

Etude de la sensiblité de la reproduction des vaches allaitantes aux trajectoires nutritionnelles adaptatives : une approche par modélisation

Emilie Recoules

▶ **To cite this version:**

Emilie Recoules. Etude de la sensiblité de la reproduction des vaches allaitantes aux trajectoires nutritionnelles adaptatives : une approche par modélisation. Agronomie. Université Blaise Pascal - Clermont-Ferrand II, 2013. Français. NNT : 2013CLF22347 . tel-01875709v2

HAL Id: tel-01875709

https://theses.hal.science/tel-01875709v2

Submitted on 17 Sep 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

D.U. 2347

Ecole doctorale : Sciences de la vie, santé, agronomie, environnement

N° 610

THESE

Pour l'obtention du grade de

Docteur d'université

Spécialité : Nutrition

Etude de la sensibilité de la reproduction des vaches allaitantes aux trajectoires nutritionnelles adaptatives

Une approche par modélisation

Par Emilie RECOULES

Soutenue publiquement le 5 Avril 2013 devant la commission d'examen

Rapporteur : François Bocquier, Professeur, Montpellier Sup Agro

Rapporteur : Catherine Disenhaus, Professeur, Agrocampus Ouest

Rapporteur : Bénédicte Grimard, Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort

Examinateur : Joël Drevet, Professeur Université Blaise Pascal

Co-encadrant de thèse : Jacques Agabriel, Ingénieur, Inra Theix

Directeur de thèse : Fabienne Blanc, Professeur, VetAgro Sup

Thèse préparée au sein de l'Unité mixte de recherche sur les Herbivores 1213 INRA-VetAgro Sup et financée par la région Auvergne et le FEDER.

Remerciements

Mon cursus à l'école d'ingénieur de Purpan à peine achevé, je suis convoquée pour un entretien à l'Enitac. En route pour Clermont-Ferrand, entretien en salle 14, devant Gilles, Jacques et Florence qui me posent des questions ordinaires et d'autres plus problématiques. *Es tu au point sur les analyses statistiques ? Non…As-tu déjà fait de la modélisation ? Non plus*…bref petit moment de solitude, j'essaie de me rattraper sur des trucs bateaux comme ma motivation et mes capacités d'adaptation ! Je ressors de là sceptique, reprends ma voiture, avale les 400 km pour rentrer chez moi en refaisant mon entretien une bonne dizaine de fois… bref y a plus qu'à attendre. Le téléphone sonne, Fabienne m'annonce que j'ai été retenue pour la thèse…j'en suis la première étonnée, j'en ai la main qui tremble et je ne sais pas quoi dire. Un nouveau chapitre de ma vie va commencer. Heureuse, je m'empresse d'annoncer la bonne nouvelle à la famille et aux amis qui ont une réaction unanime…*Clermont-Ferrand ? Mais c'est pourri !* OK, ça commence bien !

Arrivée en thèse depuis quelque mois, on m'exile à Laqueuille pour 6 mois d'expé (choc thermique pour la Toulousaine !). Cette partie de ma thèse restera sans aucun doute un de mes meilleurs souvenirs, bien que cela n'ait pas été facile tous les jours …entre le froid, la neige, les aléas de l'expé et le caractère des animaliers ! Je profite de ce moment pour les remercier du travail qu'ils ont effectué pour moi, je reconnais avoir été exigeante et têtue quant à l'acquisition de mes données, ce qui a créé quelques étincelles mais avec le recul c'était une expérience très enrichissante et inoubliable. Je pense que vous n'êtes pas assez conscients de la richesse et de l'utilité de votre travail…sans données on ne fait pas grand-chose…et même si vous n'êtes pas toujours d'accord avec les protocoles mis en place, votre travail est primordial et vous devez en être fiers !

Après Laqueuille, le retour à la réalité de la thèse fut difficile, et depuis ce jour et jusqu'à maintenant, les hauts et les bas se sont enchaînés. Il y a eu des périodes de doutes, de remises en question, les échecs de la publi qui a été coup sur coup refusée...ça n'a pas toujours été facile mais j'ai toujours eu conscience de la chance que j'avais d'être aussi bien encadrée, que ce soit par Fabienne et Jacques ou par les collègues de l'équipe SYBEL qui étaient là si besoin. Ce n'est pas tant le besoin de parler qui était nécessaire, mais le fait de savoir qu'ils étaient là, au cas où, était très important. Tous les thésards n'ont pas cette chance, j'en suis consciente et je vous en remercie pleinement. Je voudrais particulièrement remercier Anne, qui m'a accompagnée de la mise en place du protocole à Laqueuille à la mise en page finale de mon manuscrit. Tu m'as soutenue, remonté le moral, secouée aussi… mais j'ai toujours su que je pouvais me confier sans être jugée, que je pouvais te poser tout un tas de questions (d'où le nombre de mails intitulés « question bête, question idiote, ou question

débile ») et ces échanges m'ont à la fois permis de tenir le coup moralement et m'ont appris beaucoup, sur un plan professionnel et personnel. Merci aussi à Bernard, pour m'avoir fait une place dans ton bureau et pour m'avoir changé les idées en parlant politique ou rugby (même si sur ces deux points là nous ne sommes pas d'accord…et d'ailleurs au moment où j'écris ces lignes le stade toulousain est deuxième du top 14… devant l'ASM…ils sont meilleurs… je te l'avais dit !). Merci également à Stéphane, je ne sais pas exactement pourquoi en fin de thèse nous avons commencé à échanger mais tu m'as encouragé, soutenue, remonté le moral…tu ne m'as pas vu dans les meilleurs moments mais ton soutien a été important et je t'en remercie.

Un grand merci à Jacques et Fabienne pour tout ce que vous m'avez appris, pour m'avoir accompagnée dans la thèse dans les bons et les mauvais moments. Merci pour vos soirées et week-end consacrés à m'aider pour de la rédaction, de la relecture ou même la construction du modèle. Une chose est sûre je n'y serais pas arrivée sans votre aide. En arrivant en thèse, je ne connaissais ni EndNote, ni SAS, je ne savais pas calculer une ration et ne connaissais même pas les bases de l'élevage allaitant…en fait je me rends compte que je ne connaissais pas grand-chose…il m'a fallu du temps pour intégrer tout ça, apprendre les ajustements linéaires, quadratiques, le critère d'Akaike, tester la normalité des résidus, mettre des effets aléatoires, des effets répétés, faire une sélection ascendante hiérarchique, ajuster des fonctions monomoléculaires, logistiques, Gompertz, Hill…et la liste est encore longue. Les Purpannais sont réputés pour être mauvais en stats et sur ce coup là je n'ai pas fait d'entrave à la réputation ! Aujourd'hui, je me revois en début de thèse et je réalise le chemin parcouru et plus que le résultat final je pense que c'est de ça dont vous pouvez être fiers, vous m'avez appris énormément.

Je tiens à remercier la Région Auvergne ainsi que l'INRA qui ont cofinancés ce projet et qui ont permis la réalisation de cette thèse.

Je souhaite également remercier tous les membres de mon comité de thèse qui ont apporté un regard extérieur à mon travail et qui ont notamment beaucoup contribué à la réflexion sur les concepts utilisés et l'analyse des données.

Je remercie aussi les membres de mon jury de thèse. Merci de l'intérêt que vous portez à mon travail en acceptant cette tâche d'évaluateur et j'espère que le contenu de mon manuscrit vous intéressera.

Enfin, un grand merci à toute ma famille qui m'a soutenu dans ce projet de thèse et qui a su, à distance, me soutenir et me faire relativiser. Merci également à Coline et Anaïs. Même si depuis le lycée nous avons pris des voies différentes et que nous nous sommes un peu perdues de vue, vous avez su me faire prendre conscience de la valeur de mon travail, ce qui m'a beaucoup aidé pour me motiver dans les moments difficiles.

En trois ans, les rencontres ont été nombreuses, des liens d'amitié, plus ou moins forts se sont créés et je profite de ce moment pour remercier, Caroline et Nicolas, mes ex-colloques, pour votre joie de vivre et nos soirées passées ensemble à Orcival… Thomas pour ta bonne humeur et ton soutien lors de ton passage à l'INRA et maintenant encore par téléphone ou à l'occasion d'un petit passage sur Clermont, Amélie pour ces moments partagés avec toi, ces échanges sur la complexité de la thèse et le bien-être du thésard autour d'un barbecue ; tes mails de ces derniers jours pour me booster, me donner du courage dans la phase finale ont été très précieux ! Merci également à Lucie, Anne-Lise et Emilie, ce fût un plaisir de partager votre bureau, de parler de tout et de rien…de partager ressentis et expériences.

Un grand merci à Thomas, Olivier, Mika, Olivier, Cyril…pour les soirées passées ensemble autour d'un verre à discuter de choses et d'autres mais surtout à ne pas parler ni de vaches, ni d'équations ! Vous avez été là pour me changer les idées et je ne regrette qu'une seule chose…ne pas vous avoir rencontré plus tôt ! Mes sorties se sont un peu espacées ces derniers temps mais je compte bien rattraper le temps perdu dès mon manuscrit envoyé !! Enfin un merci spécial pour Mathieu. J'apprécie énormément les moments passés avec toi, tu me changes les idées, tu me fais rire, tu m'écoutes, me conseilles, tu es là quand j'ai besoin, attentionné et disponible... Ces dernières semaines ont été un peu bousculées mais là encore j'espère me rattraper et profiter de chaque instant qui nous est offert !

Table des matières

Remerciements 3
Table des matières 9
Table des illustrations 19
Valorisations scientifiques 41
Sigles et abréviations 45
Introduction 47

PARTIE 1 : Représentation des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache

Positionnement scientifique du travail de thèse 57

1 Les réserves corporelles comme moyen d'adaptation des femelles à des périodes de contraintes nutritionnelles 63
1.1. La gestion des priorités entre les différentes fonctions biologiques 63
1.1.1. Evolution des besoins de production et de reproduction au cours du cycle de production chez la vache allaitante 65
1.1.2. Evolution de l'ingestion au cours du cycle de production chez la vache allaitante 67
1.1.3. Conséquences sur le bilan énergétique et sur l'évolution des réserves corporelles 67
1.2. La dynamique des réserves corporelles au cours du cycle de production chez la vache allaitante 67
1.2.1. Capacité des organismes à stocker des nutriments sous forme de réserves lipidiques et à mobiliser ces réserves en cas de restriction nutritionnelle 67
1.2.1.1. Les réserves corporelles comme support de l'homéorhèse 71
1.2.2. Les réserves comme support d'adaptation à l'environnement nutritionnel 77
1.2.3. Elasticité des réserves corporelles : support de l'adaptation des individus à une contrainte 83
1.2.4. Sensibilité aux variations du milieu : notion de robustesse 85

2.Sensibilité de la réponse reproductive à l'environnement nutritionnel..... 89

2.1. Effet de la dynamique des réserves corporelles sur les indicateurs génériques de la performance de reproduction..... 89

2.1.1. Réponse de l'intervalle vêlage-vêlage aux variations d'état corporel 89

2.1.2. Un effet combiné du niveau et de la variation des réserves corporelles sur la fertilité .. 91

2.2. Effet du niveau et de la variation des réserves corporelles sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction 95

2.2.1. Le rétablissement de la fonction de reproduction après vêlage influencé par l'état des réserves corporelles au vêlage 95

2.2.2. Sensibilité de la reprise de cyclicité postpartum à la variation postpartum des réserves corporelles..... 97

2.2.3. Sensibilité de la fonction ovarienne à la quantité de réserves lipidiques et à leurs variations..... 99

2.2.4. Sensibilité de l'expression de l'œstrus à l'état des réserves corporelles et à leur variation..... 101

2.3. Adaptation à une contrainte nutritionnelle : compromis avec la productivité à l'échelle de la carrière 103

2.3.1. Contraintes nutritionnelles et contraintes de productivité sont –elles toujours compatibles ? 105

2.3.2. La nécessité de raisonner la capacité d'adaptation des vaches à des contraintes nutritionnelles à l'échelle de la carrière..... 107

3. L'étude de la réponse reproductive des femelles aux contraintes nutritionnelles par la modélisation 111

3.1. Objectifs et intérêts de la modélisation 111

3.1.1. Le cadre théorique 111

3.1.2. La prise en compte du temps : modèles dynamiques..... 113

3.1.3. Représentation de la variabilité individuelle dans les modèles 113

3.1.4. La modélisation des interrelations nutrition / reproduction : exemples et limites des modèles existants..... 117

Conclusion sur le positionnement scientifique du travail de thèse 121

Enjeux du travail de thèse.....125

Présentation de la démarche de modélisation.....131

PARTIE 2 : Modélisation des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante

4 Modèle conceptuel des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante 137

4.1. Présentations des concepts et hypothèses biologiques retenus 139

4.1.1. Concepts liés à la fonction de nutrition 139

4.1.1.1. Forces motrices générant la trajectoire nutritionnelle d'équilibre chez la vache laitière 141

4.1.1.2. Construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre 143

4.1.1.3. Cas d'un échec de reproduction 143

4.1.1.4. Représentation conceptuelle de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre chez la vache allaitante 145

4.1.1.5. Principes associés à la modélisation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre pour la vache allaitante 147

4.1.2. Composante environnementale de l'évolution des réserves corporelles 151

4.2. Représentation de la performance de reproduction 153

4.2.1. Performance de reproduction d'équilibre 153

4.2.1.1. Performance de reproduction adaptative 155

4.3. Représentation des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction 159

4.3.1. Notion de seuils de réponse 159

4.3.2. Prise en compte de la dynamique : effet de la variation des réserves lipidiques sur les composantes de la performance de reproduction 163

4.4. Construction du modèle conceptuel 167

5. Modélisation des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative 171

5.1. Construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre 171

5.1.1. Présentation des données 171

5.1.2. Analyse des données pour la construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre 173

5.1.2.1. Construction de la trajectoire en phase de croissance 173

5.1.2.2. Trajectoire nutritionnelle en période productive 175

5.1.2.2.1. Ajustement lactation par lactation : méthode 1 175

5.1.2.2.2. Ajustement sur des lactations successives : méthode 2 179

5.1.2.2.3. Travail sur des données individuelles : méthode 3 183
5.2. Formalisation des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative 183
5.2.1. Formalisation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre 183
5.2.2. Formalisation des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre 189
5.2.2.1. Définition des contraintes nutritionnelles 189
5.2.2.2. Construction des déviations 191
5.2.3. Construction de la trajectoire adaptative 193

6. Modélisation des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et performance de reproduction 197

6.1. Quantification de la performance de reproduction d'équilibre 197
6.2. Acquisition des données en situation nutritionnelle contraignante 199
6.2.1. Dispositif expérimental 199
6.2.2. Réserves corporelles et composantes de la performance de reproduction des vaches multipares au cours de la période hivernale 201
6.2.3. Dynamique des réserves lipidiques sur l'ensemble de l'étude expérimentale et taux de gestation associés 203
6.3. Elaboration des lois de réponse entre réserves lipidiques et composantes de la performance de reproduction 207
6.3.1. Vérification de la cohérence des données entre Bourges et Laqueuille 207
6.3.2. Elaboration des lois de réponse entre réserves lipidiques et performance de reproduction 209
6.3.2.1. Effets de la quantité de lipides au vêlage sur l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité (IV-cycle) 211
6.3.2.2. Caractérisation des lois de réponse représentant l'effet de la variation des réserves lipidiques sur le comportement d'œstrus 213
6.3.2.2.1. Ajustement de la fonction de Hill pour rendre compte de la relation entre durée de l''œstrus et la variation de la quantité de lipides entre 0 et 30 jours postpartum 217
6.3.2.2.2. Ajustement de la fonction de Hill pour rendre compte de l'effet de la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum sur le nombre total de comportements sexuels (exprimés et reçus) pendant l'œstrus 219
6.3.2.2.3. Récapitulatif des lois de réponse retenues en écart par rapport à la trajectoire d'équilibre 223
6.3.2.2.4. Lois de réponse de la probabilité de fécondation en fonction de la dynamique des réserves lipidiques 225
6.3.2.2.5.Elaboration de la performance de reproduction 231

7. Analyse du comportement du modèle 235
7.1. Structure du modèle informatique 235
7.2. Comportement du modèle en situation d'absence de contrainte alimentaire 235
7.3. Une trajectoire adaptative différente selon le stade physiologique de la vache au moment de la contrainte 235
7.4. Relations entre trajectoires nutritionnelles adaptatives et performance de reproduction ... 237
7.4.1. Conséquences d'une contrainte pendant le dernier tiers de gestation 237
7.4.2. Conséquences d'une contrainte de 120 jours en début de lactation sur la performance de reproduction 239
7.4.3. Conséquences d'une contrainte combinée fin de gestation (90 j) et début de lactation (120 j)..... 241
7.5. Evaluation des conséquences associées à différentes profils de perturbations nutritionnelles.... 243

PARTIE 3 : Discussion générale

8. Discussion générale 235
8.1. Analyse des résultats du travail de thèse au regard des enjeux identifiés 249
8.2. Une intégration de connaissances permise par la démarche de modélisation 253
8.2.1. Une trajectoire adaptative construite sur le principe d'additivité entre une composante génétique et une composante environnementale 253
8.2.2. Une représentation des interrelations entre les fonctions de nutrition et de reproduction en dynamique et sur le long terme 255
8.3. Limites associées aux hypothèses retenues dans la démarche de modélisation 257
8.3.1. Un manque de fiabilité dans l'estimation des lipides à partir de la note d'état 257
8.3.2. Des choix de formalisme restant à valider car basés sur des données présentant une grande variabilité interindividuelle 259
8.3.3. Les limites de la capacité d'adaptation des femelles à des contraintes nutritionnelles. 263
8.4. Les perspectives d'améliorations 263
8.4.1. Elargir le domaine de validité du modèle 263
8.4.2. Le lien entre intensité de contrainte et recommandations alimentaires 265
8.4.3. Prendre en compte la dynamique dans la construction des variables nutritionnelles retenues..... 265
8.5. Les potentialités du modèle en tant qu'outil de recherche 267
8.5.1. Tester l'intérêt de constituer des lots d'animaux présentant une diversité de potentiels adaptatifs 267
8.5.2. La prise en compte des décisions de l'éleveur à travers la conduite de la reproduction 267
8.5.3. La sensibilité de la réponse reproductive au cumul de contraintes nutritionnelle 269
Conclusion 275
Références 281

Table des illustrations

Figure 1 : Représentation de l'évolution des priorités entre fonctions chez la chèvre laitière (Puillet, 2010)..... 62

Figure 2 : Evolution des besoins d'entretien et de gestation au cours des 4 derniers mois de gestation pour une femelle allaitante de 650 kg avec un veau de 45 kg à la naissance. Les besoins énergétiques ont été calculés à partir des tables INRA (INRA, 2007). 64

Figure 3 : Courbes de lactation de vaches adultes de race Salers, Charolaise et Limousine vêlant entre 1,5 et 3 mois avant le début de la période de pâturage. L'ensemble de la période de pâturage à lieu sur une pâture de bonne qualité (Petit et al., 1992). 64

Figure 4 : Evolution de la capacité d'ingestion avant et après vêlage pour des femelles Charolaises (CH), Salers (SA) et Aubrac (AU) nourries avec des foins de digestibilité 0,56 (—) ou 0,65 (—) (Petit et Gueguen, 1980). 66

Figure 5 : Métabolisme du tissu adipeux chez le ruminant. VLDL : very low density lipoprotein. 1 : Hydrolyse des triglycérides ; 2 : Synthèse de novo ; 3 : Estérification des acides gras ; 4 : Ré-estérification des acides gras ; 5 : Libération des acides gras sous forme d'AGNE ; 6 : libération de glycérol. D'après Chilliard et Ollier (1994). 68

Figure 6 : Effet de la race (■ Dutch Holstein ; ●Irish Holstein ; ▲Montbéliarde ; ◆ Normande) sur l'évolution de l'état corporel au cours de la lactation. Moyenne de 5 années d'étude. D'après Dillon et al. (2003). 72

Figure 7 : Evolution de l'état d'engraissement de trois races laitières (☐Holstein Nouvelle Zélande génétique 1970 (NZ70); ♦ Holstein Nouvelle Zélande génétique 1990 (NZ90) et ▲ Holstein Amérique du Nord génétique 1990 (NA90) au cours de trois lactations (Macdonald et al., 2008). 72

Figure 8 : Evolution de la note d'état corporel de vaches laitières avec des états corporels différents au vêlage et nourries ad libitum en période postpartum (— bas ; – – – correct ; ---- gras). D'après Garnsworthy et Topps (1982)..... 74

Figure 9 : Correspondance entre les profils de production laitière et de notes d'état corporel de vaches laitières de race Holstein (□) ou Normande (O) soumises à un niveau énergétique Haut (■ ;●) ou Bas (□ ; O). D'après Cutullic et al. (2011). 74

Figure 10 : Evolution de la note d'état corporel en fin de gestation et en lactation sur des vaches multipares Charolaises (n=6) nourries selon les besoins. D'après Petit et Agabriel (1993). 74

Figure 11 : Représentation des profils de capacité d'ingestion de vaches allaitantes autour du vêlage. Le profil a (n=12) présente un maintien voire une très légère baisse de l'ingestion avant vêlage puis une augmentation après vêlage, le profil b (n=10) présente une forte différence entre gestation et lactation avec une baisse avant vêlage et une augmentation après vêlage et le profil c (n=7) présente un maintien de la capacité d'ingestion avant vêlage et une forte augmentation après vêlage. D'après Ingrand et Agabriel (1997). 76

Figure 12 : Evolution de la note d'état corporel en fin de gestation et en début de lactation pour des vaches multipares Charolaises (n=23) nourries selon les recommandations alimentaires pendant la période hivernale. Les notes d'état ont été lissées par moyennes mobiles. D'après des données de l'Unité expérimentale des Monts d'Auvergne sur une étude réalisée en 2007-2008. 76

Figure 13 : Variabilité de l'évolution de l'état corporel de vaches N'Dama entre le 6ème mois de gestation et le 2ème mois de lactation. Classes obtenues par une classification ascendante hiérarchique suite à une analyse en composante principale après élimination des facteurs parité et saison. Pm : vaches en bon état corporel en fin de gestation, qui ne perdent que peu d'état à la mise bas et se maintiennent au dessus de 2,5 en début de lactation ; Pr : vaches en bon état en fin de gestation et dont la note d'état diminue fortement entre la fin de gestation et le début de lactation passant en dessous de 2,5 en début de lactation. Pi : vaches en état moyen mais stable en fin de gestation puis qui passent en dessous de 2,5 en début de lactation, MB : mise bas. D'après Ezanno (2002). 78

Figure 14 : Evolution des productions laitières (a) et des taux de réforme (b) des vaches Salers (■) et Limousines (▲) nourries selon un niveau alimentaire Haut (100% des besoins) ou Bas (80% des besoins) en Hiver et pendant 4 années consécutives (Blanc et al., 2010). 78

Figure 15 : L'évolution de la note d'état corporel est influencée par la race et le niveau alimentaire prepartum. —✕— Pireneica niveau Haut (n = 9) ; —□— Pireneica niveau Bas (n = 9) ; —●— Parda niveau Haut (n = 17) ; —|— Parda niveau Bas (n = 16). D'après Blasco Perez-Aramendia (1991). 80

Figure 16 : Evolution de l'état d'engraissement sur la période hivernale (fin de gestation et début de lactation) pour des vaches primipares (PP) et multipares (MP) Charolaises alimentées selon les recommandations alimentaires en gestation et soumises à un niveau alimentaire Haut (Besoins + 2UF) ou Bas (Besoins -3 UF) en période postpartum. D'après Geoffroy (2010). 80

Figure 17 : Trajectoires individuelles de l'état d'engraissement pour des primipares Charolaises (n=7) alimentées selon les recommandations alimentaires avant vêlage puis à un niveau alimentaire Bas (Besoins-3UF) pendant la période postpartum et ad libitum pendant la période de pâturage. Les notes d'états ont été lissées par moyennes mobiles. D'après Geoffroy (2010). 82

Figure 18 : Représentation d'une réponse de type élastique à une contrainte. D'après Sauvant and Martin (2010). 82

Figure 19 : Relation linéaire entre la variation de NEC pendant la période hivernale et l'intervalle vêlage-vêlage (IVV) pour des primipares et multipares Charolaises (Agabriel et al., 1992). 88

