selon deux modalités alimentaires en hiver : Haut (couverture des besoins) ou Bas (80 % des besoins énergétiques couverts en hiver) (D'Hour et al 1995).



sensibles à la sous-alimentation (D'hour et Petit 1997). En effet, l'écart de durée d'anoestrus post-partum observé entre les animaux du lot Haut et du lot Bas a été plus faible chez les Salers que chez les Limousines et révèle une interaction race x parité en accord avec la plus grande sensibilité des primipares déjà signalée précédemment (respectivement -7 vs -12 jours pour les multipares, et -15 vs -43 jours pour les primipares).

Sur le long terme, après quatre lactations en situation de ressources alimentaires limitantes, une différence de capacité d'adaptation entre races se dessine. Elle se répercute directement sur le taux de survie des vaches (figure 13), qui résulte de la politique de réforme basée principalement sur la sortie des femelles vides (échec de la reproduction pour une période déterminée de mise au taureau).

En système bovin allaitant, les interactions entre aptitudes productrices et reproductrices ont été souvent mesurées dans le but de sélectionner les meilleurs génotypes dans un milieu donné. Des travaux ont par ailleurs été entrepris afin d'analyser les différences de réponses adaptatives entre génotypes en situation non optimale, et d'étudier ainsi comment ces potentiels adaptatifs conditionnent la productivité du système et son efficacité.

Chez la vache allaitante, les lois de réponse décrivant le niveau de production en fonction de la contrainte alimentaire diffèrent selon les races (Jenkins et Ferrel 1994). Pour certains génotypes (groupe 1 : Charolais, Limousin, Simmental), le niveau de production s'accroît linéairement avec celui du niveau alimentaire, tandis que pour d'autres (groupe 2 : Angus, Red Poll, Hereford), la courbe de productivité passe par un optimum (figure 14). Ainsi, les races du groupe 2 ont des productivités (kg de veau sevré par vache mise à la reproduction) supérieures en situation de restriction alimentaire. En revanche, lorsque les apports alimentaires s'améliorent, leurs productivités deviennent comparables

Figure 12. Evolution des poids vifs de vaches Salers et Limousines conduites selon deux modalités alimentaires en hiver : Haut (couverture des besoins) ou Bas (80 % des besoins énergétiques couverts en hiver) (D'Hour et Petit 1997).

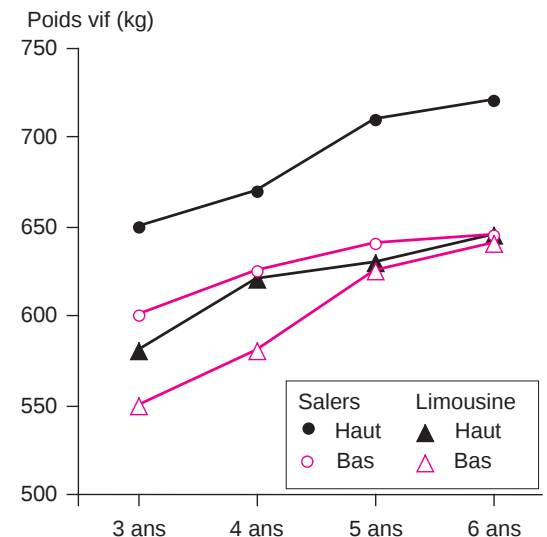
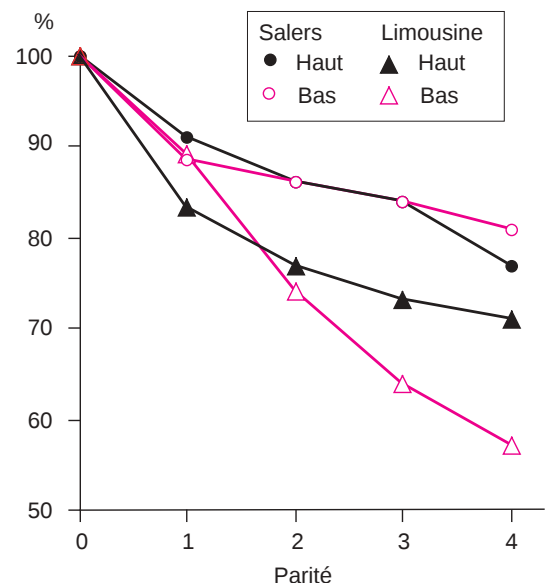