Figure 20 : Effet de la NEC en début de période hivernale sur l'intervalle vêlage-vêlage (IVV) de jeunes vaches (primipares ou 2ème veau) (Agabriel et al., 1992). 88

Figure 21 : Effet de la NEC au vêlage sur l'intervalle vêlage-vêlage (IVV) pour des multipares de races Hereford Friesian et Blue-Greys. Les lettres a, b et c indiquent des différences significatives entre moyennes P<0,05. D'après Osoro et Wright (1992). 88

Figure 22 : Taux de gestation associés à différentes notes d'état corporel au vêlage pour des vaches multipares de races Hereford Friesian et Blue-Greys. D'après Osoro et Wright (1992). 90

Figure 23 : Représentation des taux de gestation (moyenne ± se) de vaches multipares de race Charolais x Angus selon leur NEC au vêlage (échelle 0-5) combiné à la variation des réserves corporelles en période postpartum. D'après Houghton et al. (1990). 92

Figure 24 : Représentation des mécanismes par lesquels la fonction de nutrition peut affecter la croissance et la fonctionnalité du follicule. DF : follicule dominant, NPY : neuropeptide, EOP : peptides opioïdes endogènes (Diskin et al., 2003). 94

Figure 25 : Chez des multipares de race Pirenaica, la durée d'anoestrus postpartum diminue lorsque la NEC au vêlage augmente (Blasco Perez-Aramendia, 1991). 96

Figure 26 : Relation entre la NEC au vêlage et la durée d'anoestrus postpartum observée à partir de 9 études expérimentales où l'alimentation était un facteur maîtrisé (r : coefficient de corrélation de Pearson) 96

Figure 27 : Durées d'anoestrus observées par Wiltbank et al. (1962) en fonction des niveaux alimentaires pre et postpartum. Le lot recevant un régime alimentaire Bas puis Haut a une durée d'anoestrus significativement supérieure aux autres (* P<0,01). 96

Figure 28 : Le pourcentage cumulé de vaches Hereford en œstrus varie selon le niveau alimentaire (Haut vs. Bas) appliqué en périodes pré et postpartum. Bas-Bas (n=20), Bas-Haut (n=20), Haut-Bas (n=22), Haut-Haut (n=21). D'après Wiltbank et al. (1962). 98

Figure 29 : Représentation des durées d'œstrus définies comme l'intervalle entre première et dernière acceptation de chevauchement pour des vaches primipares et multipares allaitantes. D'après Ciccioli et al. (2003), Flores et al. (2007) et Geoffroy (2010). 102

Figure 30 : Démarche générale du travail de thèse. En rouge : acquisition des données, en bleu : utilisation des données 130

Figure 31 : Représentation de la construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre proposée chez la vache laitière par Friggens et Badsberg (2007) 142

Figure 32 : Représentation schématique du développement lipidique et des oscillations induites par l'enchaînement des cycles de reproduction chez la vache laitière. La fécondation et le vêlage entraînent une reconstitution et une mobilisation des réserves lipidiques. F : Fécondation. D'après Friggens et al. (2004). 142

Figure 33 : Représentation de l'évolution des réserves lipidiques chez la vache laitière en cas d'échec de reproduction après le deuxième vêlage. 142

Figure 34 : Ajustement de la croissance pondérale des animaux à une courbe de Gompertz. Les points représentent des points moyens calculés à partir de données bibliographiques combinant des mâles et femelles de plusieurs races (Robelin, 1986). 144

Figure 35 : Représentation générique de l'évolution du poids vif en fonction de l'âge selon l'équation de Robelin (1986). 144

Figure 36 : Proposition de représentation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et hypothèses associées..... 148

Figure 37 : La trajectoire adaptative représente l'évolution des réserves lipidiques avant, pendant et après la contrainte nutritionnelle jusqu'au retour à la trajectoire d'équilibre. 152

Figure 38 : Représentation de l'enchaînement des différentes étapes du processus d'élaboration de la performance de reproduction d'équilibre, lorsque l'environnement nutritionnel n'est pas contraignant. PPAI : Intervalle vêlage-reprise de cyclicité ; S : Saillie; (Blanc et Agabriel, 2008). 154

Figure 39 : Exemples de conséquences possibles d'une trajectoire nutritionnelle adaptative sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction : allongement de l'IV-cycle (intervalle vêlage-reprise de cyclicité), amélioration de l'expression de l'œstrus, occurrence d'anomalies de cyclicité, allongement des intervalles vêlage-saillie fécondante (IVSF), vêlage-vêlage (IVV). D'après Blanc et Agabriel (2008). 154

Figure 40 Représentation de l'évolution de la probabilité de reprise de cyclicité (LOOC) selon le niveau de réserves lipidiques chez la vache laitière. L_{target} : quantité de réserves lipidiques optimale pour la conception ; L_{min} : quantité minimale en dessous de laquelle la probabilité de reprise de cyclicité devient nulle (Friggens, 2003). 158

Figure 41 : Représentation de l'impact des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur une composante de la performance de reproduction. L_{adapt} : quantité de réserves lipidiques de la trajectoire adaptative ; L_{equil} : quantité de réserves lipidiques de la trajectoire d'équilibre. 160

Figure 42 : Représentation de l'effet du taux de mobilisation postpartum des réserves lipidiques sur la probabilité de reprise de cyclicité chez la vache laitière. dL/dt min et dL/dt max représentent les taux de mobilisation minimal et maximal entre lesquels la probabilité de reprise de cyclicité postpartum (LOOC) à un temps donné est dégradée (Friggens, 2003). 162

Figure 43 : Représentation de trois situations de contraintes nutritionnelles par rapport à une situation d'équilibre où la probabilité de reprise de cyclicité sera affectée soit par le taux de mobilisation des réserves (a), soit par la quantité de réserves (b), soit par les deux (c). Ltarget : NEC cible, nc : non compromis = mobilisation observée dans un environnement nutritionnel non contraignant). Adapté de Friggens (2003). 164

Figure 44 : Représentation de l'effet de l'écart entre le niveau des réserves lipidiques de la trajectoire adaptative et celui définit par la trajectoire d'équilibre (L_{adapt}-L_{equil}) sur une composante de la performance de reproduction. La valeur d'équilibre correspond à une absence d'écart entre les trajectoires. Les seuils positif et négatif correspondent aux seuils à partir desquels une augmentation de l'écart n'a plus d'effet sur la composante de la performance de reproduction. 164

Figure 45 : Modèle conceptuel des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et performance de reproduction chez la vache allaitante 166

Figure 46 : Exemple de lipides estimés sur un animal en utilisant le modèle *Compocow* puis ajustés par un modèle quadratique par lactation. 176

Figure 47 : Représentation des trajectoires individuelles de lipides..... 176

Figure 48 : Représentation des ajustements moyens par lactation des lipides estimés par le modèle *Compocow* (Les évènements de reproduction (V : vêlage ; F : fécondation ; T : tarissement) moyens sont repositionnés pour les 4 lactations. 178

Figure 49 : Trajectoire moyenne obtenue à partir des données des 17 animaux. Les lipides ont été recalés au sein de chaque lactation. Seules les moyennes calculées avec au moins 4 données sont représentées. Les stades des évènements de reproduction (F : Fécondation, T : Tarissement) correspondent au stade moyen des 17 animaux. 180

Figure 50 : Trajectoire d'évolution des lipides pendant la croissance et les 3 premières lactations pour l'animal 66825. Les lipides ont été estimés à partir du poids et avec le modèle de Robelin et Daenicke (1980) pour la période de croissance. Pour les lactations, le modèle *Compocow* (Garcia et Agabriel, 2008) est utilisé pour l'estimation des lipides. F : Fécondation ; CR : Changement de ration ; T: Tarissement. 182

Figure 51 : Représentation des quantités de lipides individuelles estimées par le modèle *Compocow* et des ajustements réalisés pour formaliser la trajectoire de développement (equil), ainsi que les enveloppes d'oscillations maximale (gest-equil) et minimale (lact-equil). 184

Figure 52 : Représentation de la courbe de développement, des enveloppes d'oscillations et positionnement des différentes périodes sur lesquelles différentes équations s'appliquent pour construire la trajectoire d'équilibre 186

Figure 53 : Correspondance entre les valeurs d'intensité de contrainte entrées dans le modèle et la signification pratique..... 190

Figure 54 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par deux contraintes de même intensité (0,85) et de même durée (100 jours) réalisées à des stades physiologiques différents..... 194

Figure 55 : Schéma du protocole expérimental réalisé afin de quantifier l'impact de restriction nutritionnelle sur la performance de reproduction. 200

Figure 56 : Mise en évidence de 6 trajectoires nutritionnelles différentes selon la parité et le niveau alimentaire en période postpartum (Haut : Besoins + 2UFL vs. Bas : Besoins – 3 UFL. MP : Multipares ; PP : Primipares ; PPM : Primipares maigres au vêlage 202

Figure 57 : Mise en relation de la quantité de lipides au vêlage et des variations de lipides pendant la période hivernale et la période de reproduction au pâturage avec les taux de gestation en fin de période de reproduction. MP : Multipares ; PP : Primipares ; Haut : niveau alimentaire Besoins +2 UFL ; Bas : niveau alimentaire Besoins -3 UFL 204

Figure 58 : Représentation de l'intervalle vêlage-1er œstrus en fonction de la proportion de lipides dans le poids vif vide au vêlage pour les données individuelles de Bourges et de Laqueuille ainsi que pour les points moyens par lots. MP : Multipares ; PP : Primipares ; Haut : Besoins+2UFL ; Bas : Besoins-3UFL 206

Figure 59 : Représentation de l'intervalle vêlage – 1er œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage pour les données de Bourges et de Laqueuille ainsi que pour les points moyens par lot. MP : Multipares ; PP : Primipares ; Haut : Besoins+2UFL ; Bas : Besoins-3UFL 206

Figure 60 : Représentation de l'intensité d'expression de l'œstrus définie par l'aire sous la courbe des comportements sexuels secondaires. Diff_SEX_SEC : différence du nombre de comportements sexuels secondaires entre phase oestrale et phase lutéale ; diff-AC : différence du nombre d'acceptations de chevauchement entre phase oestrale et phase lutéale (Blanc et al., 2010). 208

Figure 61 : Ajustement empirique de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité en fonction de la quantité de lipides au vêlage. IV-cycle : intervalle vêlage-reprise de cyclicité. PP : Primipares ; MP : Multipares 210

Figure 62 : Ajustement de la loi de réponse de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité (IV-cycle) selon le pourcentage de lipides dans le poids vif vide (PVV) au vêlage et repositionnement des points moyens de Bourges. PP : Primipares ; MP : Multipares..... 210

Figure 63 : Repositionnement de l'ajustement des points expérimentaux de Laqueuille par rapport aux données de Bourges par translation. IV-cycle : Intervalle vêlage-reprise de cyclicité ; PVV : Poids vif vide ; PP : Primipares ; MP : Multipares ; adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre 212

Figure 64 : Adaptation de l'ajustement des données de Laqueuille en écart par rapport à Bourges afin d'obtenir une loi de réponse en fonction de la parité (primipares vs. multipares). PVV : Poids vif vide ; PP : Primipares ; MP : Multipares ; IV-cycle : Intervalle vêlage-reprise de cyclicité ; adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre..... 212

Figure 65 : Représentation de la forme générique de la fonction de Hill utilisée pour représenter les lois de réponse du comportement d'œstrus à la variation des lipides en période postpartum. ymax : valeur maximale atteinte par les ordonnées ; ymin : valeur minimale atteinte par les ordonnées ; x0 : valeur de x au moment où ymax est atteint ; xinflex : valeur de x au point d'inflexion de la courbe ; y1/2 : valeur de y intermédiaire entre les valeurs ymin et ymax ; n : paramètre qui module la pente de la courbe ; x : la variable nutritionnelle retenue. 214

Figure 66 : Représentation des durées d'œstrus observées à Laqueuille en fonction de la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum (n=71). La durée d'œstrus moyenne obtenue sur les vaches de bourges (Blanc et al., 2010) est également repositionnée. 216

Figure 67 : Représentation des durées d'œstrus moyennes (± écart-type) par tranches de 5% de variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum par rapport à la quantité de lipides au vêlage. X : variation de lipides entre 0 et 30 jours en proportion de la quantité de lipides au vêlage. 216

Figure 68 : Fonction de Hill représentant l'effet de la variation des réserves lipidiques entre 0 et 30 jours postpartum sur la durée de l'œstrus..... 216

Figure 69 : Loi de réponse représentant l'effet de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum sur la durée d'œstrus, centré sur le point moyen de Bourges qui représente la réponse associée à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre. 216

Figure 70 : Représentation du nombre total de comportements sexuels exprimés et reçus pendant la durée de l'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum et lorsque qu'il n'y a aucune autre congénère en œstrus simultanément. 218

Figure 71 : Représentation du nombre total de comportements sexuels exprimés et reçus pendant l'œstrus (± écart-type) par tranches de 5% de variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum par rapport à la quantité de lipides au vêlage, lorsqu'aucune autre vache n'est en œstrus simultanément. X : variation de lipides entre 0 et 30 jours en proportion de la quantité de lipides au vêlage 218

Figure 72 : Ajustement de la loi de réponse du nombre total de comportements sexuels pendant la durée d'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage et en l'absence de congénères en œstrus simultanément. 218

Figure 73 : Ajustement du nombre total de comportements sexuels en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en écart par rapport à la trajectoire d'équilibre. 220

Figure 74 : Représentation du nombre de comportements sexuel pendant la durée de l'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum et lorsque qu'il y a au moins une congénère en œstrus simultanément. 220

Figure 75 : Représentation des points expérimentaux moyens (± écart-type) par tranche de 5% de variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum lorsqu'une ou plusieurs congénères sont en œstrus simultanément. X : variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage. 220

Figure 76 : Ajustement de la loi de réponse du nombre total de comportements sexuels pendant l'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum et lorsqu'il y a présence de congénères en œstrus simultanément. 222

Figure 77 : Ajustement de la loi de réponse du nombre total de comportement sexuels pendant l'œstrus selon la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en écart par rapport à Bourges et lorsqu'il y a présence de congénère en œstrus simultanément. adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre..... 222

Figure 78 : Ajustement empirique de la probabilité de fécondation au premier œstrus en fonction de la durée de l'anoestrus postpartum (—•—) et intervalles de confiance à 95% (— — —) (Friggens et Labouriau, 2007). 224

Figure 79 : Représentation de l'évolution de la probabilité de fécondation au premier œstrus selon la durée de l'anoestrus postpartum pour les primipares et multipares. 224

Figure 80 : Niveau moyen d'expression de l'œstrus et probabilités de fécondations (P_{fec}) associées pour les 3 classes de niveau d'expression de l'œstrus déterminées par rapport au nombre d'acceptation de chevauchement (AC) par œstrus. Les probabilités de fécondation sont estimées par la fonction de Hill retenue. 226

Figure 81 : Fonction de Hill permettant de représenter la réponse de la probabilité de fécondation au niveau d'expression de l'œstrus et positionnement des points moyens calculés par classe de niveau d'expression de l'œstrus 226

Figure 82 : Représentation des ajustements retenus pour représenter la probabilité de fécondation au premier œstrus en fonction de la durée d'anoestrus postpartum et du niveau d'expression de l'œstrus chez les primipares. 228

Figure 83 : Représentation des ajustements retenus pour représenter la probabilité de fécondation au premier œstrus en fonction de la durée d'anoestrus postpartum et du niveau d'expression de l'œstrus chez les multipares. 228

Figure 84 : Modèle d'élaboration de la performance de reproduction selon l'écart entre la trajectoire adaptative et la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Adapté de Blanc et Agabriel (2008). 230

Figure 85 : Représentation schématique du modèle informatique. Rouge : Poids vif vides et lipides à l'équilibre ; Vert : contrainte et lipides induits par la contrainte ; Jaune : variables nutritionnelles calculées ; Bleu : Reproduction. Les traits pointillés représentent le calcul des variables de sorties. PVV_gest : poids vif vide en gestation ; PVV_equil : poids vif vide à l'entretien ; PVV_lact : poids vif vide en lactation ; PVVvel : poids vif vide au vêlage ; IVSF : intervalle vêlage-saillie fécondante ; IVV : intervalle vêlage – vêlage ; Lipvel : quantité de lipides au vêlage ; Δlip 0-30 : variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum ; gest_equil : trajectoire des lipides d'équilibre en gestation ; equil : trajectoire des lipides à l'entretien ; lact-equi : trajectoire des lipides en lactation ; min_réserves : quantité minimale de réserves lipidiques en cas de contrainte ; max-reserves : quantité maximale de réserves lipidiques en cas de contrainte 234

Figure 86 : Simulations des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative en situation d'absence de contrainte alimentaire. La dynamique de ces trajectoires au cours des 4 lactations résulte de la réussite de la reproduction : retour de cyclicité postpartum et réussite de la fécondation. La durée de gestation est fixée à 290 jours. 234

Figure 87 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par deux contraintes de mêmes durée et intensité mais réalisées en début (contrainte 1) ou fin (contrainte 2) de gestation. L'amplitude de la déviation entre la trajectoire d'équilibre et la trajectoire adaptative dépend du moment du cycle de production où se réalise la contrainte. 236

Figure 88 : Effet de l'intensité d'une contrainte alimentaire s'appliquant au cours des 90 jours précédant le second vêlage (fin de gestation) sur la dynamique des trajectoires adaptatives. La trajectoire en pointillés est celle qui correspond à la situation de référence (trajectoire d'équilibre). Les contraintes inférieures à 1 correspondent à des sous-alimentations et les contraintes supérieures à 1 correspondent à des suralimentations. 236

Figure 89 : Relation entre l'écart de lipides au vêlage obtenu entre la trajectoire adaptative et la trajectoire d'équilibre et l'écart de durée de l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité (IV-cycle) postpartum engendré. En rouge : intensité de contrainte. 238

Figure 90 : Intensités d'expression de l'œstrus et probabilités de fécondation (P_{fec}) associées pour différentes intensités de contraintes (int.cont.) et une durée d'anoestrus postpartum de 52 jours. 238

Figure 91 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par une contrainte d'intensité 0,5 réalisée entre -90 jours et +120 jours postpartum. 240

Figure 92 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par une sous-alimentation intense (0,85) mais de courte durée (60 jours) réalisée en début de deuxième lactation. 242

Figure 93 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par une contrainte longue (120 jours) et d'intensité modérée (0,43) réalisée en début de deuxième lactation. 242

Figure 94 : Relation linéaire entre la note d'état corporel et le diamètre des adipocytes sur les données expérimentales de Laqueuille des années 2009 et 2010 (primipares et multipares) pour les prélèvements d'adipocytes réalisés au vêlage, à la mise à l'herbe et à la fin de l'étude expérimentale. r : coefficient de corrélation de Pearson. 256

Figure 95 : Relation entre les données individuelles de lipides estimées par le modèle *Compocow* et par les adipocytes. PP : primipares ; MP : multipares : Haut : Besoins+2UFL ; Bas : Besoins-3UFL ; NEC : note d'état corporel. 256

Tableau 1 : Dates moyennes de vêlage par année et rang de lactation. 172

Tableau 2 : Effectifs utilisés par lactation dans cette première méthode d'analyse des données. 174

Tableau 3 : Début et fin de périodes sur lesquelles les lipides sont estimés et les moyennes calculées. 176

Tableau 4 : Stades postpartum moyens pour les différents évènements de reproduction pour les 17 animaux retenus. 180

Tableau 5 : Indicateurs de la performance de reproduction calculés sur les 17 animaux utilisés pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. 196

Tableau 6 : Indicateurs de la performance de reproduction calculée sur les 42 animaux restants dans la base de données, afin de valider les valeurs obtenues sur les 17 animaux retenus pour la trajectoire nutritionnelle. 196

Tableau 7 : Effet du niveau alimentaire postpartum sur les réserves corporelles des multipares. D'après Geoffroy (2010). 200

Tableau 8 : Effet du niveau nutritionnel postpartum sur différentes composantes de la performance de reproduction chez les vaches multipares. D'après Geoffroy (2010). 202

Tableau 9 : Vérification de la cohérence des données entre Bourges et Laqueuille. 208

Valorisations scientifiques

Article scientifique dans des revues à comité de lecture :

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J., Egal D. et Blanc F., 2013. Subcutaneous body lipids affect cyclicity and estrus behavior in primiparous Charolais cows. *Animal Reproduction Science* (acceptée, en cours de révision)

Congrès nationaux et internationaux :

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J., Egal D. et Blanc F., 2011. Influence of postpartum nutritional level on estrus behavior in primiparous Charolais cows. In: Book of Abstracts of the 62nd annual meeting of the European federation of animal science, Stavanger, Norway. 29 August-2 September 2011. p 219.

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J., Egal D. et Blanc F., 2011. Consequences of feeding management on body condition and reproductive performance in primiparous Charolais cows. In: Advances in animal biosciences. Proceedings of the 8th international symposium on the nutrition of herbivores (ISNH), Aberyshwyth, Wales. 6-9 September 2011. p 400 (Affiche).

Recoules E., Agabriel J., De La Torre A. et Blanc F. 2012. Influence de l'évolution des réserves lipidiques après vêlage sur la cyclicité, le comportement sexuel et la performance de reproduction des vaches primipares Charolaises. Journées d'Animation Scientifique du département PHASE, Rennes 31 janvier – 1er Février 2012 (Affiche).

De La Torre A., Blanc F., Recoules E., D'hour P. et Agabriel J. 2013. Energy available for maintenance is a relevant indicator for analyzing beef cow efficiency in changing environments. Sacramento, USA, 9-12 September 2013.

Autres communications :

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J et Blanc F., 2010. Modélisation de l'interaction nutrition / reproduction chez la vache allaitante. Etude de la sensibilité de la productivité des femelles et de leur longévité aux trajectoires nutritionnelles subies. Conseil Scientifique de l'URH, Clermont-Ferrand, 26 mars 2010.

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J et Blanc F., 2010. Modélisation de l'interaction nutrition/reproduction chez la vache allaitante : Etude de la sensibilité de la productivité des femelles et de leur longévité aux trajectoires nutritionnelles subies. Journées de l'école doctorale SVSAE, Aubière, 6-7 mai 2010 (Affiche).

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J et Blanc F., 2011. Modélisation des interrelations nutrition/reproduction chez la vache allaitante, Conseil Scientifique de l'URH, Clermont-Ferrand, 26 Juin 2010.

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J et Blanc F., 2012. Etude de la sensibilité de la reproduction des vaches allaitantes aux trajectoires nutritionnelles subies : une approche par modélisation. Journées de l'école doctorale SVSAE, Aubière, 24-25 avril 2012.

Recoules E., De La Torre A., Agabriel J et Blanc F., 2012. Etude de la sensibilité de la reproduction des vaches allaitantes aux trajectoires nutritionnelles subies : une approche par modélisation. Conseil scientifique de l'UMRH, Clermont-Ferrand, 1er Juin 2012.

Sigles et abréviations

AGNE: Acides Gras Non Estérifiés

COPEIAA : Conseil de Prospective Européenne et Internationale pour l'Agriculture et l'Alimentation

EDTA: Ethylenediaminetetraacetic acid

FAO : Food and Agriculture Organization

GIEC : Groupe Intergouvernemental d'Expert sur l'évolution du Climat

IGF-I : Insulin like Growth Factor-I

NADPH : Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate

NEC : Note d'état corporel

IA : Insémination Artificielle

IV-cycle : Intervalle vêlage reprise de cyclicité

IVV : Intervalle vêlage-vêlage

IVSF : Intervalle vêlage-saille fécondante

PAC : Politique Agricole Commune

PVV: Poids Vif Vide

SAU : Surface Agricole Utile

VLDL : Very Low Density Lipoprotein

UFL: Unité Fourragère Lait

Introduction

Le secteur de l'élevage est confronté à des contextes économique et climatique changeants. En Europe, le changement climatique risque d'avoir des conséquences différentes selon les régions. En effet, les prévisions existantes augurent une élévation des températures et une augmentation de la fréquence des sécheresses dans le sud de l'Europe ; dans le centre de l'Europe, les précipitations estivales vont être réduites entraînant un stress hydrique plus important, et enfin dans le nord, le changement climatique aura tout d'abord des effets positifs (augmentation de la production agricole) avant d'entraîner une augmentation de la fréquence des inondations hivernales. L'augmentation probable de la fréquence des périodes de sécheresse et de canicule risque d'entraîner une diminution des récoltes dans les régions les plus chaudes en raison du stress thermique (GIEC, 2007). Dans un futur proche (2020-2046), les effets du changement climatique à l'échelle nationale seraient favorables à la production agricole (augmentation de température modérée, peu de diminution des précipitations). Par contre, dans un futur plus lointain (2070-2096), la production agricole serait dégradée (baisse des rendements ; Moreau et al., 2008). Au niveau de l'élevage de ruminants, les conséquences du réchauffement climatique seraient visibles à plusieurs niveaux. Les prairies et systèmes de production fourragers sont sensibles au stress hydrique, par conséquent les déficits en fourrages seraient plus fréquents en été et les périodes de pâturage seront certainement plus précoces au printemps et plus longues en automne (COPEIAA, 2007). Cependant, ces conclusions doivent être relativisées. Dans un futur proche, l'augmentation de la température et la diminution des précipitations seraient relativement modérées ce qui permettrait la préservation de la production agricole si les évènements extrêmes (sécheresse, inondations) restent rares. A plus long terme, les conséquences pourraient par contre être plus importantes. Il est donc nécessaire de rester vigilant sur l'évolution du climat afin de contribuer à l'adaptation des systèmes de production. Dans un futur assez proche, certaines zones pourraient pratiquer un pâturage hivernal mais les animaux devraient être alimentés en été en raison du manque de ressources à cette période. Ces nouvelles pratiques, engendrées par le contexte changeant, vont solliciter les capacités adaptatives des animaux (Moreau et al., 2008). Concernant le contexte économique, le prix des denrées alimentaires a connu une hausse considérable au cours de l'année 2008. L'augmentation est de 40% par rapport aux prix de 2007 et 76% par rapport à ceux de 2006. L'augmentation du prix du pétrole et les préoccupations environnementales conduisent à promouvoir d'autres énergies et entraînent une augmentation de la demande de produits agricoles pour la fabrication de biocarburants. Cela engendre une réduction des surfaces productives allouées aux cultures vivrières. En 2007, 12% de la

production mondiale de maïs ont été destinés à la production de bio éthanol (FAO, 2009a). Le prix élevé du pétrole a également une répercussion directe sur les prix agricoles puisque cela augmente les coûts de production. Le changement climatique influence donc la disponibilité des ressources pour l'alimentation animale à travers un effet direct sur la production et un effet indirect sur les prix. En effet, le changement climatique mais surtout l'augmentation de la fréquence des phénomènes extrêmes conduisent à une variabilité de la production. Lorsque les déficits de production ont lieu plusieurs années de suite dans les principaux pays exportateurs, la volatilité des prix augmente (FAO, 2009b). A l'heure actuelle, lors de conditions climatiques défavorables, on observe une augmentation de la part de concentré dans la ration et des achats de fourrages afin de maintenir les objectifs de production des élevages de ruminants. Par ailleurs, les aléas climatiques peuvent se répercuter sur les résultats économiques pendant plusieurs années. Par conséquent, l'augmentation prévue de la fréquence d'évènements climatiques extrêmes pourrait avoir des répercussions importantes sur les revenus des éleveurs (Mosnier, 2009).

Ces éléments mettent en évidence la nécessité pour le secteur de l'élevage de s'affranchir de la volatilité des prix grâce à la mise en place de systèmes bas intrants et à la recherche de l'autonomie alimentaire. Les systèmes bas intrants sont définis comme des systèmes maximisant l'utilisation de ressources produites sur l'exploitation et réduisant l'utilisation de ressources externes (Poux, 2008). Ils répondent ainsi à des préoccupations environnementales et constituent un moyen de réduire les coûts de production et d'augmenter la profitabilité de l'exploitation à court et long termes (Pointereau et al., 2007). Le concept de systèmes bas intrants, en réduisant l'utilisation d'intrants externes à l'exploitation, s'accompagne de la notion d'autonomie alimentaire. Le contexte incite les éleveurs à augmenter l'autonomie de l'exploitation afin de réduire la sensibilité des exploitations à la volatilité des prix. Les coûts alimentaires constituent une part importante des charges d'approvisionnement (43% en élevages bovins allaitants en 2009 ; Agreste, 2011) et influencent les performances des exploitations. Ces coûts dépendent des facteurs externes (notamment les conditions climatiques) mais également du degré d'autonomie du système alimentaire et par conséquent de la part des achats d'aliments concentrés (COPEIAA, 2007). En 2001, les difficultés d'affouragement causées par la sécheresse ont entraîné un recours accru à une complémentation alimentaire des animaux (Agreste, 2011). Atteindre l'autonomie alimentaire à l'échelle de l'exploitation nécessite d'ajuster l'équilibre entre la disponibilité des ressources alimentaires et les besoins des animaux. Cela peut s'envisager de différentes manières, à savoir une augmentation de la production d'aliments sur l'exploitation (fourrages et concentrés), une diminution des besoins à travers une baisse des effectifs ou une baisse de la production (moindre performance des animaux) ou encore un meilleur ajustement entre les ressources disponibles et les besoins des animaux au

cours du cycle de production (Blanc et al., 2004). L'autonomie alimentaire peut engendrer une certaine sensibilité aux aléas climatiques si elle est faiblement sécurisée. En effet, lorsque les ressources fourragères proviennent en intégralité de l'exploitation, des conditions climatiques défavorables peuvent conduire à une baisse de la production plus ou moins importante. En cas d'autonomie fourragère faiblement sécurisée, la variabilité de la production des ressources alimentaires peut conduire à des périodes de restriction alimentaire non volontaire pour les animaux.

Le cheptel allaitant français compte environ 4 millions de vaches (Agreste, 2010b), situées principalement dans les zones où la prairie représente une part importante de la SAU. L'alimentation des vaches allaitantes repose principalement sur l'utilisation des ressources fourragères (Agreste, 2010a, 2010b). Les connaissances sur les besoins nutritionnels ont permis de définir les recommandations alimentaires afin d'optimiser l'utilisation des ressources alimentaires en tenant compte de la capacité des vaches à mobiliser puis reconstituer leurs réserves (Agabriel et Petit, 1987). L'alternance de périodes de restriction alimentaire durant l'hiver et de réalimentation au pâturage est une pratique recommandée en élevage allaitant afin de réduire les dépenses pour l'alimentation. Compte tenu de sa durée de gestation et de sa faible prolificité, la vache allaitante présente une productivité limitée et la production d'un veau par vache et par an renforce la viabilité économique des systèmes de production. Les recommandations alimentaires lors de la période hivernale cherchent à réduire les apports tout en permettant le maintien de la production. Les apports alimentaires sont définis à partir des besoins de la femelle, en lien avec son stade physiologique. Malgré la capacité des femelles à mobiliser et reconstituer leurs réserves corporelles, les systèmes de production allaitants sont sensibles à la disponibilité des ressources fourragères et par conséquent aux contextes économique et climatique changeants. Les systèmes d'élevage allaitants doivent donc s'adapter afin de maintenir la productivité dans un contexte où les périodes de restriction alimentaire risquent de s'intensifier. Etant donné la variabilité individuelle des réponses que l'on peut observer au sein d'un troupeau, l'adaptation d'un système d'élevage repose sur la capacité des animaux à s'adapter à ces contraintes (Blanc et al., 2006), qui sont à la fois des contraintes environnementales et des contraintes de conduite imposées par l'éleveur. La reproduction des vaches est au cœur du fonctionnement du troupeau. Afin de valoriser les produits comme il le souhaite (type de produits, saison de vente), l'éleveur décide à la fois de la date et de la répartition des vêlages. La performance de reproduction peut être influencée par de nombreux facteurs (Blanc et Agabriel, 2008) dont le niveau nutritionnel de la ration (Agabriel et Petit, 1987; Diskin et al., 2003; Osoro et Wright, 1992) et la disponibilité des ressources pâturées.

La performance de reproduction est la résultante d'une combinaison entre des critères propres à l'animal (génétique, âge, …) et des choix de l'éleveur relatifs à sa conduite du troupeau. Compte tenu des aléas climatiques et du contexte économique, la variabilité de la disponibilité des ressources alimentaires pourraient s'accentuer. Cela risque d'entraîner une augmentation de la fréquence et/ou de l'intensité des périodes de restriction alimentaire mais surtout d'avoir des périodes de restrictions à n'importe quel moment du cycle, ce qui risque d'impacter la performance de reproduction. Compte tenu de la nécessité de produire un veau par vache et par an pour assurer la viabilité économique des exploitations allaitantes, l'objectif pour les éleveurs est d'avoir des animaux ayant la capacité de supporter des périodes répétées de restriction alimentaire, tout en maintenant une bonne performance de reproduction. Par ailleurs, le contexte à venir des troupeaux allaitants tend à privilégier des animaux robustes (Friggens et al., 2010) c'est-à-dire capables de maintenir leur capacité de production et de reproduction dans un environnement changeant (Blanc et al., 2010).

PARTIE 1 :

REPRESENTATION DES INTERRELATIONS ENTRE FONCTIONS DE NUTRITION ET DE REPRODUCTION CHEZ LA VACHE

Positionnement scientifique du travail de thèse

L'animal est considéré comme un système vivant, élaborant une performance à travers des interactions complexes entre ses fonctions physiologiques (entretien, croissance, reproduction, nutrition). L'animal peut être caractérisé par l'analyse des trajectoires productives, qui reflètent le changement de priorités entre fonctions au cours de sa vie. La notion de trajectoires productives pour une femelle reproductive traduit l'enchaînement des cycles de reproduction et la succession des évènements de reproduction (Cournut, 2001). Par exemple, le modèle GARUNS définit une trajectoire de priorités relatives dirigées vers la survie de l'animal pour la perpétuation de l'espèce (Martin et Sauvant, 2010a). La quantité d'énergie que l'environnement procure à l'animal est limitée, ce qui engendre une compétition entre les différentes fonctions (Lika et Kooijman, 2003). La notion de compromis entre fonctions orientées vers la survie de l'individu et la perpétuation de l'espèce découle des mécanismes d'homéostase et d'homéorhèse. Le concept d'homéostase est introduit par Walter Cannon au début du 20ème siècle qui se base sur les découvertes de Claude Bernard pour décrire les processus physiologiques qui permettent au milieu intérieur de résister à des changements extérieurs (Raubenheimer et al., 2012). L'homéostase est donc une régulation de très court terme qui concerne le maintien d'un équilibre physiologique ou de conditions constantes dans un environnement interne (Bauman et Currie, 1980) et qui a pour finalité la survie de l'individu. L'homéorhèse représente la modification du métabolisme nécessaire pour supporter un état physiologique particulier. L'homéorhèse est une régulation de long terme puisqu'elle dépend du statut physiologique et a pour finalité la pérennité de l'espèce (Sauvant, 2005). La régulation du métabolisme implique une interaction entre les contrôles homéorhétiques et homéostatiques pour s'assurer que les espèces soient perpétuées (Bauman et Currie, 1980). Ces régulations se produisent en permanence et concernent les différentes fonctions.

La proportion d'énergie allouée aux différentes fonctions change selon le stade de l'animal et son environnement nutritionnel (Martin et Sauvant, 2010a). En cas d'environnement nutritionnel contraignant, la modification des priorités relatives entre fonctions et donc de l'allocation de l'énergie entre celles-ci peut conduire à une moindre performance de l'animal. Malgré le contexte changeant dans lequel se positionnent les systèmes d'élevage allaitant, le maintien de la performance est nécessaire. Cela justifie l'intérêt de mieux connaitre la capacité d'adaptation des femelles et notamment leur capacité à maintenir leur production et leur reproduction dans un environnement changeant. Les aléas économique et climatique entraînent un risque d'augmentation

de la fréquence des périodes de restriction alimentaire. Ces périodes de restriction, risquent notamment d'être, plus fréquentes, plus intenses et aléatoires, c'est-à-dire non maîtrisées par l'éleveur par rapport au cycle de production et donc au stade physiologique de la femelle. Par conséquent, le contexte changeant et ses conséquences sur les périodes de restriction alimentaire risquent d'impacter la performance des femelles allaitantes. Le souhait des éleveurs allaitant est donc d'avoir des animaux capables de maintenir leur production (allaitement, reproduction) tout en subissant des périodes de restriction alimentaire volontaires (maîtrisées) mais également subies (induites par des aléas). Mieux connaître le potentiel adaptatif des animaux permet de mieux préciser comment optimiser la conduite des élevages en tenant compte à la fois du contexte, des objectifs de production et de la capacité des animaux à s'adapter.

La fonction de reproduction est sensible aux variations de la disponibilité des ressources alimentaires. Etudier les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction doit permettre d'appréhender les conséquences d'une augmentation de la fréquence des restrictions nutritionnelles sur la fonction de reproduction. Cela doit également permettre d'étudier la sensibilité de la reproduction des femelles allaitantes à différentes pratiques d'alimentation ainsi que la variabilité des réponses au sein d'un troupeau, afin de pouvoir optimiser la conduite des troupeaux à la fois en termes de conduite de la reproduction et de pratiques d'alimentation dans un contexte où les périodes de restriction nutritionnelle risquent de s'intensifier. Ceci est d'autant plus important dans un contexte d'agrandissement des troupeaux où le suivi par monitoring pourra progressivement remplacer le suivi individuel. Comprendre le déroulement des carrières individuelles permettrait également d'orienter les critères de sélection génétique au profit d'animaux plus flexibles. Les travaux existants portant sur les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante se focalisent principalement sur l'effet de l'état corporel des vaches au vêlage ou de sa variation postpartum sur l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum ou sur l'intervalle entre vêlages. Or ces approches ne permettent pas réellement de dissocier les effets propres et combinés du niveau des réserves lipidiques et de celui de leur dynamique sur l'élaboration de la performance de reproduction. En d'autres termes elles ne décrivent pas véritablement la relation entre trajectoire des réserves lipidiques et réponse reproductive.

Dans ce travail, l'objectif est d'étudier les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante en dynamique, c'est-à-dire en considérant d'une part le niveau des réserves corporelles et leur évolution au cours du temps, et d'autre part en quantifiant leurs effets sur les différentes étapes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Une

telle approche nécessite d'identifier quelles sont les variables indicatrices de l'état nutritionnel les plus pertinentes pour prédire la réponse reproductive des femelles mais aussi d'identifier les composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction qui sont les plus sensibles à l'état nutritionnel. Pour répondre à cet objectif, l'utilisation d'un cadre conceptuel est intéressante car elle permet d'intégrer des connaissances existantes, d'apporter une cohérence dans la manière d'interpréter les différentes connaissances, de représenter les phénomènes biologiques afin de mieux les comprendre et d'identifier des manques de connaissances.

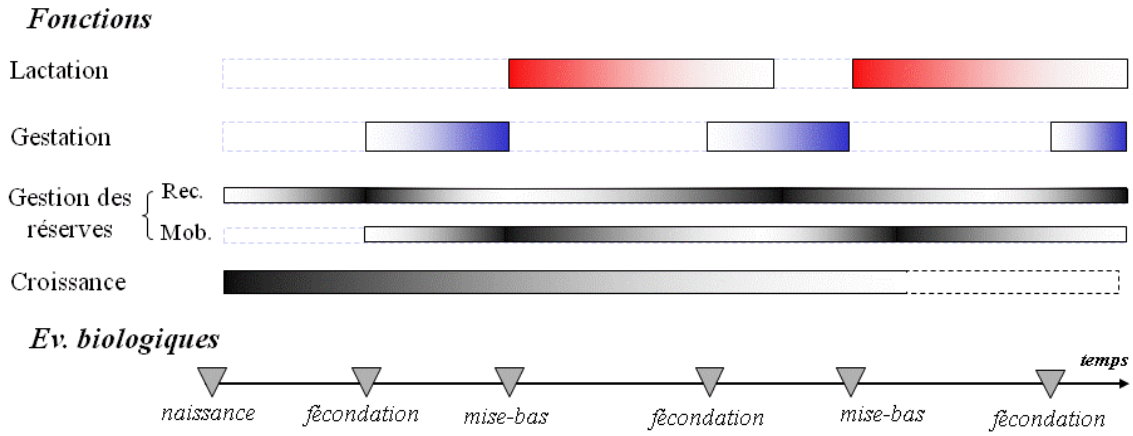


Figure 1 : Représentation de l'évolution des priorités entre fonctions chez la chèvre laitière (Puillet, 2010).

1. Les réserves corporelles comme moyen d'adaptation des femelles à des périodes de contraintes nutritionnelles

1.1.La gestion des priorités entre les différentes fonctions biologiques

L'animal est considéré comme un système vivant dans lequel plusieurs fonctions physiologiques s'enchaînent au cours des cycles de production. Les nutriments sont répartis entre les différentes fonctions de l'organisme. La quantité limitée d'énergie fournit par l'environnement à un organisme est allouée entre les fonctions de croissance, entretien, production et reproduction (Martin et Sauvant, 2010a; Varpe et al., 2009). Dans différentes espèces, l'allocation des nutriments entre les différentes fonctions varie au cours de la vie productive de la femelle selon la dynamique d'enchaînement des cycles de reproduction et la disponibilité des nutriments. Cette gestion des priorités entre les différentes fonctions selon le stade physiologique est permise par des régulations d'homéorhèse (ou téléophorèse) (Chilliard, 1987; Puillet, 2010). Selon le cycle biologique naturel de production des femelles et les contraintes de production exigées pour assurer la rentabilité économique des élevages, les fonctions de production et de reproduction se superposent chez la vache.

La gestion des priorités entre fonctions a déjà été étudiée sur des animaux laitiers (Friggens, 2003; Puillet, 2010). La figure 1 illustre la succession et la superposition des fonctions physiologiques au cours du temps chez la chèvre laitière. L'allocation des nutriments entre les différentes fonctions se fait selon un ordre de priorité relative entre les différentes fonctions. Il semble intéressant d'élargir la gestion des priorités entre fonctions à des animaux moins productifs tels que les vaches allaitantes. Les animaux laitiers ont été sélectionnés selon le potentiel de production laitière ce qui oriente la priorité relative entre fonctions, faisant de la fonction de production une fonction prioritaire. Les besoins de productions et de reproduction sont relativement faibles chez la vache allaitante puisque les besoins d'entretien représentent 2/3 des besoins totaux (Petit et Gueguen, 1980). Les femelles allaitantes étant moins productives, la priorité relative entre fonctions peut être différente de celle des vaches laitières et mérite d'être étudiée.

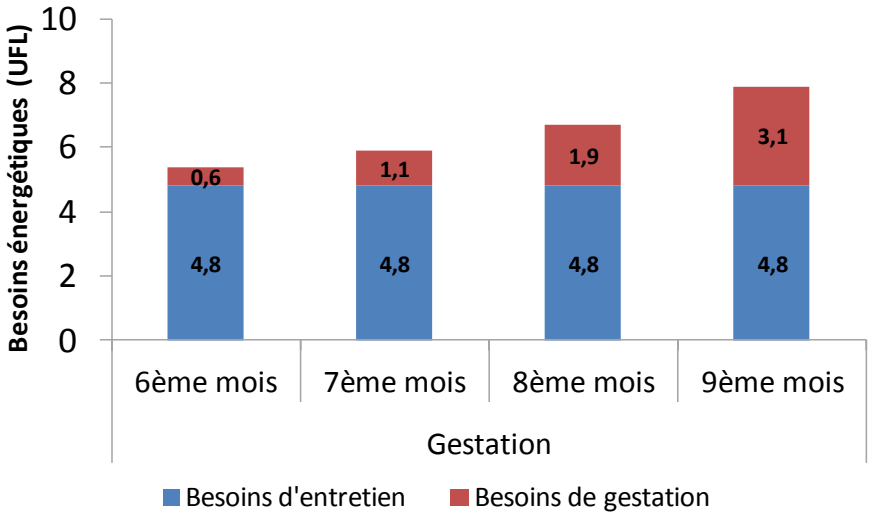


Figure 2 : Evolution des besoins d'entretien et de gestation au cours des 4 derniers mois de gestation pour une femelle allaitante de 650 kg avec un veau de 45 kg à la naissance. Les besoins énergétiques ont été calculés à partir des tables INRA (INRA, 2007).

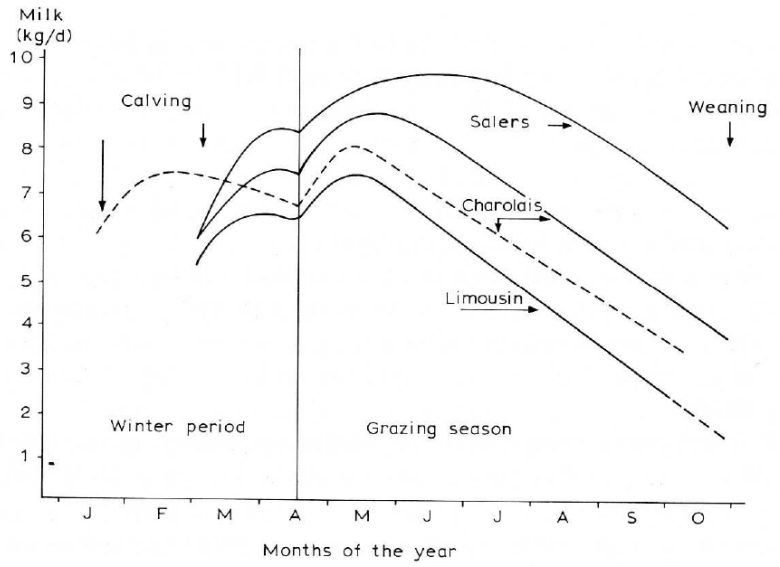


Figure 3 : Courbes de lactation de vaches adultes de race Salers, Charolaise et Limousine vêlant entre 1,5 et 3 mois avant le début de la période de pâturage. L'ensemble de la période de pâturage à lieu sur une pâture de bonne qualité (Petit et al., 1992).

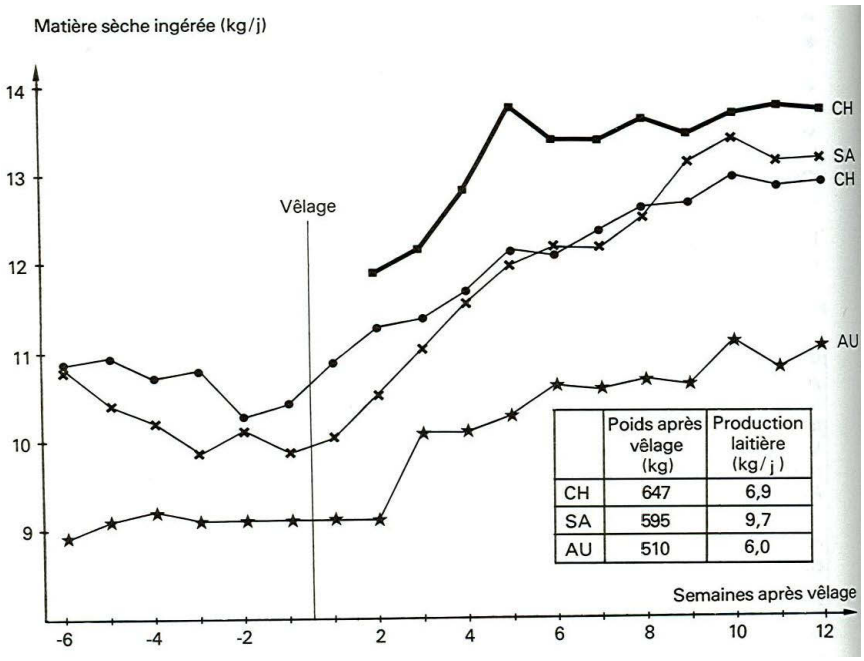
1.1.1. Evolution des besoins de production et de reproduction au cours du cycle de production chez la vache allaitante

Comme le montre la figure 2, c'est dans le dernier tiers de gestation que les besoins de reproduction augmentent rapidement en lien avec le développement du fœtus.

Après vêlage, les vaches sont en anoestrus, la lactation est donc prioritaire sur la fonction de reproduction. Au fur et à mesure que la lactation progresse, il y a un rétablissement de la fonction de reproduction avec la reprise de cyclicité et en parallèle, une diminution de la production laitière. La figure 3 représente la courbe de production laitière de vaches allaitantes adultes de différentes races. Les besoins de production sont liés à la quantité de lait produite et les apports journaliers recommandés sont de 0,45 UFL/kg de lait (INRA, 2007).