Figure 13. Evolution du taux de survie des vaches (% de vaches restant dans le troupeau) Salers et Limousines conduites selon deux modalités alimentaires en hiver : Haut (couverture des besoins) ou Bas (80 % des besoins énergétiques couverts en hiver) (D'Hour et Petit 1997).



voire inférieurs à celles des races du groupe 1. L'efficacité biologique des races du groupe 2 (races qualifiées de précoces) diminue lorsque les conditions alimentaires deviennent favorables, dans la mesure où le potentiel de croissance de leurs veaux est plus faible que celui des veaux des races du groupe 1 (races tardives).

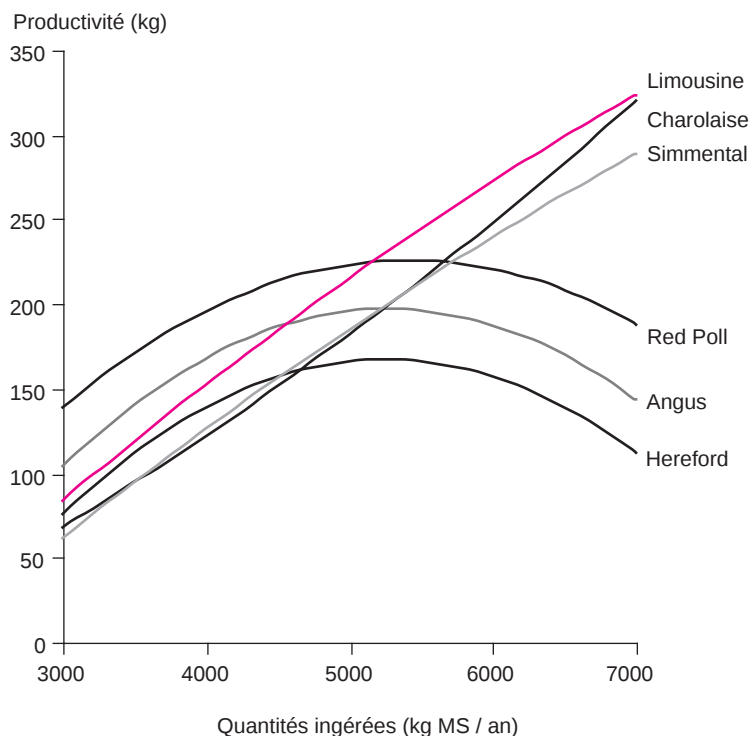
La notion de précocité désigne l'aptitude d'un animal à mettre en place rapidement ses tissus adipeux pour parvenir à un taux de maturité donné. Cette notion est non seulement utilisée pour discriminer les profils de réponse entre races, mais également pour caractériser les réponses des individus d'une même race. Chez la vache Retinta élevée en milieu méditerranéen semi-aride, une corrélation positive a été observée (Lopez de Torre *et al* 1992) entre la précocité des femelles et leur productivité (poids total de veaux sevrés), tandis que cette corrélation est négative pour les femelles Red Poll élevées en conditions alimentaires plus favorables (Marshall *et al* 1984). De tels résultats indiquent que le choix du génotype détermine le potentiel adaptatif des animaux et influe sur la sensibilité du système d'élevage à l'accroissement de la contrainte alimentaire (Jenkins et Ferrell 1994 et 2002). La notion de précocité conduit par ailleurs à envisager les processus de régulation entre fonction de production et fonction de reproduction sur le long terme et en liaison avec la dynamique de développement (évolution du poids et de la composition corporelle) de l'individu au cours de sa phase de croissance.