La diminution de la production laitière, en lien avec le rétablissement de la fonction de reproduction rend compte d'un changement de priorité pour la femelle. Au départ, l'investissement maternel envers le nouveau né était prioritaire, puis il devient négligeable au profit de l'investissement de la femelle dans un nouveau cycle de production (Friggens, 2003). Il y a un effet inhibiteur de la gestation sur la production laitière, confirmant la priorité de la gestation sur la lactation à partir d'un certain stade postpartum. En effet, chez la vache laitière, après 20 semaines de gestation la production laitière est diminuée et ce quelque soit le stade de lactation au moment de la fécondation et le niveau de production laitière (Coulon et al., 1995). Chez les primipares le rétablissement de la fonction de reproduction, apprécié par l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité, est plus long que chez les multipares (en moyenne +24,1 j selon Blanc et Agabriel (2008)), ce qui sous-entend que la croissance est prioritaire sur la fonction de reproduction.

Ces illustrations soulignent la succession et la superposition de différentes fonctions physiologiques au cours du temps. Selon le stade physiologique, la priorité relative entre les fonctions et les besoins énergétiques sous-jacents varient.



	Poids après vêlage (kg)	Production laitière (kg/j)
CH	647	6,9
SA	595	9,7
AU	510	6,0

Figure 4 : Evolution de la capacité d'ingestion avant et après vêlage pour des femelles Charolaises (CH), Salers (SA) et Aubrac (AU) nourries avec des foins de digestibilité 0,56 (—) ou 0,65 (—) (Petit et Gueguen, 1980).

1.1.2. Evolution de l'ingestion au cours du cycle de production chez la vache allaitante

La figure 4 représente l'évolution de la matière sèche ingérée avant et après vêlage chez des femelles allaitantes de différentes races et selon la digestibilité du fourrage. Pour un même type de ration, la matière sèche ingérée dépend du format, du stade physiologique, du niveau de production et de l'état nutritionnel (Petit et Gueguen, 1980).

D'après la figure 4, la matière sèche ingérée reste stable du tarissement au vêlage mais peut diminuer en fin de gestation. Après vêlage la matière sèche ingérée augmente jusqu'à atteindre son maximum à environ 2-3 mois après vêlage (Petit et Gueguen, 1980). Les profils d'évolution de la matière sèche ingérée présentés sur la figure 4 mettent en évidence une évolution de la capacité d'ingestion au cours du cycle.

1.1.3. Conséquences sur le bilan énergétique et sur l'évolution des réserves corporelles

Le bilan énergétique résulte de la différence entre les apports et les besoins énergétiques. Les apports énergétiques, à travers la quantité de matière sèche ingérée, la valeur énergétique des aliments et leur digestibilité, varient au cours du cycle. Par conséquent, les apports et les besoins énergétiques varient au cours du cycle de production et engendrent une variation du bilan énergétique. Par conséquent, le bilan énergétique peut lui aussi varier selon le stade physiologique même lorsque l'alimentation n'est pas limitante. Compte-tenu de son rôle de stockage et de mobilisation, le tissu adipeux et notamment le tissu adipeux sous-cutané peut être un moyen de palier les variations du bilan énergétique et de fournir l'énergie nécessaire aux différentes fonctions physiologiques afin que les performances de production et de reproduction soient maintenues.

1.2. La dynamique des réserves corporelles au cours du cycle de production chez la vache allaitante

1.2.1. Capacité des organismes à stocker des nutriments sous forme de réserves lipidiques et à mobiliser ces réserves en cas de restriction nutritionnelle

Les tissus adipeux se mettent en place au cours de la vie fœtale. Le tissu adipeux périrénal apparaît en premier, vers le deuxième tiers de vie fœtale. Les dépôts adipeux internes et

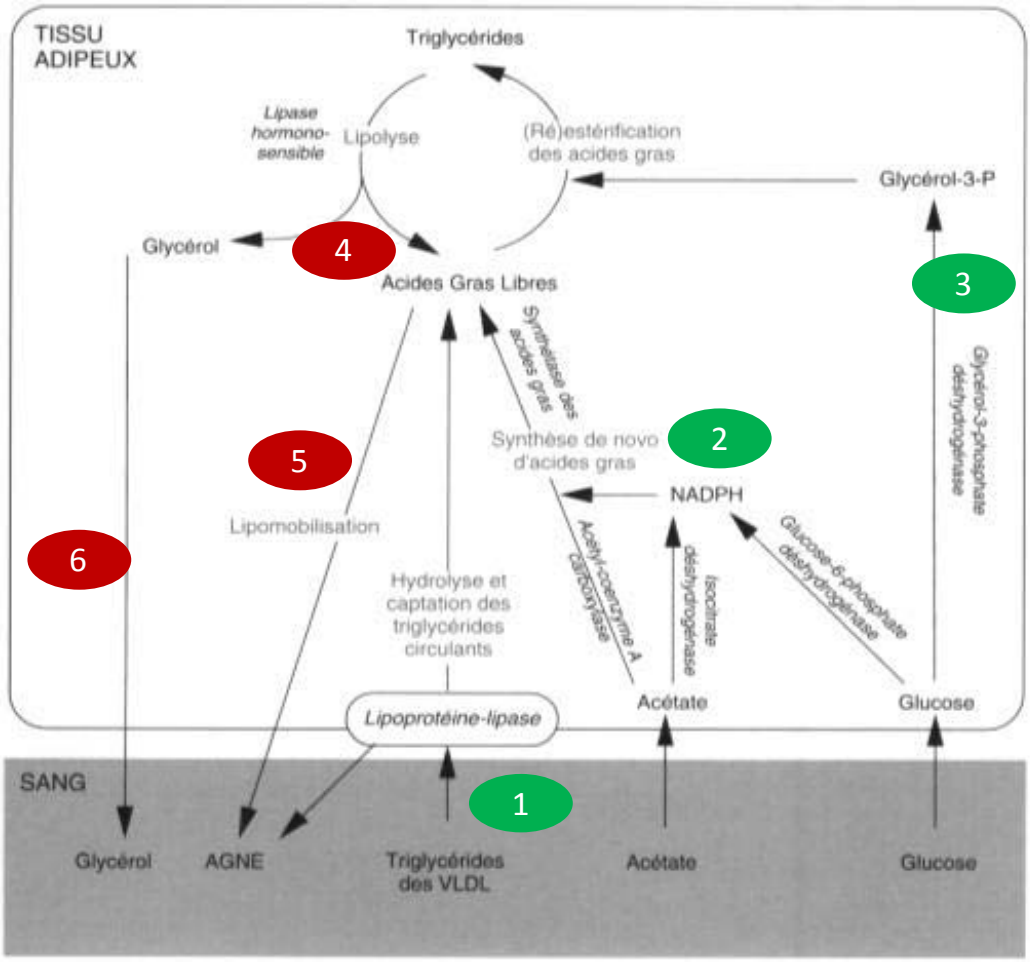


Figure 5 : Métabolisme du tissu adipeux chez le ruminant. VLDL : very low density lipoprotein. 1 : Hydrolyse des triglycérides ; 2 : Synthèse de novo ; 3 : Estérification des acides gras ; 4 : Ré-estérification des acides gras ; 5 : Libération des acides gras sous forme d'AGNE ; 6 : libération de glycérol. D'après Chilliard et Ollier (1994).

intermusculaires sont visibles vers le 6ème mois et le tissu adipeux sous-cutané, qui apparait en dernier est visible 1 à 2 mois avant la naissance. Les cellules du tissu adipeux, appelées adipocytes, sont capables de stocker les lipides sous forme de triglycérides en s'hypertrophiant. La taille des adipocytes peut varier de 10 µm à plus de 150 µm selon la quantité de lipides stockée. Lors d'une restriction alimentaire, il y a une hypotrophie des adipocytes, ce qui correspond à une diminution de leur taille mais non de leur nombre. A travers ces réserves, un stockage d'énergie est réalisé en conditions alimentaires excédentaires et il y a une fourniture d'énergie aux différents organes en cas de restriction alimentaire (Jarrige et al., 1980). Entre la naissance et l'âge adulte, la proportion des tissus adipeux dans la masse adipeuse totale change, passant de 7 à 13% pour les tissus omentaux, de 4 à 9% pour les périrénaux, de 6 à 17% pour les dépôts sous-cutanés et de 60 à 43% pour les dépôts intermusculaires (Robelin and Casteilla, 1990). Le dépôt adipeux sous-cutané reflète relativement bien l'adiposité globale des animaux. C'est également le plus facilement mobilisé et reconstitué en cas de variation des apports alimentaires (Atti et Bocquier, 1999; Chilliard et al., 1998a; Robelin et Agabriel, 1986).

Le tissu adipeux sous-cutané a un rôle de réservoir d'énergie, permettant d'assurer l'équilibre dynamique entre les besoins énergétiques de l'animal et les apports nutritionnels (Robelin et Casteilla, 1990). Chez les mammifères, les lipides corporels peuvent être stockés en cas de surplus d'énergie ingérée et mobilisés en situation de déficit nutritionnel. Cette élasticité des réserves lipidiques du tissu adipeux sous cutané met en jeu des voies métaboliques différentes et concomitantes : le prélèvement, la synthèse et la dégradation des triglycérides (Bonnet et al., 2010). Les glucides de la ration sont principalement dégradés par les microorganismes du rumen en acides gras volatils (acétate, propionate, butyrate) (Chilliard et al., 1998b). Ces acides gras volatils représentent entre 50 et 70% de l'énergie absorbée au niveau de rumen, le reste (glucose, acides aminés, lipides) étant absorbé au niveau intestinal (Chilliard, 1987).

- *La lipogénèse*

Chez les ruminants, la principale voie de synthèse des lipides se déroule dans les adipocytes à partir des acides gras volatils provenant de la fermentation ruminale (Bonnet et al., 2010). Trois voies principales permettent de fournir des acides gras aux adipocytes.

- *Hydrolyse des triglycérides (Figure 5 – n°1)* : Les triglycérides, provenant de l'alimentation ou de la sécrétion hépatique, circulants dans les chylomicrons et les lipoprotéines de faible densité (VLDL) sont hydrolysés par la lipoprotéine-lipase (Bonnet et al., 2010). Ce mécanisme

permet de fournir aux adipocytes des acides gras d'origine alimentaire ou recyclés par le foie (Taga, 2011)

- *Synthèse de novo (Figure 5 – n°2)* : Chez les ruminants, comme chez le porc, la synthèse *de novo* d'acides gras se réalise principalement dans le tissu adipeux. Chez le rat cette synthèse a lieu à la fois dans le tissu adipeux et dans le foie (Chilliard et Ollier, 1994). L'Acetyl-coenzyme A, provenant de l'acétate sanguin est le principal substrat de cette synthèse (Bonnet et al., 2010). La synthèse *de novo* nécessite la synthèse de NADPH qui se réalise selon deux voies métaboliques. La première permet de fournir du NADPH à partir du glucose sanguin grâce à l'action de la glucose-6-phosphate déshydrogénase. La seconde, produit du NADPH à partir de l'oxydation de l'acétate par l'isocitrate déshydrogénase (Taga, 2011)
- *Estérification des acides gras (Figure 5 – 3) :* A partir du glucose sanguin et sous l'action de la glycérol-3-phosphate déshydrogénase est produit une molécule de glycérol-3-phosphate qui permet l'estérification des acides gras provenant des deux voies métaboliques précédentes ainsi que des acides gras provenant directement de la lipolyse (Taga, 2011)

➢ *La lipolyse*

La lipase hormono-sensible est une hormone permettant d'hydrolyser les triglycérides stockés dans les adipocytes en diglycérides puis en monoglycérides. La monoacylglycérol lipase hydrolyse les monoglycérides en glycérol et en acides gras (Taga, 2011). Les acides gras résultant de cette action sont soit ré-estérifiés (Figure 5 – n°4), soit libérés dans la circulation sanguine sous forme d'acides gras non estérifiés (AGNE) où ils se lient à l'albumine (Figure 5 – n°5) (Bonnet et al., 2010; Chilliard et Ollier, 1994). Le glycérol est sécrété dans le sang et devient un substrat pour la néoglucogénèse hépatique (Figure 5 – n°6) (Taga, 2011).

La capacité de stockage et de mobilisation du tissu adipeux chez la vache résulte des activités de synthèse et de dégradation des triglycérides dans le tissu adipeux. Cette aptitude est essentielle pour enchaîner les différents stades physiologiques (reproduction, gestation, lactation) et pour s'adapter à l'environnement nutritionnel (Chilliard, 1989). Les réserves corporelles semblent donc être un support à l'homéorhèse et à l'adaptation des vaches en cas de contrainte nutritionnelle.

1.2.1.1.Les réserves corporelles comme support de l'homéorhèse

L'état d'engraissement reflète la quantité de réserves lipidiques du tissu adipeux sous-cutané. Il est apprécié à travers la note d'état corporel. L'état d'engraissement peut varier sans que l'état apparent de la femelle ne le laisse transparaître. Les variations de poids vifs, même corrigées

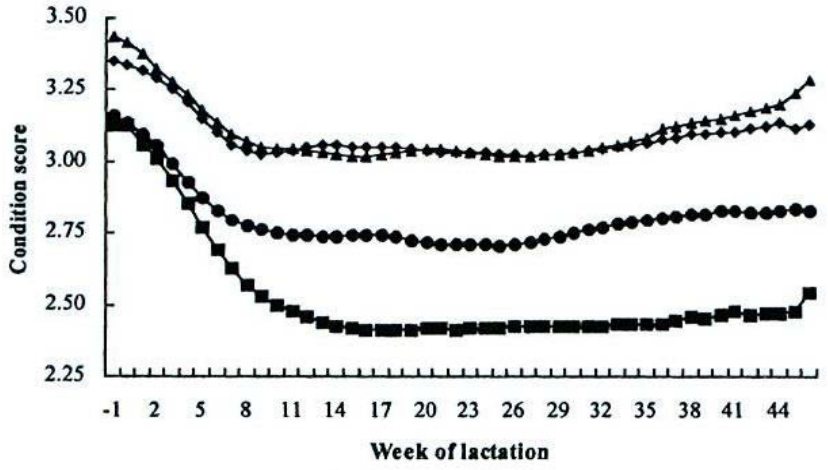


Figure 6 : Effet de la race (■ Dutch Holstein ; ●Irish Holstein ; ▲Montbéliarde ; ◆ Normande) sur l'évolution de l'état corporel au cours de la lactation. Moyenne de 5 années d'étude. D'après Dillon et al. (2003).

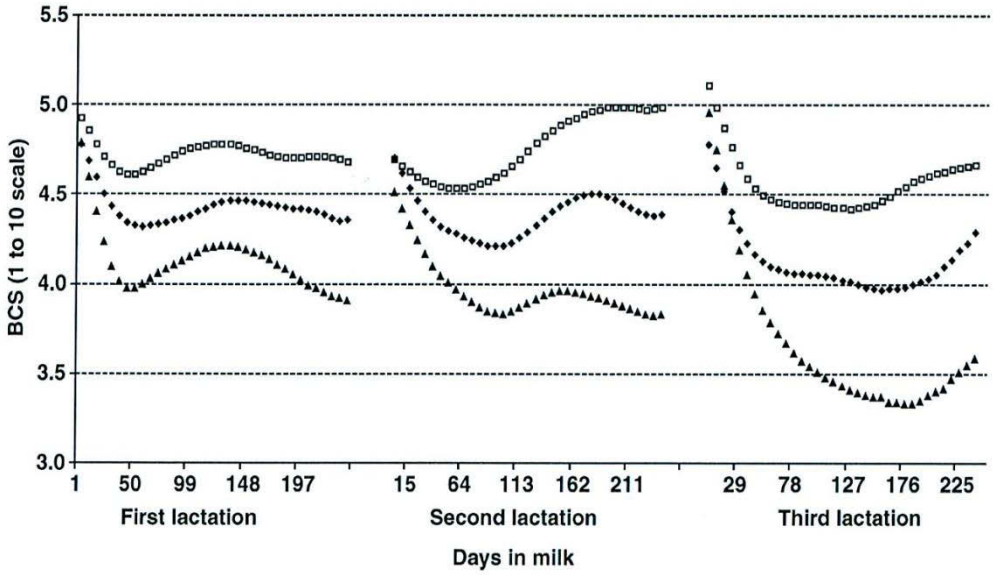


Figure 7 : Evolution de l'état d'engraissement de trois races laitières (□Holstein Nouvelle Zélande génétique 1970 (NZ70); ♦ Holstein Nouvelle Zélande génétique 1990 (NZ90) et ▲ Holstein Amérique du Nord génétique 1990 (NA90) au cours de trois lactations (Macdonald et al., 2008).

du poids de l'utérus gravide, ne permettent pas d'estimer précisément les variations de dépôts adipeux sous cutanés au cours d'un cycle (Jarrige et al., 1980). La note d'état corporel est un indicateur pratique, permettant d'estimer l'état d'engraissement d'un animal par palpation au ligament sacro-tubéral (pointe de la fesse) et aux deux dernières côtes (Agabriel et al., 1986). L'échelle de notation varie selon les auteurs (par exemple de 0 à 5 ; Agabriel et al. (1986) ou de 1 à 9 ; Wagner et al. (1988)). La note d'état d'engraissement reflète la quantité de réserves corporelles disponible pour l'entretien, la croissance et la lactation (Wright et al., 1987). Sur l'échelle de 0 à 5, la variation d'un point de note d'état représente une variation de 53 kg de poids vif (Wright et al., 1987), soit environ 40-45 kg de masse corporelle et 30 kg de lipides (Petit et Agabriel, 1993). Au cours d'un cycle de production, compte-tenu des variations des besoins de la femelle et de sa capacité d'ingestion, le bilan énergétique varie, entraînant une variation de l'état d'engraissement.

Friggens et al. (2004) proposent une représentation de la dynamique d'évolution des réserves lipidiques chez la vache laitière. Cette représentation découle de l'hypothèse que lorsque la vache est placée dans un environnement nutritionnel non contraignant, l'évolution des réserves corporelles est pilotée par la génétique. Cette hypothèse s'appuie notamment sur deux observations effectuées sur la vache laitière :

La première observation est le fait que la mobilisation des réserves corporelles en début de lactation existe même si les ressources alimentaires sont suffisantes (Roche et al., 2009) et que cette mobilisation n'est pas nécessaire (Friggens, 2003). Cela suppose l'existence d'une composante génétique à la variation des réserves corporelles, qui se vérifie, chez la vache laitière par des trajectoires d'état d'engraissement en période postpartum qui diffèrent selon la race. Bien que les dynamiques d'évolution de l'état d'engraissement soient similaires, l'état d'engraissement au vêlage et l'amplitude de mobilisation postpartum sont différents entre les races (figure 6 ; Dillon et al., 2003).

La figure 7 met en évidence que les 3 types génétiques étudiés présentent des profils de notes d'état d'engraissement différents. Les femelles les plus sélectionnées sur le critère du potentiel laitier présentent une production laitière supérieure qui s'accompagne d'une mobilisation des réserves lipidiques d'autant plus forte. En effet, ces profils de notes d'état correspondent à des productions laitières moyennes par vache et par lactation de 4192 kg (NZ70), 5386 kg (NZ90), et 5323 kg (NA90) pour la lactation 1 ; 5473 kg (NZ70), 5640 kg (NZ90) et 5864 kg (NA90) pour la lactation 2 et 5274 kg (NZ70), 5901 kg (NZ90) et 6416 kg (NA90) pour la lactation 3. Chez la vache laitière, compte-tenu

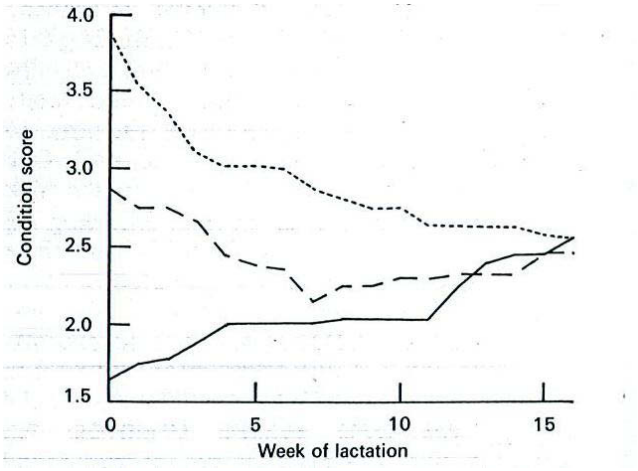


Figure 8 : Evolution de la note d'état corporel de vaches laitières avec des états corporels différents au vêlage et nourries ad libitum en période postpartum (— bas ; – – – correct ; ---- gras). D'après Garnsworthy et Topps (1982).

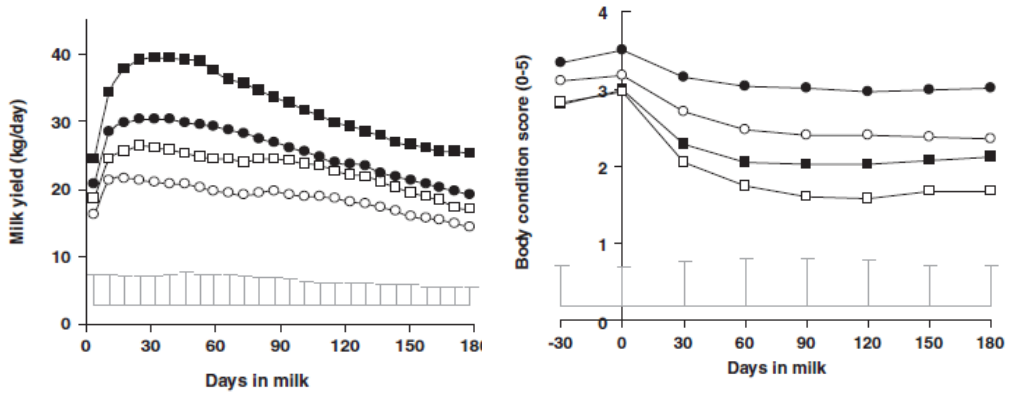


Figure 9 : Correspondance entre les profils de production laitière et de notes d'état corporel de vaches laitières de race Holstein (□) ou Normande (O) soumises à un niveau énergétique Haut (■ ;●) ou Bas (□ ; O). D'après Cutullic et al. (2011).

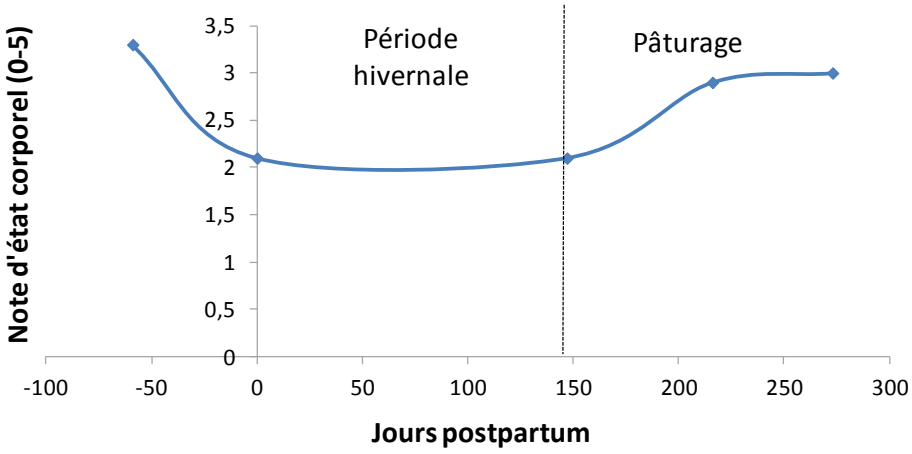


Figure 10 : Evolution de la note d'état corporel en fin de gestation et en lactation sur des vaches multipares Charolaises (n=6) nourries selon les besoins. D'après Petit et Agabriel (1993).

d'une production laitière plus élevée chez les multipares que chez les primipares, l''intervalle entre le vêlage et le nadir augmente avec la parité (Macdonald et al., 2008). La deuxième observation est faite par Garnsworthy et Topps (1982) dans une étude conduite sur des vaches laitières qui ont été alimentées différemment pendant la gestation afin d'obtenir des états au vêlage qualifiés de maigre, correct et gras qui correspondaient à des notes d'état moyennes (± s.e) de 1,75 ± 0,09 ; 2,61 ± 0,07 et 3,57 ± 0,06 respectivement. En période postpartum, toutes les vaches étaient nourries *ad libitum*. La figure 8 met en évidence que l'évolution des réserves corporelles en période postpartum ne dépend pas du niveau nutritionnel actuel mais de l'état au vêlage, conséquence du niveau nutritionnel en gestation. Cette figure met également en évidence l'existence d'un niveau de réserves corporelles d'équilibre (autour d'une note d'état corporel de 2,5) vers lequel tendent les réserves lipidiques lorsque l'alimentation n'est pas contraignante. De manière plus générale, Friggens (2003) rapporte qu'à chaque instant du cycle, il existe chez la vache laitière un niveau de réserves corporelles d'équilibre qui dépend du stade physiologique de la femelle et qui justifie l'existence d'une trajectoire des réserves lipidiques pilotée par la génétique.

Après la mise bas, la vache laitière se retrouve en situation de sous-alimentation relative. L'ingestion est insuffisante pour couvrir les besoins compte-tenu du niveau élevé de production laitière qui engendre des besoins importants (par exemple, 14,5 UFL pour une production de 35 kg de lait avec un taux butyreux de 36 g/kg (INRA, 2007)). Il y a alors une mobilisation des réserves corporelles, d'autant plus importante que la production laitière est élevée et que le bilan énergétique est négatif (Macdonald et al., 2008). En effet, la figure 9 met en évidence qu'à même régime alimentaire, les vaches Holstein qui produisent plus que les Normandes sont celles qui mobilisent le plus (Cutullic et al., 2011).

Chez la vache allaitante, l'évolution de la note d'état d'engraissement en fin de gestation et en lactation sur des vaches Charolaises nourries selon les besoins est représentée sur la figure 10. On observe une baisse de l'état d'engraissement qui débute avant le vêlage, puis un état d'engraissement qui est stable sur la période hivernale et qui augmente au début de la période de reproduction. Cependant, la figure 11 met en évidence une variabilité quant à l'évolution de la capacité d'ingestion autour du vêlage. De la même manière, les besoins énergétiques de la femelle, liés au poids du veau à la naissance pour les besoins de gestation ou au niveau de production laitière pour les besoins de production varient entre individus. Ces variabilités des besoins et de l'ingestion engendrent une variabilité d'évolution des réserves lipidiques pour des animaux placés en conditions nutritionnelles non contraignantes.

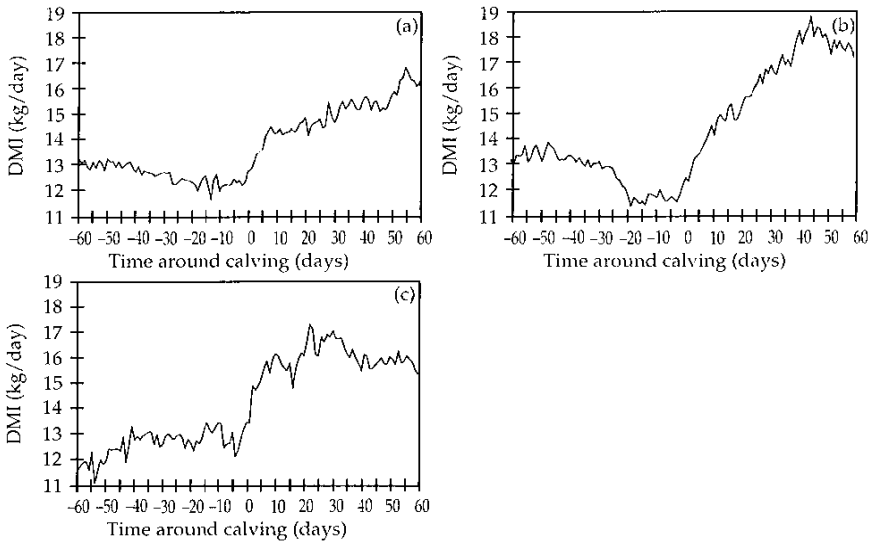


Figure 11 : Représentation des profils de capacité d'ingestion de vaches allaitantes autour du vêlage. Le profil a (n=12) présente un maintien voire une très légère baisse de l'ingestion avant vêlage puis une augmentation après vêlage, le profil b (n=10) présente une forte différence entre gestation et lactation avec une baisse avant vêlage et une augmentation après vêlage et le profil c (n=7) présente un maintien de la capacité d'ingestion avant vêlage et une forte augmentation après vêlage. D'après Ingrand et Agabriel (1997).

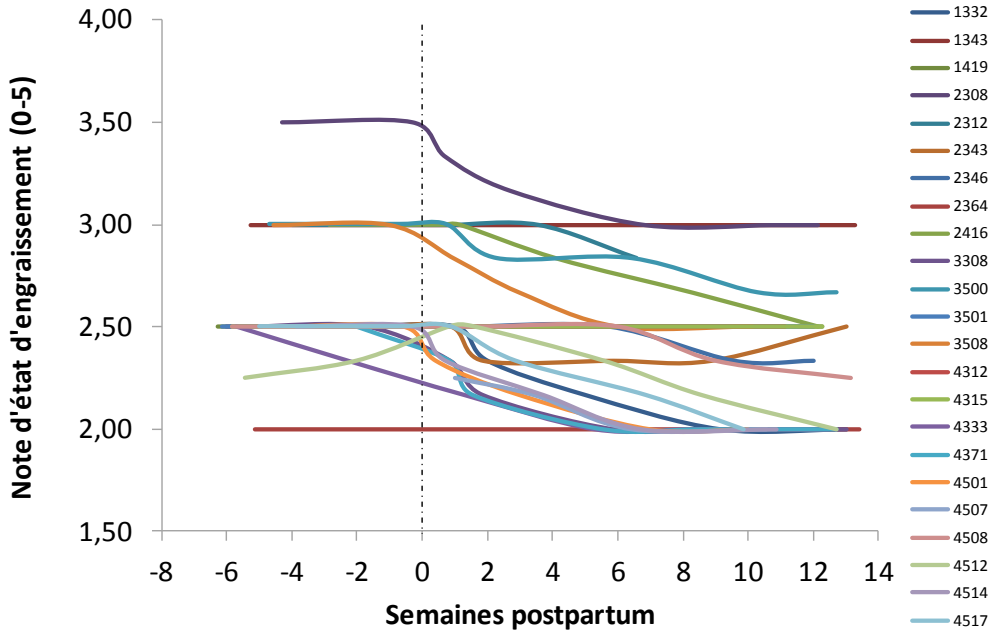


Figure 12 : Evolution de la note d'état corporel en fin de gestation et en début de lactation pour des vaches multipares Charolaises (n=23) nourries selon les recommandations alimentaires pendant la période hivernale. Les notes d'état ont été lissées par moyennes mobiles. D'après des données de l'Unité expérimentale des Monts d'Auvergne sur une étude réalisée en 2007-2008.

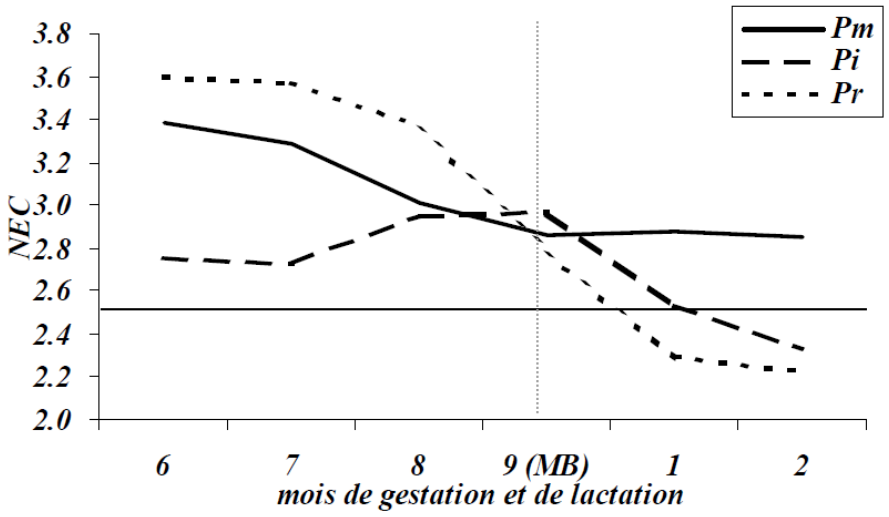
La figure 12 représente l'évolution individuelle de la note d'état corporel de vaches Charolaises nourries selon les recommandations alimentaires pendant la période hivernale. Ces profils individuels mettent en évidence une variabilité dans l'évolution de l'état d'engraissement même lorsque les vaches sont placées dans des conditions similaires.

De la même manière, Ezanno (2002) a mis en évidence 3 profils d'évolution des réserves corporelles des vaches N'Dama. Ces profils ont été établis par une classification ascendante hiérarchique suite à une analyse en composante principale (Figure 13). Le profil *Pm* représente des vaches qui ont un bon état corporel en fin de gestation, qui ne perdent que peu d'état à la mise bas (-0,40 point en 2 mois) et qui se maintiennent au dessus de la note de 2,5 en début de lactation. Le profil *Pr* représente des vaches qui sont en bon état en fin de gestation et dont la note d'état diminue fortement entre la fin de gestation et le début de lactation (-0,90 en 2 mois) passant en dessous de la note de 2,5 en début de lactation. Le profil *Pi* est un profil intermédiaire, avec des vaches qui ont un état moyen mais stable en fin de gestation puis qui passent en dessous de la note de 2,5 en début de lactation. Selon l'auteur, l'élimination du facteur saison dans la réalisation de la typologie permet de conclure que ces profils de note d'état sont indépendants de la saison et donc de l'offre alimentaire. Cela met en évidence une variabilité d'évolution de l'état d'engraissement pour des femelles à même stade physiologique et dans les mêmes conditions environnementales.

Ces informations soulignent la variation des réserves lipidiques en lien avec le stade physiologique qui justifie que les réserves lipidiques peuvent être considérées comme support de l'homéorhèse et mettent en évidence une variabilité individuelle dans l'évolution des réserves lipidiques même en situation alimentaire non contraignante.

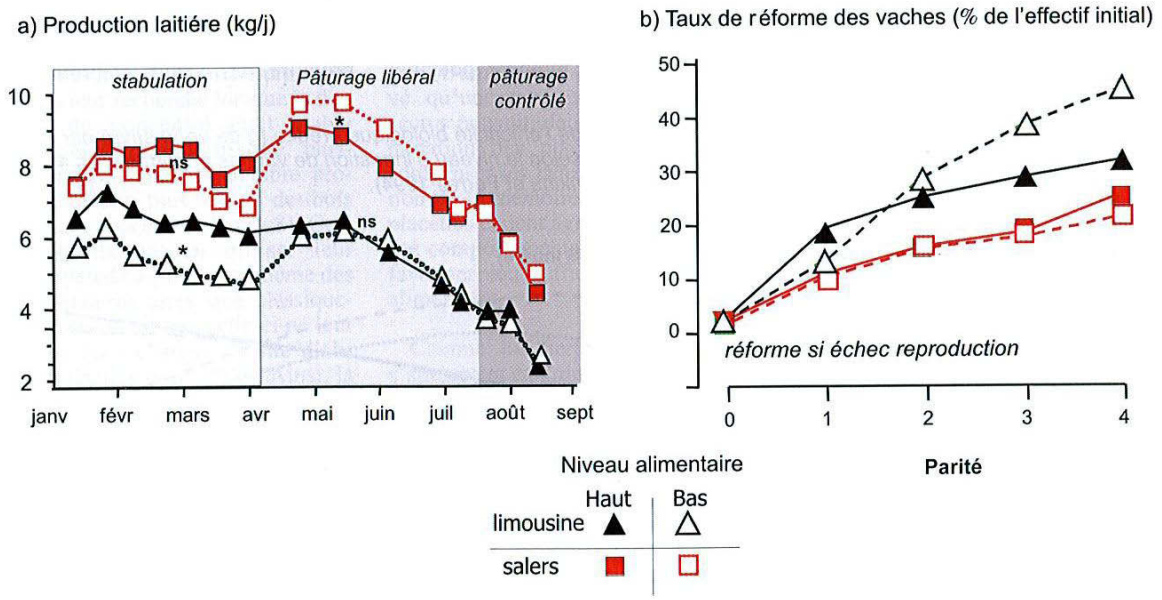
1.2.2. Les réserves comme support d'adaptation à l'environnement nutritionnel

Lorsque la quantité de nutriments disponibles est réduite, la répartition des nutriments entre les différentes fonctions est modifiée selon leurs importances vitales. Les nutriments sont détournés de certaines fonctions au profit d'autres fonctions qui seront maintenues et dont la performance sera conservée (Blanc et al., 2010). Chez la vache laitière, en cas de contrainte nutritionnelle, les nutriments sont alloués au maintien de la production laitière, au détriment de la reproduction. Les troubles de reproduction rencontrés chez les vaches fortes productrices sont souvent associés à une forte mobilisation des réserves corporelles pour le maintien de la production laitière (Cutullic, 2010).



v

Figure 13 : Variabilité de l'évolution de l'état corporel de vaches N'Dama entre le 6ème mois de gestation et le 2ème mois de lactation. Classes obtenues par une classification ascendante hiérarchique suite à une analyse en composante principale après élimination des facteurs parité et saison. Pm : vaches en bon état corporel en fin de gestation, qui ne perdent que peu d'état à la mise bas et se maintiennent au dessus de 2,5 en début de lactation ; Pr : vaches en bon état en fin de gestation et dont la note d'état diminue fortement entre la fin de gestation et le début de lactation passant en dessous de 2,5 en début de lactation. Pi : vaches en état moyen mais stable en fin de gestation puis qui passent en dessous de 2,5 en début de lactation, MB : mise bas. D'après Ezanno (2002).



*, différence significative P < 0,05 entre les productions laitières des niveaux Haut et Bas.

Figure 14 : Evolution des productions laitières (a) et des taux de réforme (b) des vaches Salers (■) et Limousines (▲) nourries selon un niveau alimentaire Haut (100% des besoins) ou Bas (80% des besoins) en Hiver et pendant 4 années consécutives (Blanc et al., 2010).

Pour les vaches allaitantes, la question se pose de savoir comment la priorité relative entre fonctions est modifiée en cas de contraintes nutritionnelles, quelles sont les fonctions qui sont maintenues (absence de variation de la performance) et celles qui sont affectées (atténuation de la performance) et en quoi le tissu adipeux sous-cutané peut représenter un moyen d'adaptation des femelles aux variations d'apports alimentaires.

Des travaux déjà réalisés sur la vache allaitante mettent en évidence des potentiels d'adaptation différents selon les races lorsque l'environnement nutritionnel est contraignant. Jenkins et Ferrell (1994) ont mis en évidence une différence d'efficacité biologique entre races en mesurant les grammes de veau sevrés par kg de matière sèche ingérée par la mère. Lorsque l'ingestion est limitée, les races Angus et Red poll sont plus efficaces que les Charolaises et Limousines pour produire des veaux. En revanche, la tendance s'inverse lorsque les conditions alimentaires deviennent favorables, les Charolaises et Limousines deviennent plus efficaces. Cette différence de réponse à un environnement nutritionnel contraignant est confirmée par D'hour et al. (1995) qui comparent des Salers et des Limousines conduites de manière similaire sur 4 lactations successives. Au sein de chaque race, les femelles subissent un niveau alimentaire Haut (couverture des besoins) ou Bas (couverture des besoins à 80%) de mi-août à fin avril. Pendant la période de pâturage de 3,5 mois, l'alimentation n'était pas contraignante et était similaire pour tous les animaux. Cette étude met en évidence la différence de réponse à un même environnement nutritionnel entre les deux races, en termes de production laitière et d'aptitude à se reproduire (Figure 14).

Dans l'étude comparant Salers et Limousines, les variations de réserves corporelles au cours de la période hivernale et de la période de pâturage ont été différentes selon le niveau alimentaire mais aucune différence significative entre races n'a été mise en évidence (Petit et al., 1994). Le niveau alimentaire en période hivernale n'a pas eu d'effet significatif sur la production laitière des Salers, montrant une résistance de la production. Au contraire, les Limousines du niveau alimentaire Bas présentent une réponse de type flexible, puisque la production laitière était significativement inférieure à celle du lot Haut. Au pâturage, les lots Bas des deux races présentent des réponses de type flexible, rattrapant (Limousines) voire dépassant (Salers) la production des vaches du lot Haut. Ces différences de réponse entre races peuvent venir d'une part de la génétique, la Salers favorisant la production laitière tandis que la Limousine favorise son développement corporel, ou d'une différence d'ingestion au pâturage et d'autre part de l'aptitude des vaches à stocker puis à mobiliser leurs réserves adipeuses (Blanc et al., 2010).

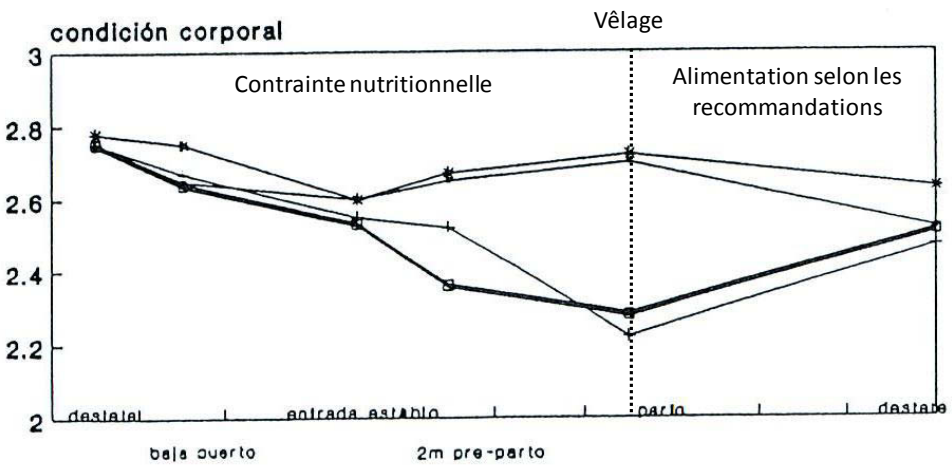


Figure 15 : L'évolution de la note d'état corporel est influencée par la race et le niveau alimentaire prepartum. Pireneica niveau Haut (n = 9) ; Pireneica niveau Bas (n = 9) ; Parda niveau Haut (n = 17) ; Parda niveau Bas (n = 16). D'après Blasco Perez-Aramendia (1991).

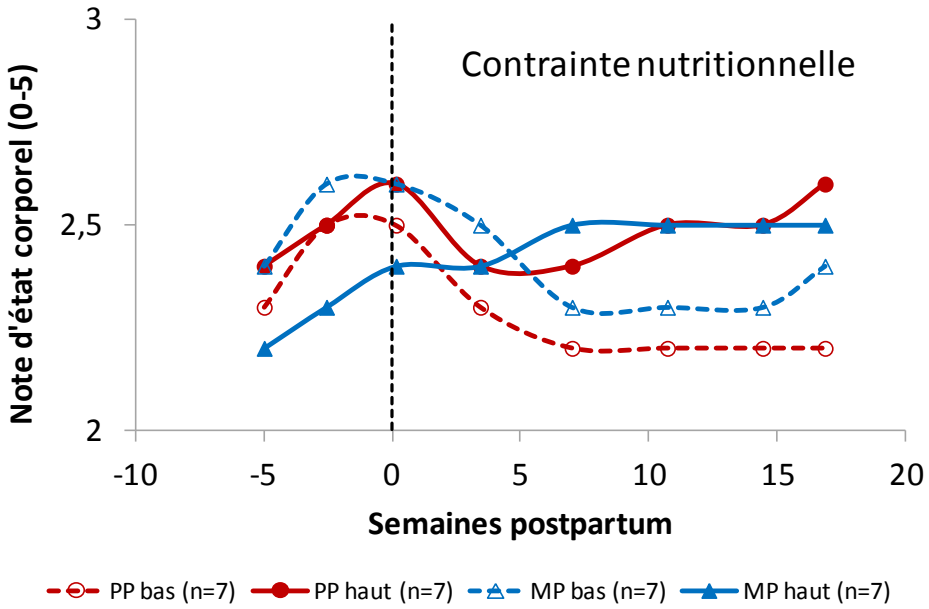


Figure 16 : Evolution de l'état d'engraissement sur la période hivernale (fin de gestation et début de lactation) pour des vaches primipares (PP) et multipares (MP) Charolaises alimentées selon les recommandations alimentaires en gestation et soumises à un niveau alimentaire Haut (Besoins + 2UF) ou Bas (Besoins -3 UF) en période postpartum. D'après Geoffroy (2010).

A même niveau alimentaire, les résultats de la figure 14 mettent en évidence une moindre aptitude à se reproduire chez la Limousine comparé à la Salers. Intra-race, les résultats indiquent qu'en cas de restriction nutritionnelle, l'aptitude des femelles à se reproduire est maintenue pour les Salers mais réduite pour les Limousines. D'autre part, pour les Limousines, cette aptitude se dégrade au cours du temps (Blanc et al., 2010).

Un moyen d'adaptation des femelles à des périodes de restriction nutritionnelle évoqué précédemment est leur quantité de réserves corporelles et leur aptitude à mobiliser ces réserves pour fournir de l'énergie aux différentes fonctions. En tant que réservoir d'énergie, les réserves corporelles ont un rôle primordial dans la répartition des nutriments entre les différentes fonctions. En cas d'environnement nutritionnel contraignant, le bilan énergétique de la femelle est modifié, entraînant un stockage des nutriments en excès ou une mobilisation des réserves lipidiques du tissu adipeux sous-cutané afin de fournir l'énergie nécessaire aux différentes fonctions. Cette variation du bilan énergétique engendre une variation de l'état d'engraissement. La réponse des réserves corporelles à une contrainte nutritionnelle peut être rapide. On observe une mobilisation en période de restriction, suivie d'une réponse de type « rebond » lorsque les conditions nutritionnelles redeviennent favorables, ce qui souligne la flexibilité des réserves corporelles. Chez les ruminants, les métabolismes énergétique et protéique s'adaptent à la restriction alimentaire puis à la réalimentation consécutive en seulement quelques jours, voire quelques semaines (Hoch et al., 2003).

La figure 15 illustre les dynamiques d'évolution des réserves lipidiques pendant et après une contrainte nutritionnelle et met en évidence que les notes d'état au vêlage sont significativement différentes lorsque les femelles ont subi un niveau alimentaire Haut ou Bas en période prepartum, et ce quelle que soit la race (Blasco Perez-Aramendia, 1991). De la même manière, la figure 16 met en évidence l'évolution de l'état d'engraissement de femelles soumises à une contrainte nutritionnelle en période postpartum. La variation d'état d'engraissement entre le début et la fin de l'étude a été significativement différente selon le niveau alimentaire pour les vaches primipares et multipares. La parité n'a pas eu d'effet significatif (Geoffroy, 2010). Ces différents exemples mettent en évidence la modification de l'évolution des réserves corporelles des femelles en situation alimentaire contraignante. Cela montre que les réserves corporelles sont utilisées afin de fournir de l'énergie aux différentes fonctions.

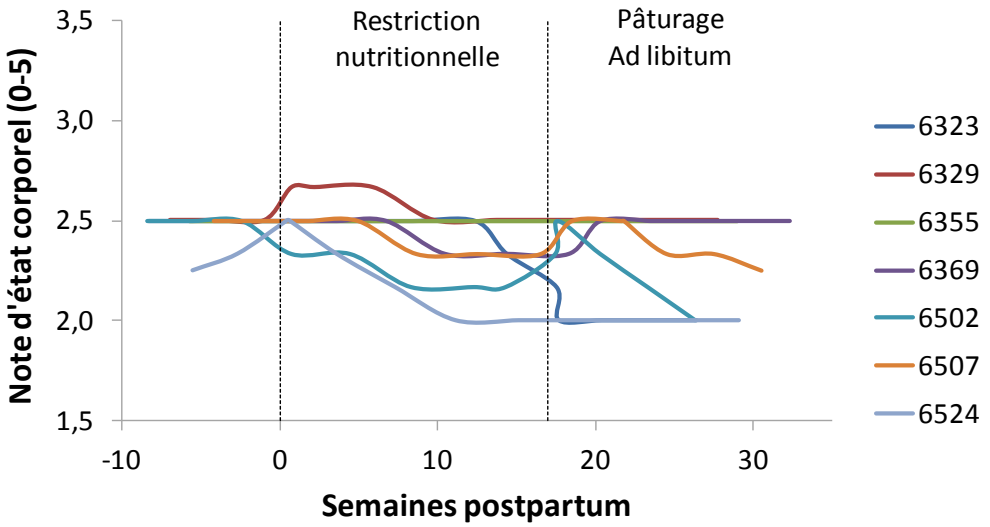


Figure 17 : Trajectoires individuelles de l'état d'engraissement pour des primipares Charolaises (n=7) alimentées selon les recommandations alimentaires avant vêlage puis à un niveau alimentaire Bas (Besoins-3UF) pendant la période postpartum et ad libitum pendant la période de pâturage. Les notes d'états ont été lissées par moyennes mobiles. D'après Geoffroy (2010).