Conclusions

Les réponses de la fonction de production à une variation de la contrainte alimentaire reposent sur un ensemble de processus adaptatifs qui s'appuient non seulement sur des régulations physiologiques complexes, mais également sur l'expression de comportements adaptatifs. En élevage, la période de reproduction constitue une étape déterminante pour laquelle il est impératif de prévenir les situations de blocage, même temporaires, susceptibles d'affecter la productivité du troupeau. En effet, dans les systèmes d'élevage des zones tempérées, l'intérêt de l'éleveur est de parvenir à maximiser le nombre de jeunes viables produits au cours de la vie de la femelle. Cet objectif repose sur les capacités reproductrices de la femelle. L'engagement dans un nouveau cycle de production a un coût énergétique que l'on peut estimer par l'accroissement considérable des besoins associés à la gestation puis à la lactation. En situation nutritionnelle non contraignante, des processus de régulations spécifiques permettent à l'organisme de supporter ces coûts tout en sauvegardant son intégrité, ce qui n'est pas toujours le cas en situation de restriction alimentaire.

Pour comprendre comment opèrent ces adaptations au cours de la vie de l'animal, il est indispensable de s'appuyer sur les connaissances de la biologie des adaptations chez les animaux d'élevage. S'il est assez faci-

Figure 14. Effet des quantités ingérées sur l'évolution de la productivité (poids de veau sevré par vache mise à la reproduction) en fonction de la race chez la vache allaitante (Jenkins et Ferrell 1994).



le de concevoir l'intérêt des régulations homéostatiques pour la survie d'un animal à l'entretien, il est en revanche plus difficile de prévoir les effets des régulations téléophrétiques qui sont particulièrement actives chez les animaux sélectionnés sur leur niveau de production. Ces dynamiques téléophrétiques, orientées d'abord vers la conception puis la survie du(des) jeune(s), s'élaborent sous la dépendance de processus de régulations physiologiques (métaboliques, hormonales) et comportementales qui tendent également à garantir la survie de la femelle elle-même (homéostasie). Dans ces deux types d'adaptation (survie de l'individu et survie de l'espèce) les réserves corporelles jouent un rôle fondamental de ré-équilibrage du bilan énergétique. Elles jouent également (via la leptine par exemple) un rôle permissif au travers d'autres régulations (par effet de seuil) qui révèlent une véritable capacité d'anticipation et de gestion du risque. Ainsi, il est acquis que dans un environnement nutritionnel contraignant, l'aptitude de la femelle à s'investir dans un nouveau cycle (re)productif dépend largement du niveau de ses réserves lipidiques. Ce concept n'est pas nouveau puisqu'il était généralement admis que la nutrition agit sur la reproduction via une composante statique (niveau des réserves lipidiques) et via une composante dynamique (état du bilan énergétique au moment de la reproduction). L'élément plus récent (Chilliard et Bocquier 2000, Chilliard *et al* 2004) est que les signaux émis par le tissu adipeux, comme la leptine et/ou d'autres adipokines, permettraient à la fois de renseigner sur le niveau des réserves et sur le bilan énergétique. De plus le niveau de leptine circulante, comme celui de la pro-

lactine ou des hormones thyroïdiennes, varie parfois avec la saison (photopériode : Bocquier *et al* 1998b ; température : Kokkonen *et al* 2002), permettant ainsi aux espèces animales les plus saisonnées (ovins, caprins) de disposer d'un système anticipatif encore plus efficace. En conséquence, c'est chez ces espèces qu'il sera le plus difficile de modifier les systèmes d'élevage par des conduites destinées à étaler davantage la production. Chez les espèces moins saisonnées (bovins), mais conduites sur un rythme soutenu, les régulations de la fonction de reproduction s'accompagnent de l'apparition de blocages temporaires, dont la fonction est d'introduire un délai qui permet à la femelle d'attendre des conditions plus favorables à l'enclenchement d'un cycle reproductif.

Selon les systèmes d'élevage nous avons montré que les réponses adaptatives des femelles à la contrainte alimentaire pouvaient 1) soit remettre en cause la survie des individus au sein du système via la pression de réforme exercée sur les femelles improductives ou dont la production est simplement décalée, ce qui est le cas des zones tempérées ; 2) soit contribuer, paradoxalement, à la pérennité du troupeau dans les systèmes d'élevage soumis à une très forte contrainte alimentaire (systèmes pastoraux d'Afrique du Nord ou de la zone sub-saharienne) et pour lesquels les capacités d'adaptation reposent davantage sur les animaux que sur l'innovation technique.

Dans des systèmes d'élevage où des techniques telles que l'usage des traitements hormonaux seraient proscrites et où le recours à des aliments provenant d'une autre zone géographique serait limité et réglementé (recherche d'autonomie alimentaire, respect d'un cahier des charges AOC), il faut s'attendre à davantage d'hétérogénéité des performances et à un étalement de la reproduction. Or, on peut considérer que l'étalement de la reproduction constitue une forme collective d'adaptation puisque des événements nutritionnels sérieux, apparais-

sant à un moment donné (réduction des disponibilités alimentaires suite à une sécheresse), n'affecteront pas toutes les femelles de la même façon, améliorant ainsi la longévité du potentiel de production considéré à l'échelle du troupeau.

L'élevage d'animaux adaptés à des conditions changeantes ou contraignantes constitue un réel enjeu de recherches finalisées visant à proposer des systèmes d'élevage pérennes et durables en milieux difficiles. Une telle démarche est déjà initiée en vue de mieux connaître les lois de réponses des animaux en fonction de leur génotype (Jenkins et Ferrell 2004) et d'identifier les profils de réponse laissant apparaître de meilleurs potentiels adaptatifs. Si ces approches sont indispensables pour quantifier les niveaux de réponse de différents génotypes ou encore de différents types d'animaux au sein d'une même race (primipares vs multipares) (Blanc *et al* 2004), il apparaît toutefois fondamental de poursuivre les travaux de physiologie afin de comprendre les mécanismes qui sous-tendent ces potentiels adaptatifs. En particulier, en ce qui concerne l'adaptation à la sous-nutrition et les interactions entre fonctions de production et de reproduction, une approche de modélisation systémique s'avère à présent indispensable afin d'affiner notre représentation du fonctionnement de l'organisme animal. Cette modélisation doit rendre compte des processus de régulation dynamique et des phénomènes de mémorisation susceptibles de faire varier les trajectoires productives des animaux sur le moyen et le long terme. Une telle perspective est clairement suggérée par Girardier (1999) qui affirme que le contrôle du bilan énergétique s'inscrit davantage dans une dynamique d'évolution de la composition corporelle que dans le maintien d'une composition corporelle stable. Cette vision implique de considérer une dimension temporelle au système, c'est-à-dire prendre en compte la mémorisation, par l'organisme, des conditions passées qui vont influencer son évolution future.

Références

- Agabriel J., Petit M., 1987. Recommandations alimentaires pour les vaches allaitantes. Bull. Tech. CRVZ Theix, INRA, 70, 153-166.
- Atti N., Bocquier F., 1999. Adaptation des brebis Barbarine à l'alternance sous-nutrition – réalimentation : effets sur les tissus adipeux. Ann. Zootech., 48, 189-198.
- Atti N., Nefzaoui A., Bocquier F., 1995. Influence de l'état corporel à la mise bas sur les performances, le bilan énergétique et l'évolution des métabolites sanguins de la brebis Barbarine. Options Méditerranéennes, 27, 25-33.
- Atti N., Bocquier F., Khaldi G., 2004. Performance of the fat-tailed Barbarine sheep in its environment: adaptive capacity to alternation of underfeeding and refeeding periods. A review. Anim. Res., 53, 165-176.
- Bauman D.E., Vernon R.G., 1993. Effects of exogenous bovine somatotropin on lactation. Annual Rev. Nutr. 13, 347-461.
- Baumont R., Prache S., Meuret M., Morand-Fehr P., 2000. How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants: a review. Livest. Prod. Sci., 64, 15-28.
- Blanc F., Thériez M., 1998. Effects of stocking density on the behaviour and growth of farmed red deer hinds. Appl. Anim. Behav. Sci., 56, 297-307.
- Blanc F., Bocquier F., Agabriel J., D'hour P., Chilliard Y., 2004. Amélioration de l'autonomie alimentaire des élevages de ruminants : conséquences sur les fonctions de production et la longévité des femelles. Renc. Rech. Ruminants, 11, 155-162.
- Bocquier F., Guillouet Ph., Barillet F., 1995. Alimentation hivernale des brebis laitières : intérêt de la mise en lots. INRA Prod. Anim., 8, 19-28.
- Bocquier F., Ferlay A., Chilliard Y., 1998a. Effects of body lipids and energy balance on the response of plasma non-esterified fatty acids to a beta-adrenergic challenge in the