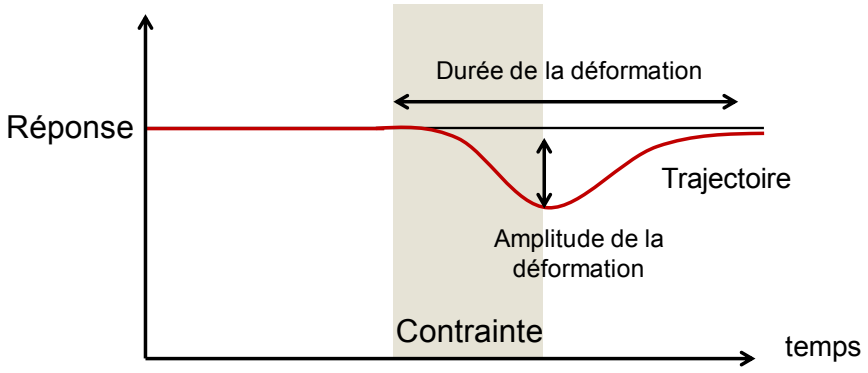


Figure 18 : Représentation d'une réponse de type élastique à une contrainte. D'après Sauvant and Martin (2010).

Les profils d'évolution des réserves corporelles observées sur 7 femelles Charolaises soumises au même régime alimentaire soulignent la variabilité individuelle (Figure 17).

Ainsi, les réserves corporelles peuvent être considérées comme un support de l'adaptation des femelles à des contraintes nutritionnelles. Cependant, les différences observées entre races (D'hour et al., 1995) et entre individus (Geoffroy, 2010) mettent en évidence une variabilité de la réponse des animaux à une même contrainte. Cela suppose donc une variabilité en termes de capacité d'adaptation et par conséquent en termes de maintien des performances de production et de reproduction.

1.2.3. Elasticité des réserves corporelles : support de l'adaptation des individus à une contrainte

Le rôle des réserves adipeuses et leur capacité à se mobiliser, puis se reconstituer procurent des propriétés d'élasticité à l'animal en cas d'alternance de périodes de restriction alimentaire puis de réalimentation (Blanc et al., 2010). L'élasticité se caractérise par la capacité d'un système à modifier son fonctionnement de manière transitoire. Lorsque la contrainte est terminée, le fonctionnement revient à son état initial et la finalité est atteinte (Figure 18). La flexibilité des réserves lipidiques fait également référence à leur capacité à se mobiliser puis se reconstituer. A la différence de l'élasticité, la flexibilité des réserves lipidiques à l'arrêt de la contrainte permet un retour vers l'état initial, sans parvenir à l'atteindre (Sauvant and Martin, 2010).

Elasticité et flexibilité des réserves corporelles sont permises par plusieurs facteurs :

- *La concomitance de la lipolyse et de la lipogénèse* : Les mécanismes de lipolyse et lipogenèse étant concomitants, c'est l'équilibre entre ces deux voies métaboliques qui détermine la quantité de lipides stockée ou dégradée dans le tissu adipeux (Bonnet et al., 2010). La présence simultanée du stockage et de la dégradation des réserves lipidiques permet un ajustement rapide du métabolisme en cas de changement des conditions nutritionnelles. La concentration en métabolites (glucose, acides gras non estérifiés) est rétablie en 8 jours après une période de restriction (Hoch et al., 2003)

- *L'augmentation de l'ingestion :* Suite à une période de restriction alimentaire, les animaux augmentent leur ingestion (Hoch et al., 2003)

- *Accroissement de l'efficacité biologique* : En cas de restriction nutritionnelle, Chilliard et al. (2000) ainsi que Hoch et al. (2003) rapportent une baisse de la dépense énergétique associée à une diminution du métabolisme de base. Lorsque la période de restriction est terminée, le métabolisme reste adapté à un faible apport alimentaire dans un premier temps avant de s'adapter à l'offre alimentaire. Cela explique l'efficacité accrue de l'utilisation de l'énergie qui permet une reconstitution des réserves corporelles. Cette efficacité biologique est différente selon les races et selon l'âge de l'animal (Hoch et al., 2003).

La variation de l'environnement nutritionnel entraîne une modification des mécanismes métaboliques et hormonaux qui engendre une variation de l'équilibre entre les mécanismes de lipolyse et de lipogénèse et contribue à l'élasticité des réserves corporelles. L'adaptation d'un animal à une contrainte dépend de 3 facteurs : i) le délai, ii) la résistance et iii) la résilience. Le délai représente combien de temps l'animal met pour intégrer la contrainte et y réagir, l'amplitude de la réponse de l'animal dépend de sa résistance, c'est-à-dire de sa capacité à faire face à cette contrainte sans modifier son fonctionnement et la résilience représente la capacité de l'animal à retrouver son état initial (Sauvant et Martin, 2010). Le délai peut rendre des stratégies inadaptées si la réponse est longue à se mettre en place ou si l'environnement change rapidement (Fauvergue et Tentelier, 2008). Cette caractéristique d'élasticité est primordiale dans les contextes actuel et futur qui vont privilégier des animaux qui maintiennent leurs objectifs de production en s'adaptant à la variabilité de la disponibilité des apports alimentaires. Outre la manière dont un animal s'adapte, il est nécessaire de connaître le niveau d'adaptation que ces mécanismes lui procurent.

1.2.4. Sensibilité aux variations du milieu : notion de robustesse

La robustesse est définie comme la propriété d'un animal à s'adapter aux perturbations de son environnement (Friggens et al., 2010) ou comme la capacité de survie dans une grande diversité d'environnements (Bodin et al., 2010). La robustesse intègre une notion d'adaptation et un maintien de la finalité. Par exemple, en cas de restriction alimentaire, un animal robuste a la capacité de modifier la partition des nutriments entre ses différentes fonctions afin de maintenir sa production. La robustesse est une notion à l'échelle de l'animal qui intègre la réponse des différentes fonctions physiologiques à une contrainte. Une vision monocritère de la robustesse est incomplète puisque une modification de l'allocation des nutriments entre les différentes fonctions biologiques afin de maintenir la production peut détériorer d'autres fonctions.

Par exemple, si les nutriments sont principalement utilisés pour la production laitière, la part des nutriments consacrés à la reproduction n'est pas suffisante et la performance de reproduction est dégradée. Cette notion de compromis entre fonctions justifie en quoi la sélection génétique chez la vache laitière en vue d'augmenter la production a contribué à dégrader la performance de reproduction (Friggens et al., 2010). Deux visions de la robustesse sont identifiées : le maintien d'une production globale ou spécifique. Dans le cas d'un maintien de la production globale, la robustesse correspond à la capacité de survie de l'animal et au maintien d'un potentiel global de production. Dans le cas d'un maintien d'une production spécifique, la notion de robustesse est plus étroite puisqu'elle ne concerne que la capacité à maintenir une production spécifique à un niveau relativement stable dans des environnements variés (par exemple la production de lait chez les vaches laitières ; Bodin et al., 2010). Différents degrés de robustesse peuvent être observés. Le potentiel adaptatif des animaux à des périodes de restriction nutritionnelle dépend de leur génotype (Jenkins et Ferrell, 2004) et par conséquent peut être modifié par la sélection génétique. Ainsi, les animaux pour lesquels il y a eu une forte pression de sélection sur un critère (cas de la production laitière chez les vaches laitières), sont généralement plus robustes sur ce critère, mais moins robustes par rapport au potentiel global de production (Friggens et al., 2011). A mêmes contraintes environnementales, les différents niveaux de robustesse rendent compte de potentiels d'adaptation différents.

→ Afin de maintenir à la fois la survie des femelles et la perpétuation de l'espèce, des mécanismes d'homéorhèse et d'homéostase régulent les priorités entre les différentes fonctions au cours du cycle. Cette gestion des priorités entre fonctions est permise par les réserves corporelles qui constituent un réservoir d'énergie, ensuite répartie entre les différentes fonctions. L'aptitude des femelles à mobiliser puis reconstituer leurs réserves corporelles constitue également un potentiel d'adaptation à une contrainte nutritionnelle. Lorsque les réserves corporelles et leur utilisation n'est pas suffisante pour palier la contrainte nutritionnelle et fournir suffisamment d'énergie aux différentes fonctions physiologiques, la priorité relative entre fonctions est modifiée et des compromis entre fonctions apparaissent. Cela peut engendrer une moindre performance des animaux. La comparaison entre les performances de production et de reproduction des Salers et Limousines met en évidence ces compromis entre fonctions et les différences en termes de stratégies d'adaptation selon la race. Dans les élevages en zones tempérées, la performance de reproduction est primordiale car elle conditionne la survie de l'individu (en raison de la politique de réforme des vaches non gestantes) et la pérennité du troupeau. Il est donc nécessaire de connaître les effets d'un environnement nutritionnel contraignant sur la performance de reproduction.

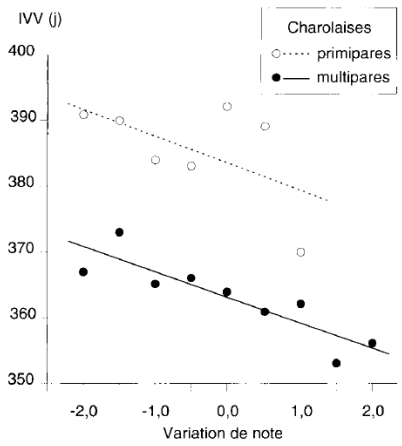


Figure 19 : Relation linéaire entre la variation de NEC pendant la période hivernale et l'intervalle vêlage-vêlage (IVV) pour des primipares et multipares Charolaises (Agabriel et al., 1992).

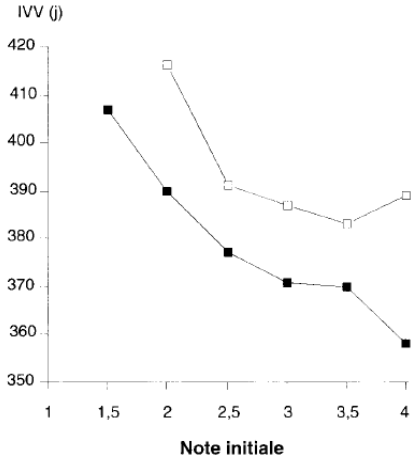


Figure 20 : Effet de la NEC en début de période hivernale sur l'intervalle vêlage-vêlage (IVV) de jeunes vaches (primipares ou 2ème veau) (Agabriel et al., 1992).

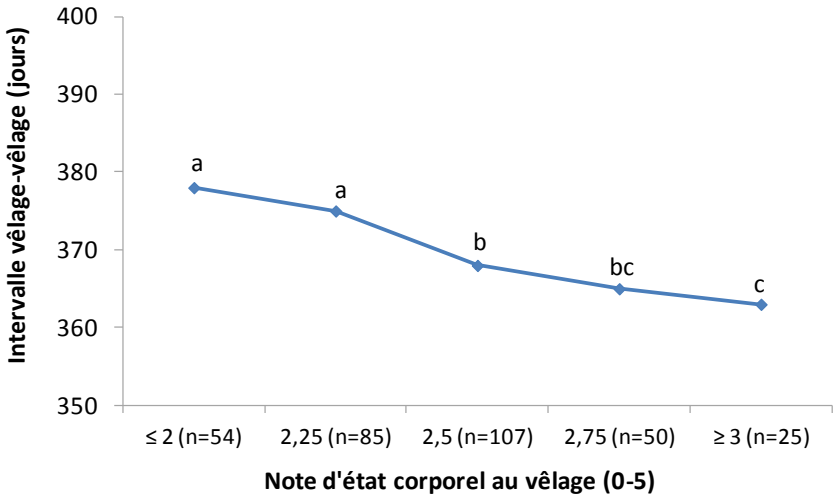


Figure 21 : Effet de la NEC au vêlage sur l'intervalle vêlage-vêlage (IVV) pour des multipares de races Hereford Friesian et Blue-Greys. Les lettres a, b et c indiquent des différences significatives entre moyennes P<0,05. D'après Osoro et Wright (1992).

2. Sensibilité de la réponse reproductive à l'environnement nutritionnel

2.1. Effet de la dynamique des réserves corporelles sur les indicateurs génériques de la performance de reproduction

Les indicateurs globaux, couramment utilisés pour quantifier la performance de reproduction à l'échelle du troupeau sont généralement le taux de gestation et l'intervalle vêlage-vêlage (DeRouen et al., 1994; Osoro et Wright, 1992).

2.1.1. Réponse de l'intervalle vêlage-vêlage aux variations d'état corporel

Agabriel et al. (1992) ont montré que l'intervalle vêlage-vêlage (IVV) est influencé par l'état d'engraissement en fin de période hivernale (début de la période de reproduction), résultat de la variation de note d'état corporel (NEC) pendant la période hivernale. Ainsi, comme le montre la figure 19 une baisse de 1 point de note en période hivernale entraîne un allongement de l'IVV de 3 jours pour des vaches Charolaises. Agabriel et al. (1992) rapportent également que l'IVV de jeunes vaches (primipares ou vaches en 2ème vêlage) est influencé par la NEC en début de période hivernale (Figure 20). En dessous de la NEC de 2,5, une baisse de 1 point de note entraîne un allongement de l'IVV d'environ 30 jours. L'augmentation de la note de 2,5 à 3,5 entraîne une diminution de l'IVV d'environ 10 jours. Au-delà, l'augmentation de la note en début de période hivernale n'a plus d'effet sur l'IVV. Cette observation est confirmée par Osoro et Wright (1992) qui rapportent un effet de la note d'état corporel au vêlage sur l'IVV.

La figure 21 représente l'effet de la NEC au vêlage sur l'IVV chez des vaches multipares et met en évidence un allongement significatif de l'IVV lorsque la NEC est inférieure à 2,5 et une diminution significative lorsqu'elle est supérieure à 2,75. Renquist et al. (2006) confirment l'effet de la NEC au vêlage sur l'IVV. Les auteurs observent une diminution significative de l'IVV lorsque la NEC passe de 3,5 à 4,5, tandis que l'IVV est similaire pour des notes d'état au vêlage comprises entre 4,5 et 7,5 (échelle 1-9).

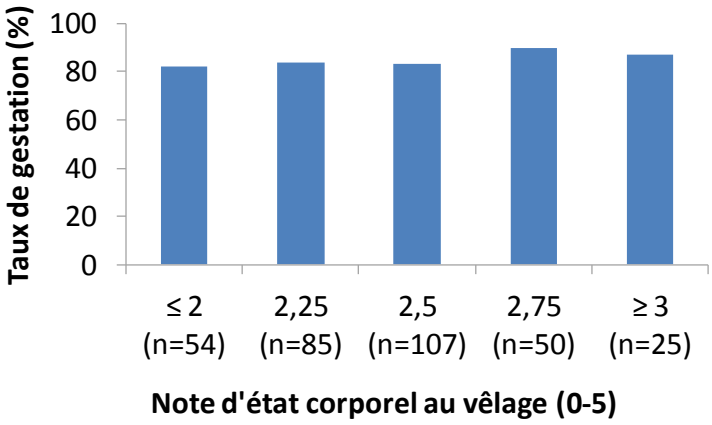


Figure 22 : Taux de gestation associés à différentes notes d'état corporel au vêlage pour des vaches multipares de races Hereford Friesian et Blue-Greys. D'après Osoro et Wright (1992).

2.1.2. Un effet combiné du niveau et de la variation des réserves corporelles sur la fertilité

La figure 22, réalisée d'après les résultats d'Osoro et Wright (1992), met en évidence que la NEC au vêlage n'influence pas le taux de gestation.

Au contraire, l'étude réalisée par Selk et al. (1988) met en évidence que la NEC au vêlage influence le taux de gestation. Pendant 5 années consécutives, des vaches Hereford ont été soumises à différents niveaux alimentaires à partir de la moitié de la gestation et jusqu'au vêlage. Les traitements alimentaires visaient à i) maintenir le poids de mi-gestation, ii) faire perdre 5% du poids de mi-gestation à 8 semaines avant vêlage puis maintenir ce poids, iii) faire perdre 5% du poids et encore 5% jusqu'au vêlage, ou iiii) faire perdre 5% du poids avant 8 semaines prepartum et gagner 5% sur la phase finale avant vêlage. Les taux de gestation ont été de 71,3%, 41,8%, 51,3% et 58,3% respectivement. Le lot pour lequel le poids est maintenu a un taux de gestation significativement supérieur aux autres lots. Le lot soumis à deux restrictions successives a un taux de gestation significativement inférieur aux autres et les lots pour lesquels il y a une perte de poids puis un maintien ou un gain ont des taux de gestation intermédiaires et similaires entre eux. Ces résultats sont confirmés par Lake et al. (2005) qui ont appliqué deux régimes alimentaires différents pendant les deux derniers tiers de gestation afin d'avoir des notes d'état corporel au vêlage de 4 ou de 6 (échelle 1-9). Le taux de gestation des vaches ayant une NEC de 4 au vêlage (63,9%) était significativement inférieur à celui des vaches vêlant avec une NEC de 6 (88,9%).

Aucun effet de la variation d'état corporel postpartum sur le taux de gestation n'a été observé par Blasco Perez-Aramendia (1991). En effet, des vaches vêlant avec une NEC de 2,79 ont subi un niveau alimentaire Haut ou Bas en période postpartum. Malgré un faible écart entre les lots, les notes d'état corporel au moment de l'introduction du taureau (2,75 ± 0,04 et 2,63 ± 0,03 pour le niveau Haut et Bas respectivement) étaient significativement différentes mais n'ont pas eu d'effet sur le taux de gestation (100% vs. 93,3% pour les lots Haut et Bas respectivement). Au contraire, Ciccioli et al. (2003), comparent les taux de gestation au premier œstrus de vaches soumises à un régime alimentaire Haut ou Bas en période postpartum. Les vaches soumises au niveau alimentaire Bas, perdent 0,26 point de note et ont un taux de gestation de 57,6%, significativement inférieur aux vaches recevant un niveau alimentaire Haut, qui gagnent 0,45 point de note et ont un taux de gestation de 76,3%. Ce résultat est confirmé par Dunn et al. (1969) qui observent une relation directe entre le niveau alimentaire postpartum et le taux de gestation. Les trois régimes alimentaires postpartum testés ont engendré une variation de poids sur les 120 premiers jours postpartum de 108 kg, 48 kg et -28 kg. Les taux de gestation associés étaient de 87%, 72% et 64% respectivement.

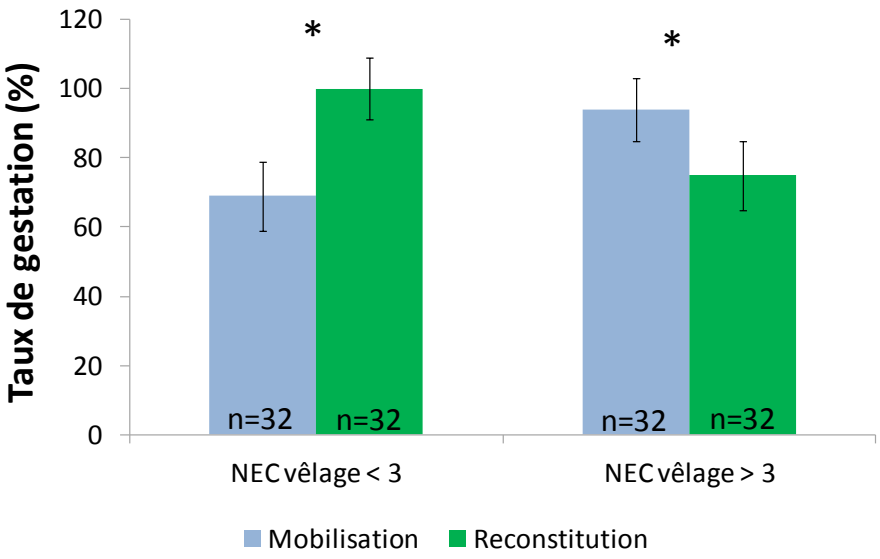


Figure 23 : Représentation des taux de gestation (moyenne ± se) de vaches multipares de race Charolais x Angus selon leur NEC au vêlage (échelle 0-5) combiné à la variation des réserves corporelles en période postpartum. D'après Houghton et al. (1990).

Chez la vache laitière, Cutullic (2010) rapporte que les non-fécondations ou les mortalités embryonnaires précoces sont plus élevées lorsque les vaches subissent une restriction nutritionnelle postpartum. Par exemple, le taux de non-fécondation chez des vaches Holstein après les IA 1 et 2 est de 27% *vs*. 52% pour les vaches subissant un niveau alimentaire Haut et Bas respectivement. Cela peut être lié à la variation d'état corporel en période postpartum, puisque la perte d'état maximale était supérieure pour le lot Bas (-1,55 point de note) comparé au lot Haut (-1,17 point de note). Chez la vache allaitante, le taux de gestation est plus faible pour les vaches ayant reçu un niveau alimentaire Bas en période postpartum (48,5%) comparées à celles qui avaient un niveau alimentaire Haut (95%). Parmi les vaches ayant reçu un niveau alimentaire Haut postpartum, le niveau alimentaire prepartum (Haut *vs*. Bas) n'a pas eu d'influence sur le taux de gestation (95% pour les deux lots). Par contre, pour les vaches qui ont reçu un niveau alimentaire Bas en période postpartum, le taux de gestation est supérieur pour celles qui étaient en niveau alimentaire Haut avant vêlage (77%) comparé à celles qui étaient en niveau alimentaire Bas (20%). Ces résultats mettent en évidence que le taux de gestation s'explique à la fois par les niveaux alimentaires pre et postpartum (Wiltbank et al., 1962).

Comme représenté sur la figure 23, l'augmentation des réserves corporelles après vêlage n'engendre pas systématiquement une meilleure fertilité (Houghton et al., 1990). Il est donc nécessaire de repositionner la variation de réserves par rapport au niveau de réserves corporelles au vêlage. Houghton et al. (1990) rapportent que les femelles qui ont une NEC au vêlage inférieure à 3 (échelle 1-5) ont un taux de gestation plus élevé (P<0,05) si elles augmentent leurs réserves en période postpartum que si elles mobilisent. Par contre, les femelles qui ont une NEC supérieure à 3 au vêlage ont un taux de gestation significativement supérieur (P<0,05) si elles mobilisent pendant la période postpartum que si elles augmentent encore leurs réserves. Ces résultats suggèrent que la fertilité est plus élevée lorsqu'au moment de la période de reproduction la NEC tend vers un niveau qualifié d'optimum pour la femelle, situé aux alentours de 3 sur l'échelle 1-5. Cela met en évidence la nécessité de raisonner en dynamique, en combinant le niveau et la variation des réserves corporelles au cours du temps.

Ces exemples mettent en évidence un effet de l'état corporel au vêlage, résultat de l'alimentation prepartum et des variations d'état corporel postpartum sur les deux indicateurs couramment utilisés pour décrire la performance de reproduction. Il est donc nécessaire de considérer une composante statique des réserves corporelles (état des réserves au vêlage) et une composante dynamique (variation des réserves) pour appréhender les relations entre fonctions de nutrition et de reproduction.