lactating dairy ewe. In: K. McCracken, E.F. Unsworth and A.R.G. Wylie (eds), 14th Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals, Sept. 14-20, Newcastle, Northern Ireland, 167-173. CAB International, Wallingford (UK).

Bocquier F., Bonnet M., Faulconnier Y., Guerre-Millo M., Martin P., Chilliard Y., 1998b. Effects of photoperiod and feeding level on adipose tissue metabolic activity and leptin synthesis in the ovariectomized ewe. *Reprod. Nutr. Develop.*, 38, 489-498.

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

Boichard D., Barbat A., Briend M., 1998. Evaluation génétique des caractères de fertilité femelle chez les bovins laitiers. *Renc. Rech. Ruminants*, 5, 103-106.

Boissy A., Le Neindre P., Gastinel P.L., Bouix J., 2002. Génétique et adaptation comportementale chez les ruminants : perspectives pour améliorer le bien-être en élevage. *INRA Prod. Anim.*, 15, 373-382.

Bonnet M., Leroux C., Faulconnier Y., Hocquette J.F., Bocquier F., Martin P., Chilliard Y., 2000. Lipoprotein lipase activity and mRNA are up-regulated by refeeding in adipose tissue and cardiac muscle of sheep. *J. Nutr.*, 130, 749-756.

Bonnet M., Delavaud C., Rouel J., Chilliard Y., 2004. Pregnancy increases plasma leptin in nulliparous but not primiparous goats while lactation depresses it. *Domest. Anim. Endocrinol.*, sous presse.

Butler W.R., 2003. Energy balance relationships with follicular development ovulation and fertility in postpartum dairy cows. *Livest. Prod. Sci.*, 83, 211-218.

Chilliard Y., 1986. Revue bibliographique : Variations quantitatives et métabolisme des lipides dans les tissus adipeux et le foie au cours du cycle gestation-lactation. 1. Chez la ratte. *Reprod. Nutr. Develop.*, 26, 1057-1103.

Chilliard Y., 1992. Physiological constraints to milk production: factors which determine nutrient partitioning, lactation persistency, and mobilization of body reserves. *World Rev. Anim. Prod.*, 19-26.

Chilliard Y., 1999. Metabolic adaptations and nutrient partitioning in the lactating animal. In: J. Martinet, L.M. Houdebine and H.H. Head (eds), *Biology of lactation*, 503-552. Collection Mieux Comprendre, INRA Editions, Paris (FRA).

Chilliard Y., Bocquier F., 2000. Direct effects of photoperiod on lipid metabolism, leptin synthesis and milk secretion in adult sheep. 9th International Symposium on Ruminant Physiology. Pretoria (ZAF), 1999/10/18-22. In: P.B. Cronjé (ed), *Ruminant physiology: digestion, metabolism, growth and reproduction*, 205-223. CAB International, Wallingford (UK).

Chilliard Y., Rémond B., Sauvant D., Vermorel M., 1983. Particularités du métabolisme énergétique. In : Particularités nutritionnelles des vaches à haut potentiel de production. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 53, 37-64.

Chilliard Y., Rémond B., Agabriel J., Robelin J., Vérité R., 1987. Variations du contenu digestif et des réserves corporelles au cours du cycle gestation lactation. *Bull. Tech. CRZV Theix, INRA*, 70, 117-131.

Chilliard Y., Bocquier F., Doreau M., 1998a. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reprod. Nutr. Dev.*, 38, 131-152.

Chilliard Y., Ferlay A., Després L., Bocquier F., 1998b. Plasma non-esterified fatty acid response to a beta-adrenergic challenge in underfed or overfed, dry or lactating cows, before or after feeding. *Anim. Sci.*, 67, 213-223.

Chilliard Y., Doreau M., Bocquier F., 1998c. Les adaptations à la sous-nutrition chez les herbivores. *Cahiers de Nutrition et de Diététique*, 33, 217-224.

Chilliard Y., Colleau J.J., Disenhaus C., Lerondelle C., Mouchet C., Paris A., 1998d. L'hormone de croissance

recombinante : intérêt et risques potentiels de son utilisation pour la production laitière bovine. *INRA Prod. Anim.*, 11, 15-32.

Chilliard Y., Ferlay A., Faulconnier Y., Bonnet M., Rouel J., Bocquier F., 2000. Adipose tissue metabolism and its role in adaptations to undernutrition in ruminants. *Proc. Nutr. Soc.*, 59, 127-34.

Chilliard Y., Delavaud C., Bonnet M., 2004. Review. Leptin expression in ruminants: nutritional and physiological regulations in relation with energy metabolism. *Domest. Anim. Endocrinol.*, sous presse.

Coulon J.B., Rémond B., 1991. Variations in milk output and milk protein content in response to the level of energy supply to the dairy cow: a review. *Livest. Prod. Sci.*, 29, 31-47.

Debus N., Blanc F., Bocquier F., 2003. Effect of under-feeding on reproduction and plasma metabolites in the ewe: impact of FGA treatment. 54th annual meeting of the European Association for animal Production, Rome, 31 août-3 sept. 2003.

Delavaud C., Ferlay A., Faulconnier Y., Bocquier F., Kann G., Chilliard Y., 2002. Plasma leptin concentration in adult cattle: Effects of breed, adiposity, feeding level, and meal intake. *J. Anim. Sci.*, 80, 1317-1328.

D'hour P., Petit M., 1997. Influence of nutritional environment on reproductive performances of Limousin and Salers cows. In: D. Pullar (ed), *Proceedings 'Suckler cow workers meeting'*, Kirbymoorside, UK, 1997/10/15-18.

D'hour P., Petit M., Pradel P., Garel J.P., 1995. Evolution du poids et de la production laitière au pâturage de vaches salers et limousines dans deux milieux. *Renc. Rech. Ruminants*, 2, 105-108.

Diskin M.G., Mackey D.R., Roche F., Sreenan J.M., 2003. Effects of nutrition and metabolic status on circulating hormones and ovarian follicle development in cattle. *Anim. Reprod. Sci.*, 78, 345-370.

Dulloo A.G., Jacquet J., Girardier L., 1996. Autoregulation of body composition during weight recovery in human: the Minnesota Experiment revisited. *Intl J. Obesity*, 20, 393-405.

Ezanno P., Ickowicz A., Bocquier F., 2003. Factors affecting the body condition score of N'Dama cows under extensive range management in Southern Senegal. *Anim. Res.*, 52, 37-48.

Faverdin P., Bareille N., 1999. Lipostatic regulation of feed intake in ruminants. In: D. van der Heide, E.A. Huisman, E. Kanis, J.W.M. Osse, M. Verstegen (eds), *Regulation of Feed Intake*. Wageningen, Netherlands.

Foster D.L., Yellon S.M., Olster D.H., 1985. Internal and external determinants of the timing of puberty in the female. *J. Reprod. Fert.*, 75, 327-344.

Friggins N.C., 2003. Body lipid reserves and the reproductive cycle: towards a better understanding. *Livest. Prod. Sci.*, 83, 219-236.

Girardier L., 1994. L'auto-régulation du poids et de la composition corporelle chez l'homme. Une approche systémique par modélisation et simulation. *Archives Internationales de Physiologie, de Biochimie et de Biophysique*, 102, A23-A35.