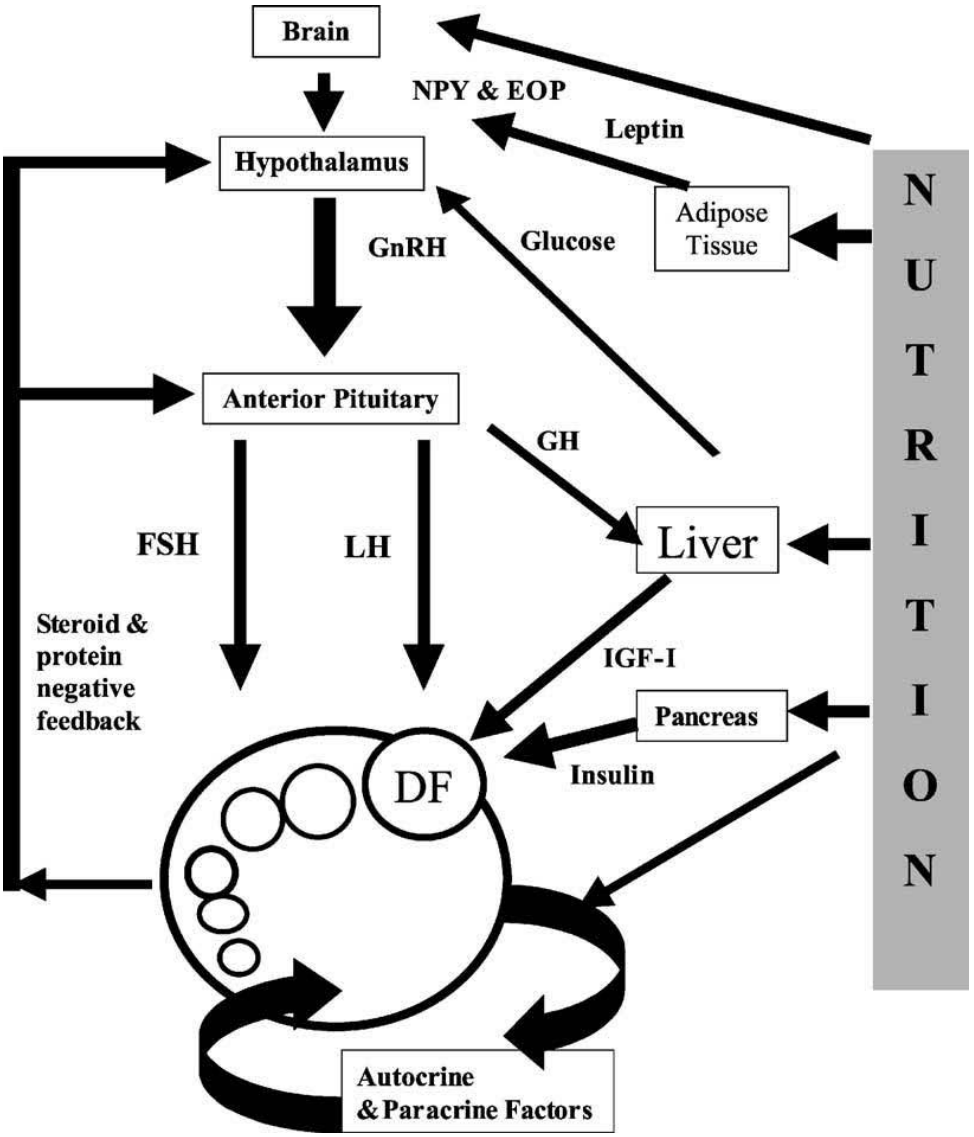


Figure 24 : Représentation des mécanismes par lesquels la fonction de nutrition peut affecter la croissance et la fonctionnalité du follicule. DF : follicule dominant, NPY : neuropeptide, EOP : peptides opioïdes endogènes (Diskin et al., 2003).

Ces observations soulignent également la complexité des réponses reproductives à la dynamique des réserves corporelles et la difficulté de prédire ces réponses si la femelle est soumise à des environnements nutritionnels contraignants induisant des dynamiques de lipides complexes. Afin de comprendre comment le niveau et la dynamique des réserves lipidiques affectent les indicateurs globaux de la performance de reproduction (taux de gestation, IVV), la relation entre ces variables nutritionnelles et les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction doit être analysée.

2.2. Effet du niveau et de la variation des réserves corporelles sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction

Plusieurs travaux ont montré des effets de l'état nutritionnel sur quelques composantes de la performance de reproduction (Blanc et al., 2010; Osoro et Wright, 1992; Richards et al., 1986; Wiltbank et al., 1962). Ces travaux révèlent que le niveau des réserves corporelles et leur variation induisent des écarts de réponse sur les différentes composantes de la performance de reproduction. Les mécanismes physiologiques impliqués dans les relations entre fonctions de nutrition et de reproduction ont fait l'objet de plusieurs revues bibliographiques chez la vache (Butler et Smith, 1989; Diskin et al., 2003) et révèlent clairement la sensibilité de la fonction de reproduction (fonctionnement de l'axe hypothalamus-hypophyse-ovaire) et des régulations endocriniennes impliquées dans le contrôle du cycle oestrien aux signaux métaboliques et hormonaux indicateurs de l'état nutritionnel de l'organisme (leptine, insuline, glucose, IGF-I ; Figure 24).

Le niveau d'approche que nous retiendrons dans le cadre de cette synthèse bibliographique pour caractériser les effets de la nutrition sur la reproduction est plus englobant dans la mesure où il se donne pour objectif de quantifier les effets du niveau des réserves corporelles et de leur variation sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction.

2.2.1. Le rétablissement de la fonction de reproduction après vêlage est influencé par l'état des réserves corporelles au vêlage

Chez la vache allaitante, une NEC au vêlage inférieure ou égale à 4 allonge la durée d'anoestrus de manière significative avec une durée moyenne de 61 jours, contre 49 jours pour les vaches dont la note était supérieure ou égale à 5 (échelle 1-9 ; Richards et al., 1986). Plusieurs études confirment que l'état corporel au vêlage influence la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité (Diskin et al., 2003; Lalman et al., 1997; Sanz et al., 2004; Wright et al., 1987).

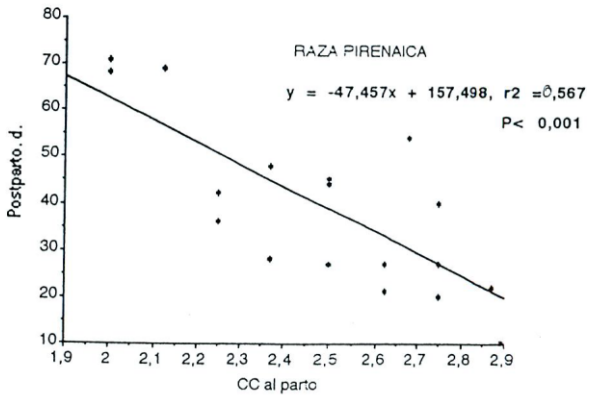


Figure 25 : Chez des multipares de race Pirenaica, la durée d'anoestrus postpartum diminue lorsque la NEC au vêlage augmente (Blasco Perez-Aramendia, 1991).

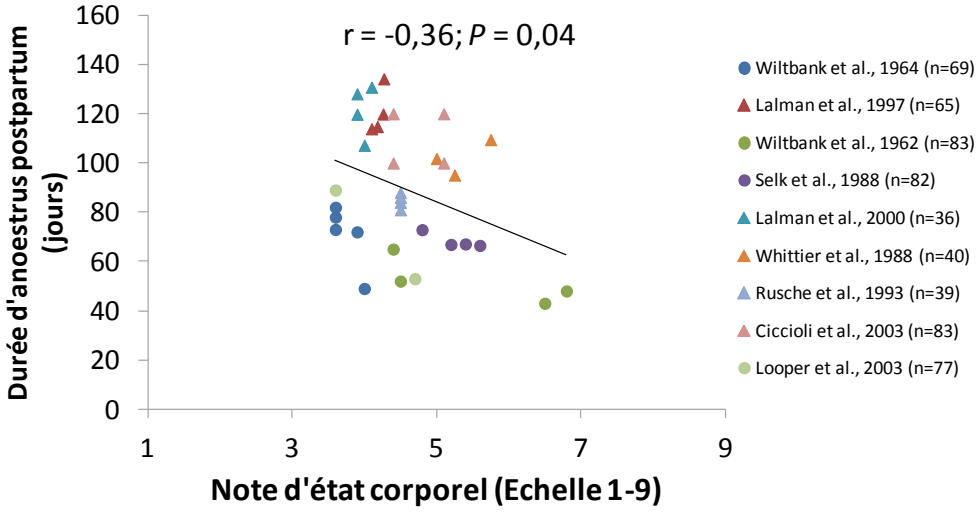


Figure 26 : Relation entre la NEC au vêlage et la durée d'anoestrus postpartum observée à partir de 9 études expérimentales où l'alimentation était un facteur maîtrisé (r : coefficient de corrélation de Pearson).

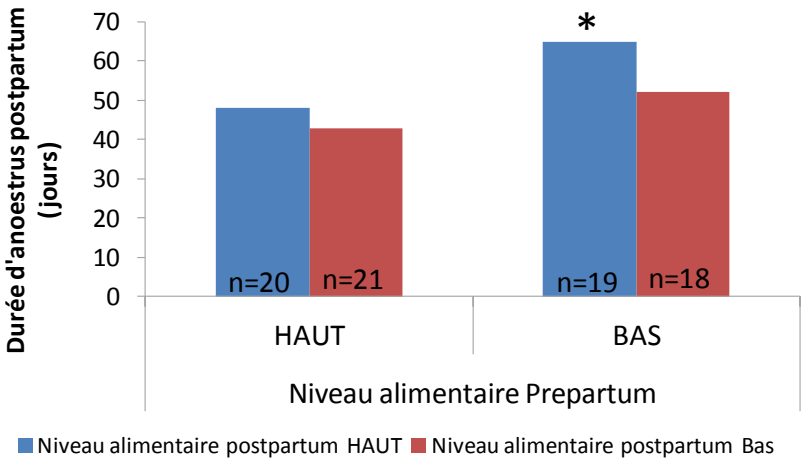


Figure 27 : Durées d'anoestrus observées par Wiltbank et al. (1962) en fonction des niveaux alimentaires pre et postpartum. Le lot recevant un régime alimentaire Bas puis Haut a une durée d'anoestrus significativement supérieure aux autres (* P<0,01).

Chez la vache allaitante (Hereford x Fresian et Blue-grey), une augmentation de 1 point de NEC au vêlage (échelle 0-5) permet de réduire l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité de 43 jours (Wright et al., 1987). Dans le même sens, Blasco Perez-Aramendia (1991) rapporte une relation linéaire (-47 j par point de note) entre la NEC au vêlage (1,9 – 2,9) et la durée d'anoestrus postpartum chez des vaches allaitantes multipares de race Pireinaica (Figure 25). Si l'on combine plusieurs études expérimentales, on observe sur la figure 26 qu'une tendance similaire à celle observée par Blasco Perez-Aramendia (1991) se dessine. Malgré la variabilité des résultats, il y a une corrélation significative entre la NEC au vêlage et la durée de l'anoestrus postpartum. Cette sensibilité de la durée de l'anoestrus postpartum à l'état corporel au vêlage semble par ailleurs modulée par la race et l'alimentation postpartum (McNamara, 1995).

2.2.2. Sensibilité de la reprise de cyclicité postpartum à la variation postpartum des réserves corporelles

La reprise de cyclicité postpartum n'est pas affectée par les régimes alimentaires pré et postpartum si les vaches sont en bonne condition au vêlage (Dunn et Kaltenbach, 1980). De la même manière, Wright et al. (1992) rapportent que l'effet du niveau alimentaire postpartum sur la durée de l'anoestrus postpartum ne semble vérifié que pour les femelles ayant un état corporel faible au vêlage. Ceci est confirmé par Wiltbank et al. (1962) qui rapportent que chez des vaches Hereford une restriction alimentaire prepartum (50% des recommandations) entraîne un retard de reprise d'activité lutéale après vêlage de 13 j en moyenne. Cet effet d'une restriction alimentaire prepartum n'est en revanche pas compensé par une augmentation des apports alimentaires postpartum. En accord avec Dunn et Kaltenbach (1980), les résultats de Wiltbank et al. (1962) rapportés sur la figure 27 soulignent que lorsque les vaches étaient en bonne condition au vêlage (niveau alimentaire Haut en période prepartum), le niveau alimentaire postpartum n'induit pas de différence significative sur la durée de l'anoestrus postpartum. Au contraire, lorsque les vaches étaient nourries avec un niveau alimentaire Bas en période prepartum, le niveau alimentaire postpartum induit une différence significative sur la durée de l'anoestrus postpartum. Au contraire, Ciccioli et al. (2003) rapportent un effet significatif du niveau alimentaire postpartum sur la durée d'anoestrus. En effet, des vaches primipares de race Angus x Hereford nourries avec un régime alimentaire modéré en période postpartum perdent 0,26 point de note sur les 70 premiers jours après vêlage et ont une durée d'anoestrus de 120 jours. Au contraire, les vaches soumises à un niveau alimentaire supérieur gagnent 0,45 point de note et ont une durée d'anoestrus de 100 jours.

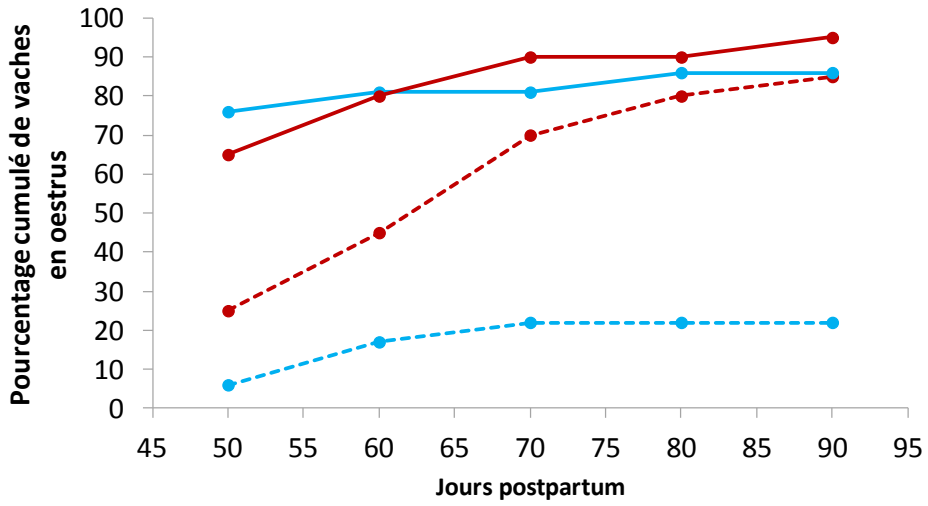


Figure 28 : Le pourcentage cumulé de vaches Hereford en œstrus varie selon le niveau alimentaire (Haut vs. Bas) appliqué en périodes pré et postpartum. Bas-Bas (n=20), Bas-Haut (n=20), Haut-Bas (n=22), Haut-Haut (n=21). D'après Wiltbank et al. (1962).

Chez la vache allaitante, le pourcentage cumulé de vaches en œstrus après vêlage est également un indicateur du rétablissement de la fonction de reproduction. La figure 28 représente l'évolution du pourcentage cumulé de vaches en œstrus au cours du temps postpartum en fonction des niveaux alimentaires pre et postpartum appliqués. La figure 28 met en évidence que les lots nourris selon un niveau alimentaire Haut en période prepartum présentent un pourcentage cumulé de vaches en œstrus de 65% (Haut-Haut) et 76% (Haut-Bas) à 50 jours postpartum. Les évolutions sont relativement similaires quel que soit le niveau alimentaire en période postpartum et les lots atteignent 95% (Haut-Haut) et 86% (Haut-Bas) respectivement à 90 jours postpartum. A 50 jours postpartum, les lots nourris selon un niveau nutritionnel Bas en période prepartum présentent des pourcentages de vaches en œstrus plus faibles (25% pour le lot Bas-Haut et 6% pour le lot Bas-Bas) que les lots sur un régime alimentaire Haut. Par ailleurs, l'évolution du pourcentage de vaches en œstrus dépend du niveau alimentaire postpartum. Le pourcentage de vaches en œstrus du lot recevant un niveau alimentaire postpartum Haut augmente rapidement et atteint 85% à 90 jours postpartum, soit un pourcentage similaire à celui du lot Haut-Bas. Au contraire, le pourcentage de vaches en œstrus pour le lot Bas-Bas reste relativement faible et atteint seulement 22% à 90 jours postpartum. Cela met bien en évidence que l'effet du niveau alimentaire postpartum sur le rétablissement de la fonction de reproduction dépend de l'état au vêlage, résultat du niveau alimentaire prepartum.

Ces différents résultats soulignent l'effet de l'état corporel au vêlage et du niveau nutritionnel postpartum sur le rétablissement de la fonction de reproduction après vêlage.

2.2.3. Sensibilité de la fonction ovarienne à la quantité de réserves lipidiques et à leurs variations

L'effet d'une restriction alimentaire sur la normalité des cycles n'est pas clairement établi dans la littérature mais Diskin et al. (2003) rapportent un effet du niveau alimentaire sur le développement folliculaire chez la vache allaitante ce qui peut suggérer des conséquences sur la normalité des cycles. En effet, l'IGF-I agit sur les dernières étapes de la folliculogénèse (Scaramuzzi et al., 2011). En cas de bilan énergétique négatif, la faible concentration en IGF-I inhibe la folliculogénèse (Scaramuzzi et al., 2010) ou peut être néfaste pour le follicule et son ovocyte (Scaramuzzi et al., 2011). Un flushing réalisé de 10 jours avant la synchronisation des chaleurs jusqu'à 3 semaines après l'insémination permet d'améliorer la croissance folliculaire chez les vaches allaitantes recevant 70% des recommandations alimentaires à partir du vêlage. Bien que le nombre de vaches qui ont ovulé après le traitement de synchronisation soit supérieur dans le lot recevant le flushing (7/8 vaches) comparé au lot contrôle (5/8 vaches), cette différence n'est pas significative (Khireddine et al., 1998).

Kafi et al. (2012) rapportent que les vaches laitières ayant des phases lutéales prolongées présentent une mobilisation postpartum des réserves significativement supérieure (-0,8 point de NEC) à celles ayant des cycles normaux (-0,5 point de NEC). Cette mobilisation des réserves pourrait être un facteur lié à l'occurrence d'anomalies de cyclicité. Chez la vache laitière, Cutullic et al. (2010) ont comparé l'effet de deux systèmes herbagers d'apports nutritifs Haut ou Bas sur les différentes étapes du processus d'élaboration de la performance de reproduction sur des vaches Normandes et Holstein. Le niveau nutritionnel n'a pas eu d'effet sur la cyclicité. En effet, Opsomer et al. (2000) suggèrent que les phases lutéales prolongées chez la vache laitière sont plutôt dues à des problèmes de l'utérus et non de l'ovaire.

2.2.4. Sensibilité de l'expression de l'œstrus à l'état des réserves corporelles et à leur variation

L'œstrus est la période où la femelle accepte le chevauchement par le mâle ou d'autres congénères. Cependant le comportement d'œstrus ne se limite pas à la seule acceptation de chevauchement. Pendant l'œstrus, l'activité de la femelle est accrue, de même que l'expression des comportements sexuels (flairages et léchages sexuels, tête sur dos, flehmen, tentatives de chevauchement, chevauchements) et sociaux (menaces, coups, jeux de tête, luttes, évitements, flairages et léchages non sexuels). Bien que l'acceptation de chevauchement soit le signe le plus caractéristique de l'œstrus, il peut être faiblement exprimé, voire même absent (Blanc et al., 2010; Hurnik et King, 1987; Kerbrat et Disenhaus, 2004). Chez la vache allaitante, très peu d'études ont exploré l'effet d'une sous-alimentation postpartum sur la durée et l'intensité d'expression des comportements sexuels. Blanc et al. (2010) rapportent que le niveau nutritionnel postpartum a un effet sur la durée et sur l'expression de l'œstrus. La durée d'œstrus définie par les comportements sexuels secondaires a été supérieure de 3,8 h pour le lot Bas (Besoins-3UFL) comparé au lot Haut (Besoins+2UFL ; $P<0,05$). De même, la part des comportements sexuels dans les comportements totaux (sexuels et sociaux) était de 35 ± 10% pour le lot Haut, contre 44 ± 12% pour le lot Bas ($P<0,05$). Cependant, de tels résultats n'ont pas été confirmés par Ciccioli et al. (2003) qui n'observent pas de différence significative sur le comportement d'œstrus entre les lots qui ont une variation d'état de -0,26 et +0,45 point de note en période postpartum. A l'inverse, les vaches avec une NEC en début de période de reproduction faible (4,3 ± 0,1) ont une durée d'œstrus plus courte d'environ 2,8 h et un nombre de chevauchement réduit (environ 18,9 chevauchements de moins) comparé aux vaches avec une NEC de 6,1 ± 0,1 en début de période de reproduction (Flores et al., 2007).

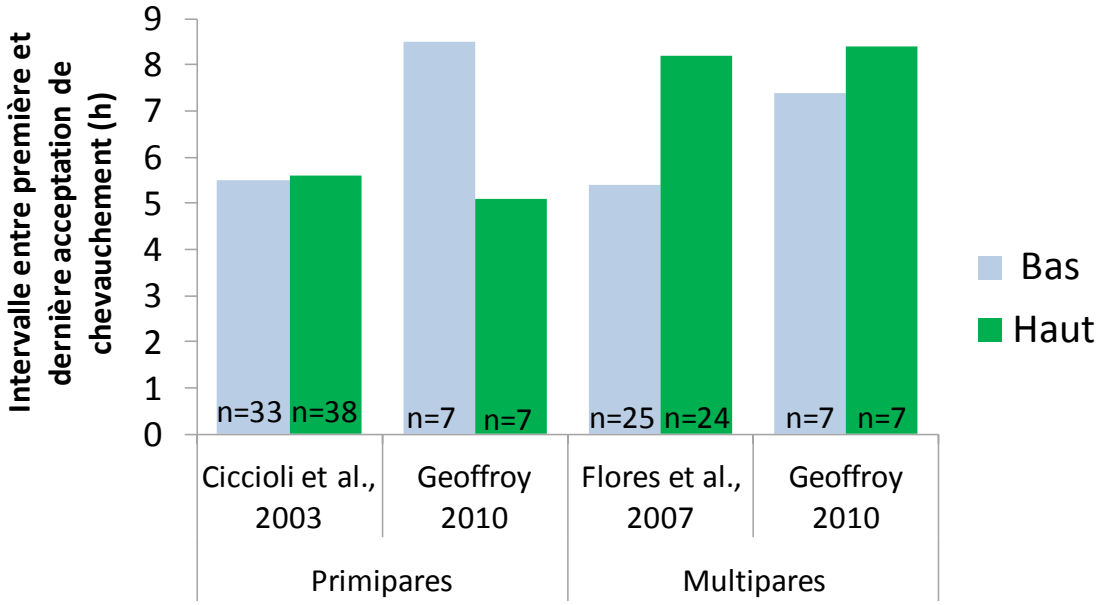


Figure 29 : Représentation des durées d'œstrus définies comme l'intervalle entre première et dernière acceptation de chevauchement pour des vaches primipares et multipares allaitantes. D'après Ciccioli et al. (2003), Flores et al. (2007) et Geoffroy (2010).

L'amélioration de l'expression de l'œstrus induite par une restriction alimentaire observée par Blanc et al. (2010) a également été observée en vaches laitières où le nombre d'acceptations de chevauchements était supérieur pour les femelles sous-alimentées en période postpartum. Par exemple, Cutullic et al. (2011) rapportent que la détection des ovulations était supérieure dans le lot sous-alimenté en période postpartum par rapport au lot suralimenté (74% *vs.* 59%, *P*<0,001) et que la détection repose plus souvent sur l'expression d'acceptation de chevauchement (67% *vs*. 55%, *P*=0,02). Villa-Godoy et al. (1990) rapportent que les comportements de chevauchement augmentent en cas de bilan énergétique négatif en période postpartum, et ce quelque soit l'état corporel au vêlage. Chez la vache allaitante, les durées d'œstrus observées sur des primipares et multipares selon le niveau nutritionnel postpartum sont représentées sur la figure 29.

Les résultats présentés sur la figure 29 ne mettent pas en évidence d'effet significatif du niveau alimentaire postpartum sur la durée d'œstrus définie comme l'intervalle entre la première et la dernière acceptation de chevauchement. Ainsi, compte-tenu du faible nombre d'études et de la variabilité des résultats, il est encore difficile de conclure sur l'effet du niveau des réserves corporelles et de leurs variations sur le comportement d'œstrus de la vache allaitante.

2.3. Adaptation à une contrainte nutritionnelle : compromis avec la productivité à l'échelle de la carrière

En période de restriction nutritionnelle, la majorité des mammifères domestiques comme sauvages utilisent leurs réserves corporelles comme source de nutriments. En élevage bovins allaitants, plusieurs facteurs soulignent la sensibilité de l'élevage aux contraintes nutritionnelles : le rôle primordial des ressources fourragères dans l'alimentation des animaux, les besoins pour la gestation et la lactation qui se superposent sur 6 mois environ même s'ils évoluent en sens inverse (augmentation progressive pour les premiers et diminution pour les seconds) et la productivité animale qui nécessite une fécondation dans les 90 jours après vêlage. Comme évoqué précédemment, la capacité des animaux à mobiliser et reconstituer leurs réserves corporelles est un processus primordial, dans l'adaptation des trajectoires productives des individus en réponse à la variation des trajectoires nutritionnelles pour le maintien de la productivité du troupeau et de sa pérennité.