Girardier L., 1999. Body energy store management during fasting and recovery: a systemic approach. In: B. Guy-Grand and G. Ailhaud (eds), *Progress in Obesity Research*, 8, 467-481.

Giuliodori M., De La Sota R.L., Formia N., Chilliard Y., Delavaud C., Becu-Villalobos D., Lacau-Mendigo I.M., 2004. Leptin level increases before post-partum first ovulation in dairy cows. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment*, 8, 45.

Hoch T., Begon C., Cassar-Malek I., Picard B., Savary-Auzeloux I., 2003. Mécanismes et conséquences de la croissance compensatrice chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 16, 49-59.

INRA (Institut National de la Recherche Agronomique), 1988. Alimentations des bovins, ovins et caprins. R. Jarrige (ed). INRA, Paris, 476 p.

Jenkins T.G., Ferrell C.L., 1994. Productivity through weaning of nine breeds of cattle under varying feed availabilities: I. Initial evaluation. *J. Anim. Sci.*, 70, 1652-1660.

Jenkins T.G., Ferrell C.L., 2002. Efficiency of feed utilization of diverse biological types of cattle. In: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier (France), 2002/08/19-23, 31, 285-288.

Jenkins T.G., Ferrell C.L., 2004. Prewaning efficiency for mature cows of breed crosses from tropically adapted *Bos indicus* and *Bos taurus* and unadapted *Bos taurus* breeds. *J. Anim. Sci.*, 82, 1876-1881.

Kokkonen T., Taponen J., Alasuutari S., Nousiainen M., Anttila T., Syrjälä-Qvist L., Delavaud C., Chilliard Y., Tuori M., Tesfa A.T., 2002. Plasma leptin in transition dairy cows. Effects of body fatness, ambient temperature and dietary factors. In: Proceedings of the British Society of Animal Science, Annual Meeting 2002/04/8-10, p 92

Laurenz J.C., Byers F.M., Schelling G.T., Greene L.W., 1992. Periodic changes in body composition and in priorities for tissue storage and retrieval in mature beef cows. *J. Anim. Sci.*, 70, 1950-1956.

Liefers S.C., Veerkamp R.F., te Pas M.F.W., Delavaud C., Chilliard Y., Van der Lende T., 2003. Leptin levels in relation to energy balance, milk yield, dry matter intake, live weight, and fertility in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 86, 798-807.

Lopez de Torre G., Candotti J.J., Reverter A., Bellido M.M., Vasco P., Garcia L.J., Brinks J.S., 1992. Effects of growth curve parameters on cow efficiency. *J. Anim. Sci.*, 70, 2668-2672.

Mackey D.R., Wylie A.R.G., Sreenan J.M., Roche J.F., Diskin M.G., 2000. The effect of acute nutritional change on follicle wave turnover, gonadotropin, and steroid concentration in beef heifers. *J. Anim. Sci.*, 78, 429-442.

Marshall T.E., Mohler M.A., Stewart T.S., 1984. Relationship of lifetime productivity with mature weight and maturation rate in Red Poll cows. *Anim. Prod.*, 39, 383-387.

Meikle A., Kulcsar M., Chilliard Y., Febel H., Delavaud C., Cavestany D., Chilbroste P., 2004. Effects of parity and body condition at parturition on endocrine and reproductive parameters of the cows. *Reprod.*, 127, 727-737.

Moulin C.H., Blanc F., Jarrige F., Lapeyronie P., Navas M.L., Bocquier F., 2003. Utilisation du territoire par l'élevage de ruminants : mise en œuvre et intérêt d'une étude prospective à l'échelle communale. *Renc. Rech. Ruminants*, 10, 73-76.

Petit M., Agabriel J., 1993. Etat corporel des vaches allaitantes Charolaises : signification, utilisation pratique et relations avec la reproduction. *INRA, Prod. Anim.*, 6, 311-318.

Prache S., Gordon I.J., Rook A.J., 1998. Foraging behaviour and diet selection in domestic herbivores. *Ann. Zootech.*, 47, 335-345.

Rémond B., Cissé M., Ollier A., Chilliard Y., 1991. Slow-release somatotropin in dairy heifers and cows fed two levels of energy concentrate. 1. Performance and body condition. *J. Dairy Sci.*, 74, 1370-1381.

Robelin J., Agabriel J., Malterre C., Bonnemaire J., 1990. Changes in body composition of mature dry cows of Holstein, Limousin and Charolais breeds during fattening. I. Skeleton, muscles, fatty tissues and offal. *Livest. Prod. Sci.*, 25, 199-215.

Short R.E., Bellows R.A., Staigmiller R.B., Berardinelli J.G., Custer E.E., 1990. Physiological mechanisms controlling anestrus and fertility in postpartum beef cattle. *J. Anim. Sci.*, 68, 799-816.

Sinclair K.D., Agabriel J., 1998. The adaptation of domestic ruminants to environmental constraints under extensive conditions. *Ann. Zootech.*, 47, 347-358.

Tichit M., Ingrand S., Dedieu B., Bouche R., Cournut S., Lasseur J., Moulin C.H., 2002. Le fonctionnement du troupeau : une interaction entre la conduite de l'éleveur et les comportements reproductifs d'animaux. *Renc. Rech. Ruminants*, 9, 103-106.

Veissier I., Capdeville J., Sarignac C., 1998. A partir de quelles bases peut-on concevoir des bâtiments respectueux du bien-être des animaux de rente. *Renc. Rech. Ruminants*, 5, 273-279.

Vérité R., Chilliard Y., 1992. Effect of age of dairy cows on body composition changes throughout the lactation cycle as measured with deuterated water. *Ann. Zootech.*, 41, 118.

Abstract

Coping abilities of the females and sustainability of ruminant livestock systems.

From a systemic point of view, the breeder can be considered as the decisional component of the livestock farming system, whereas animals are usually depicted to be part of the biotechnical component. The animal itself can be considered as an autonomous biological system subjected to environmental constraints, whose abilities to survive, to grow, to reproduce and, finally to cope with the environment and the livestock practices, play a major role in the ability of the livestock system to sustain. In such a conceptual representation of the system, the reproductive females play a major role as they determine in a great part the productivity and the durability of the system through their abilities to maintain their own production level (milk production, numeric productivity) and to save their reproductive efficiency (repeated pregnancies and lactations) over years. Considering the animal level and its lifespan, it is clear that the capacities to adapt rely on behavioural and physiological regulatory processes. Such processes are particularly revealed along studies in which biological mechanisms are involved to face the nutritional constraint (grazing behaviour, body reserves' dynamics). Focusing on the feeding constraint is quite interesting as regulatory processes implied in the energetic metabolism may interfere directly or indirectly with the reproductive function

and thus, may play on the durability of the livestock system. A biological significance of such relationships between nutrition and reproduction is given that they allow the female to be informed about the associated risk of entering a productive process facing the uncertainty of the nutritional context. If the general mechanisms implied in the adaptability to cope with the underfeeding constraint are conserved in ruminants, the thresholds (or priorities) may largely differ according to the breed within the same species. Breeds are more or less able to cope with a new herd management or new nutritional conditions. In such a context, we point out that failures in reproduction, that might be interpreted by the breeder as an inability of the female to adapt, might have a sense on a biological point of view in regards to the adaptation to the nutritional risk. Hence, in order to evaluate the ability of the ruminants livestock farming systems to perpetuate in hard environments (maintaining their production levels) or to assess sustainable objectives (opening bushy landscapes by increasing grazing pressure), animals' inherent adaptive potentialities have to be well known.

BLANC F., BOCQUIER F., DEBUS N., AGABRIEL J., D'HOUR P., CHILLIARD Y., 2004. La pérennité et la durabilité des élevages de ruminants dépendent des capacités adaptatives des femelles. *INRA Prod. Anim.*, 17, 287-302.