2.3.1. Contraintes nutritionnelles et contraintes de productivité sont-elles toujours compatibles ?

Dans des climats difficiles, tel que dans les pays d'Afrique, la variabilité des ressources alimentaires est très contraignante et expose les animaux à des périodes de restriction fréquentes et/ou intenses. La performance de reproduction est faible et s'explique par la faiblesse des apports alimentaires. La sous-alimentation et les déséquilibres alimentaires affectent l'apparition des chaleurs et la réussite des saillies (Eddebbarh, 1989). Par exemple, les vaches N'Dama au Sénégal vêlent pour la première fois à 5 ans et ont un intervalle moyen entre vêlages d'environ 24 mois (Ezanno et al., 2003). Cependant, l'aptitude des femelles à se reproduire n'affecte pas directement le choix de réforme. En effet, l'animal a plusieurs rôles dans l'exploitation. Outre son rôle de production, l'animal est considéré comme un capital financier, perçu comme un moyen de prestige et d'épargne et représente un moyen d'association entre personnes (Eddebbarh, 1989). La survie des animaux est prioritaire sur la forte productivité, ce qui autorise des intervalles entre reproductions plus longs (Blanc et al., 2008).

Dans des systèmes d'élevage en zones tempérées, les éleveurs recherchent plus souvent une productivité maximale en imposant aux femelles des cycles de reproduction les plus courts possibles selon les limites physiologiques de l'espèce (3 agnelages en deux ans pour les ovins, un veau par vache et par an chez les bovins). La période de repos après le vêlage est courte, les femelles doivent rétablir une activité ovarienne rapidement et être gestantes pendant la période de reproduction qui est de durée limitée. La non-gestation à la fin de la période de reproduction entraîne généralement la réforme des femelles (Blanc et al., 2008). Chez des brebis allaitantes, Nugent et Jenkins (1992) considèrent que l'infertilité est le seul critère de réforme qui soit volontaire ; les maladies, les problèmes physiques et les problèmes de reproduction (césarienne, cétose…) étant des causes de réformes involontaires. Par conséquent, l'adaptation des animaux à des périodes de restriction alimentaire et leur capacité à maintenir leur production et notamment leur reproduction dans des délais imposés par les éleveurs sont nécessaires. Ces contraintes de conduite imposées par l'éleveur peuvent entraîner des situations de ruptures si la femelle n'est pas capable de s'adapter aux contraintes nutritionnelles et de se reproduire dans les délais imposés par l'éleveur (Blanc et al., 2008). Ainsi, compte-tenu du risque d'augmentation de la fréquence de périodes de restriction alimentaire, les femelles seront certainement soumises à des périodes de restriction alimentaire cumulées sur la période hivernale et la période de pâturage. La question se pose de savoir si les pratiques d'alimentation et la conduite de la reproduction, telles qu'elles sont pratiquées en élevage aujourd'hui, restent un schéma pertinent pour permettre le maintien de la productivité et de la viabilité économique des exploitations.

2.3.2. La nécessité de raisonner la capacité d'adaptation des vaches à des contraintes nutritionnelles à l'échelle de la carrière

La capacité d'adaptation est raisonnée en fonction de l'objectif de production et de l'échelle de temps sur laquelle on se positionne. L'objectif des élevages allaitants est de produire un veau par vache et par an et ce, à l'échelle de la carrière productive des femelles. Dans le contexte de l'élevage il est nécessaire d'étudier le compromis entre l'adaptation des femelles et leur productivité sur le long terme, c'est-à-dire à l'échelle de leur carrière productive. La carrière d'un animal est définie comme une succession d'évènements individuels permettant de caractériser sa vie en termes de croissance, production, reproduction et santé de la naissance à la mort ou à la réforme (Cournut, 2001; Lasseur et Landais, 1992). Prendre la carrière comme échelle de temps, permet d'étudier les performances animales en réponse aux pratiques d'élevage sur du long terme mais aussi les interactions entre l'animal et l'environnement (Coulon et al., 1993). Raisonner à cette échelle de temps est important puisque la capacité d'adaptation des animaux accompagne ou limite les possibilités d'action des éleveurs en cas d'environnement contraignant ou changeant (Blanc et al., 2008).

Ainsi, la notion de capacité d'adaptation vue à l'échelle de la carrière doit être raisonnée en multicritères car elle doit intégrer le maintien des différentes fonctions. La longévité renvoie à la durée de vie d'un animal au sein du troupeau (Cournut, 2001) mais la longévité seule ne suffit pas comme indicateur de l'adaptation des animaux à un système d'élevage, elle doit être couplée à la productivité (Lasseur et Landais, 1992). En élevage bovin laitier en milieu tropical, la productivité est limitée par différents facteurs dont les ressources alimentaires (Abdalla et al., 1999; Alejandrino et al., 1999). L'adaptation des animaux à des contraintes environnementales et notamment des contraintes nutritionnelles peut se faire sur une échelle de temps plus ou moins longue et peut avoir des conséquences à l'échelle du cycle de production mais aussi à l'échelle de la carrière productive. En système bovin allaitant, il existe une interaction entre le potentiel adaptatif des femelles à des situations de sous-alimentation et la durée de leur carrière productive (Blanc et al., 2008). Les capacités adaptatives des femelles permises par leurs réserves corporelles diminuent lorsque les animaux doivent faire face à des sous-alimentations pendant plusieurs lactations successives (Wiktorsson, 1979 cité par Chilliard et al. (1998a).

Comme évoqué précédemment, les individus d'un troupeau présentent des capacités adaptatives différentes selon leur parité et leur génotype. Par ailleurs, au moment où une contrainte s'applique sur le troupeau, celle-ci aura des effets variés du fait de l'hétérogénéité des stades physiologiques entre individus. Il est donc difficile de prédire les effets d'une contrainte sur la performance du

troupeau en raison de la diversité des réponses adaptatives qu'elle est susceptible d'induire. Par conséquent, dans notre contexte d'étude, la capacité d'adaptation d'une femelle allaitante est considérée comme sa capacité à maintenir ses fonctions de survie, d'investissement maternel à travers la lactation et de reproduction dans des environnements nutritionnels changeants.

→ En cas de contrainte nutritionnelle, la gestion des priorités entre fonctions peut être modifiée. Chez la vache allaitante, la fonction de reproduction est sensible à l'état nutritionnel et ses variations. Différentes variables nutritionnelles influencent les étapes successives du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Compte tenu du caractère aléatoire des périodes de restriction nutritionnelle auxquelles l'élevage devra faire face dans le futur, il est nécessaire de raisonner l'impact de contraintes nutritionnelles sur la performance de reproduction en dynamique, c'est-à-dire en tenant compte des effets du niveau et de la variation des réserves corporelles sur l'ensemble des composantes de la performance de reproduction. Par ailleurs, l'adaptation des femelles à des contraintes nutritionnelles peut se faire sur une échelle de temps plus ou moins longue ce qui souligne l'intérêt de raisonner à l'échelle de la carrière productive. Ce niveau d'échelle permet également d'étudier si les pratiques d'alimentation et la conduite de la reproduction pratiquées à l'heure actuelle sont toujours les plus adaptées dans un contexte changeant. Afin d'approfondir la réflexion sur les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction, un cadre théorique s'impose pour intégrer l'ensemble des connaissances disponibles et proposer une représentation de la réponse reproductive aux trajectoires nutritionnelles.

3. L'étude de la réponse reproductive des femelles aux contraintes nutritionnelles par la modélisation

La modélisation est basée sur une représentation simplifiée de systèmes réels (Peck, 2004). Spedding (1988) cité par Sauvant (1992) définit la modélisation comme «l'abstraction du monde réel permettant de capturer les principales interactions et le comportement du système étudié, apte à être manipulée en vue de prédire les conséquences de la modification des déterminants du système sur son comportement». Adopter une approche par modélisation peut être motivée par des objectifs de simplification, d'intégration de connaissances, d'analyse de la complexité, de description, de prédiction, de simulation ou encore d'optimisation. C'est aussi un moyen de mettre en évidence un manque de connaissances dans certains domaines et par conséquent d'identifier des champs d'investigation. En tant qu'outil de prédiction, la modélisation permet d'étudier la réponse d'un système à des pratiques ou des contraintes. Le terme de modélisation fait référence à la fois à de la modélisation conceptuelle et informatique.

3.1. Objectifs et intérêts de la modélisation

3.1.1. Le cadre théorique

Un cadre théorique est un outil pour représenter les facteurs à étudier et les interrelations supposées. L'élaboration d'un cadre théorique repose sur un socle de connaissances et/ou sur l'expertise et relève d'une démarche d'abstraction. C'est une simplification visant à clarifier et à expliquer le fonctionnement d'un système complexe. Elle nécessite parfois une prise de position sur le fonctionnement de ce système. Un cadre théorique doit proposer un raisonnement éclairant un phénomène et doit élargir la compréhension de ce phénomène. La modélisation systémique s'appuie sur une représentation des systèmes biologiques qui en identifie les éléments et les interrelations entre ces composants afin de mettre en évidence la contribution de chaque élément au fonctionnement global du système (Moulin et al., 2004). En effet, même lorsque tous les composants d'un système sont connus, il n'est pas possible de connaître comment ce système fonctionne si les relations entre les différents composants ne sont pas décrites (Woelders et al., 2011). Le cadre théorique est donc nécessaire pour mettre une cohérence dans la manière d'organiser et d'interpréter les connaissances, pour représenter les choses afin de mieux les comprendre et de faire avancer la réflexion. La modélisation des systèmes biologiques permet de faire émerger des propriétés fonctionnelles d'un système qui ne sont pas présentes dans les composants pris

individuellement (Woelders et al., 2011). La construction d'un modèle doit permettre de simplifier le fonctionnement d'un système pour pouvoir le représenter mais doit également adopter une représentation fidèle du système réel (Peck, 2004).

La formalisation d'une réponse peut se faire de manière empirique (Sauvant, 1992) ou mécaniste (Hanigan et al., 2006). Les modèles empiriques ont pour but de représenter les réponses d'un système d'un point de vue mathématique, sans avoir d'hypothèses biologiques sous-jacentes pour expliquer ces réponses. Un modèle empirique résulte d'un ajustement des données. Il considère le système comme une boîte noire (Peck, 2004). Au contraire, le modèle mécaniste permet de représenter les processus impliqués dans le fonctionnement d'un système et d'intégrer la compréhension que l'on a des phénomènes biologiques sous-jacents (*approche bottom-up ;* Woelders et al., 2011). Ces modèles permettent d'explorer la réponse d'un système lorsqu'un de ses éléments ou lorsqu'une relation entre des éléments est modifiée. Pour les modèles mécanistes l'objectif est d'identifier et de comprendre les mécanismes biologiques sous-jacents, tandis que les modèles empiriques peuvent faire abstraction de certains détails, pour optimiser l'aspect pratique et l'utilité des modèles (Vetharaniam et al., 2010).

3.1.2. La prise en compte du temps : modèles dynamiques

L'étude des capacités adaptatives des femelles, que ce soit à court, moyen ou long terme nécessite généralement la prise en compte du temps ce qui se traduit en modélisation par l'utilisation de modèles dynamiques. Contrairement aux modèles statiques qui font des prédictions à temps fixe, les modèles dynamiques prédisent comment les variables évoluent en fonction du temps (Thornley et France, 2007). La modélisation dynamique nécessite l'introduction de la notion de trajectoire, qui représente l'évolution d'un phénomène au cours du temps. Cournut (2001) définit la trajectoire productive des femelles reproductrices comme le trajet d'une femelle dans l'enchaînement des sessions de reproduction et la succession des évènements de reproduction. Ces trajectoires individuelles sont à prendre en compte dans la modélisation du fonctionnement du troupeau afin de représenter l'effet des décisions des éleveurs et des comportements des femelles reproductrices sur ces trajectoires productives (Tichit et al., 2008).

3.1.3. Représentation de la variabilité individuelle dans les modèles

La variabilité individuelle peut être représentée de différentes manières. Par exemple, Azzam et al. (1990) considèrent que les femelles sont séparées en 3 classes d'âges différents

(génisses, primipares et multipares). Au sein de ces classes, les individus ont des probabilités d'atteinte de la puberté, de cyclicité et de fécondation. De la même manière, Ezanno (2005) considère des classes d'âge, de statut reproductif et d'état corporel. La transition entre classes dépend de l'état corporel. Par conséquent, les différentes stratégies alimentaires testées, engendrent des proportions différentes de femelles dans les différentes classes d'âge. Cela permet de tester l'effet de la stratégie alimentaire sur les performances du troupeau. D'autres modèles tiennent compte de la variabilité individuelle par la stochasticité. Par exemple, dans le modèle de Denham et al. (1991) la durée de gestation est constante pour tous les animaux du troupeaux et ce quelque soit la simulation réalisée, tandis qu'elle suit une distribution normale de moyenne 284,4 et d'écart-type 6 dans le modèle stochastique de Azzam et al. (1990). La stochasticité permet d'obtenir de la variabilité entre les individus d'un groupe d'animaux. Cette variabilité de réponse est importante dans la prédiction de la réponse reproductive et dans la prise de décisions relative à la conduite des animaux (Villalba et al., 2006). Enfin la réalisation de modèles individu-centrés permet également de tenir compte de la variabilité individuelle, puisqu'une simulation représente un individu (Blanc et Agabriel, 2008; Puillet et al., 2010; Tess et Kolstad, 2000). Ces différentes méthodes peuvent être combinées dans un même modèle. Par exemple, un modèle individu-centré peut contenir certains éléments stochastiques.

La variabilité individuelle qui s'observe dans la réponse des animaux à une pratique intègre à la fois la diversité des réponses des animaux les uns par rapport aux autres mais souligne également le fait que pour un même individu cette réponse peut être modifiée au cours du temps (Puillet, 2010). Sans forcément comprendre les mécanismes de variabilité, il paraît important d'en tenir compte. En effet, la variabilité individuelle est importante dans le raisonnement de la conduite des troupeaux afin de mettre en place des stratégies d'alimentation permettant d'atteindre les objectifs de production et de reproduction (Ingvartsen et Friggens, 2005). Dans un contexte d'environnement changeant, prendre en compte la variabilité individuelle permet d'identifier une diversité de réponse entre individus qui supposent des différences en termes de potentiels d'adaptation.

L'étude de la capacité d'adaptation des femelles à des contraintes alimentaires nécessite de pouvoir acquérir des données pour différents niveaux de contraintes. Afin de préciser les contraintes auxquelles la femelle peut s'adapter et celles qui engendrent une situation de rupture (échec d'adaptation conduisant à l'échec de la réalisation d'une fonction (Blanc et al., 2008)), des scénarii de sous-alimentation extrêmes peuvent être nécessaires. Les simulations permises par un modèle permettent de tester des enchaînements de contraintes d'intensité différentes. Cela permet d'avoir

une représentation de nombreuses situations qui peuvent être contrastées et/ou extrêmes et qu'il ne serait pas possible de réaliser en conditions expérimentales (Peck, 2004).

3.1.4. La modélisation des interrelations nutrition / reproduction : exemples et limites des modèles existants

Plusieurs modèles de la reproduction existent aussi bien pour les vaches allaitantes (Azzam et al., 1990; Blanc et Agabriel, 2008; Pleasants, 1997; Villalba et al., 2006) que pour les vaches laitières (Brun-Lafleur, 2011; Oltenacu et al., 1980) et dans d'autres espèces (Pomar et al., 1991). Ce sont pour la plupart des modèles stochastiques (Azzam et al., 1990; Pleasants, 1997) et dynamiques (Blanc et Agabriel, 2008; Villalba et al., 2006) qui sont individu-centrés (Azzam et al., 1990; Blanc et Agabriel, 2008). Ces modèles permettent de prédire une ou plusieurs composantes de la performance de reproduction en fonction de plusieurs facteurs. Par exemple, le modèle de Blanc et Agabriel (2008) permet de prédire l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité selon la parité, l'état corporel au vêlage, la date de vêlage et l'exposition au taureau. Le modèle de Azzam et al. (1990) permet de prédire plusieurs composantes de la performance de reproduction (âge à la puberté, nombre de saillies par fécondation, durée de la gestation, intervalle vêlage-reprise de cyclicité) en fonction de critères de conduite de la reproduction (date de début et durée moyenne de la période de reproduction). Cependant, peu de ces modèles permettent de prédire la réponse reproductive des femelles à différents environnements nutritionnels. Lorsque la nutrition est prise en considération, la NEC au vêlage est le plus souvent le critère retenu dans les modèles (Blanc et Agabriel, 2008; Brun-Lafleur, 2011). Cependant, l'analyse de la sensibilité des composantes de la performance de reproduction que ce soit au niveau des réserves corporelles et de leurs variations a mis en évidence que la NEC au vêlage n'est pas un indicateur suffisamment précis pour rendre compte des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction. Une approche plus dynamique, combinant un niveau et une variation de réserves corporelles serait plus adaptée (Friggens, 2003).

Le modèle de Brun-Lafleur (2011), intègre cette notion de dynamique puisque certaines variables nutritionnelles correspondent à des variations de NEC mais il s'agit uniquement d'une dynamique postpartum. Par exemple, le type d'ovulation (comportements associés à l'œstrus : ovulation avec expression d'acceptation de chevauchement, ovulation avec chevauchement mais sans acceptation, ovulation avec expression de signes discrets uniquement) dépend de la variation de NEC du vêlage à l'ovulation et de la variation entre -30 jours avant l'ovulation et l'ovulation. Sanders et Cartwright (1979) tiennent compte de la dynamique dans la modélisation des performances puisqu'au cours d'un mois de simulation les caractéristiques des femelles dépendent des conditions

alimentaires actuelles mais également de celles des périodes précédentes. La simulation des taux de gestation dépend de l'interaction entre le potentiel génétique et les apports alimentaires présents et passés. Toujours dans l'objectif de prendre en compte la dynamique d'évolution des réserves corporelles dans la modélisation de la performance de reproduction, Villalba et al. (2006) ont développé un modèle dynamique et stochastique permettant de prédire la réponse reproductive des femelles allaitantes à différentes stratégies d'alimentation hivernale.

Ces modèles représentant les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction ne se positionnent pas dans un contexte d'étude sur les capacités adaptatives des femelles et par conséquent ne raisonnent pas les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction en écart par rapport à une situation d'équilibre qui serait observée en cas d'environnement nutritionnel non contraignant. Autrement dit, il est intéressant de pouvoir identifier les variations des réserves corporelles qui sont considérées comme « normales », c'est-à-dire sous l'influence de la force motrice « génétique » de celles qui sont induites par l'environnement nutritionnel et ainsi d'étudier les effets des écarts sur les différentes composantes de la performance de reproduction. Friggens et al. (2004) ainsi que Martin et Sauvant (2010a, 2010b) proposent une représentation conceptuelle de l'évolution des réserves pilotées par la génétique puis modulée par l'environnement nutritionnel chez la vache laitière sur laquelle la démarche de ce travail de thèse est basée.

→ Les objectifs de la modélisation sont variés et différents types de modèles permettent d'y répondre. Le cadre conceptuel permet de proposer une représentation de la réalité afin d'intégrer les connaissances disponibles de manière cohérente et d'identifier des manques de connaissances. Les modèles informatiques peuvent être considérés comme des outils de prédiction qui permettent notamment de représenter des processus dynamiques, intégrant la variabilité individuelle et de réaliser des simulations dans des conditions extrêmes. Les modèles des relations entre les fonctions de nutrition et de reproduction sont peu nombreux chez la vache et ne sont pas adaptés à l'étude de la réponse reproductive des femelles à des variations de la disponibilité alimentaire.

Conclusion sur le positionnement scientifique du travail de thèse

Les réserves corporelles des vaches allaitantes varient au cours d'un cycle de production selon le stade physiologique. Les femelles sont généralement sous-alimentées en hiver afin de réduire les coûts d'alimentation. Ceci est permis par l'aptitude des vaches à mobiliser leurs réserves corporelles en cas de sous-alimentation puis à les reconstituer lorsque les conditions nutritionnelles redeviennent favorables. Les réserves corporelles servent de tampon à la variation de la disponibilité des ressources alimentaires en stockant ou en libérant de l'énergie. Au cours du cycle, la femelle enchaîne des états reproductifs successifs. Le passage d'un état reproductif à un autre constitue le processus d'élaboration de la performance de reproduction. La partition des nutriments entre les différentes fonctions biologiques se fait selon un ordre de priorité qui change au cours du temps. Cela entraîne une variation des réserves corporelles considérée comme dictée par la génétique et n'affectant pas la performance des animaux. Cette situation observée en conditions nutritionnelles non contraignantes donne lieu à une trajectoire nutritionnelle dite d'équilibre. Lors d'une restriction nutritionnelle, une quantité restreinte de nutriments doit être répartie entre les fonctions et la performance des animaux peut être dégradée. L'évolution des réserves est alors modifiée et il y a une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. La trajectoire d'évolution des réserves corporelles, induite par la contrainte nutritionnelle, peut altérer les différentes étapes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. En effet, plusieurs études ont mis en évidence un effet de l'état d'engraissement et de la variation d'état d'engraissement sur différentes composantes de la performance de reproduction. Cependant, les études disponibles dans la littérature se focalisent sur l'état d'engraissement à quelques points clés du cycle (vêlage, saillie) ou sur une variation de l'état d'engraissement juste avant ou juste après vêlage et sur quelques composantes de la performance de reproduction. L'élasticité des réserves corporelles est un avantage adaptatif notable, procurant à la femelle une certaine robustesse, c'est-à-dire la capacité de maintenir sa production dans un environnement changeant. L'adaptation des animaux en cas de contrainte peut se faire à plus ou moins long terme et peut avoir des conséquences sur la productivité.

Dans un contexte où les périodes de restriction nutritionnelle risquent de s'intensifier, il est nécessaire de mieux comprendre les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction afin d'appréhender les conséquences de l'intensification de ces périodes de restriction sur la réponse reproductive des femelles. La modélisation est un outil permettant d'intégrer un ensemble de connaissances afin de représenter les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction et d'étudier la réponse reproductive des vaches allaitantes soumises à diverses situations de

restriction nutritionnelle. Les modèles existants sur la vache allaitante ne permettent pas de représenter les effets de la dynamique des réserves corporelles sur l'ensemble des composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction.

Enjeux du travail de thèse

L'enjeu finalisé de ce travail est d'étudier la réponse reproductive des femelles à des périodes de restrictions nutritionnelles. Ce travail permettra de tester si les pratiques actuelles d'élevage et notamment les pratiques d'alimentation, de reproduction et les décisions de réforme sont toujours pertinentes dans des contextes économiques et climatiques changeants. A terme, ce travail doit permettre d'appréhender les limites des pratiques d'élevage actuelles et d'initier une réflexion sur les modifications nécessaires des pratiques d'élevages pour atteindre les objectifs de productivité et permettre la viabilité économique des exploitations.

D'un point de vue scientifique, l'enjeu de ce travail est de proposer une représentation conceptuelle des interrelations entre les fonctions de nutrition et de reproduction et de construire un modèle informatique permettant de simuler la réponse reproductive des vaches soumises à différentes conditions nutritionnelles. Ce travail a pour but de tester la sensibilité des différentes composantes de la performance de reproduction à la dynamique des réserves lipidiques. La représentation conceptuelle doit intégrer les connaissances disponibles afin d'adopter une représentation de ces interrelations simplifiée, globale et pertinente. L'enjeu de ce travail est de raisonner l'impact de déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur les différentes composantes de la performance de reproduction à l'échelle de la carrière de l'animal. Pour cela, un premier enjeu est de construire la dynamique d'évolution des réserves lipidiques sur la carrière d'une femelle et de la quantifier (niveau de réserves, amplitudes de variation), puisque cela n'a pas été réalisé sur la vache allaitante. Plutôt que de quantifier l'effet d'une restriction alimentaire sur la performance de reproduction de façon absolue, il semble plus pertinent de raisonner l'effet d'une contrainte nutritionnelle par individu et en écart par rapport à sa trajectoire nutritionnelle d'équilibre. L'enjeu est donc d'étudier l'impact d'une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, induite par une contrainte nutritionnelle, sur les différentes composantes de l'élaboration de la performance de reproduction. Cela nécessite de comprendre quelles variables nutritionnelles (niveau de réserves, amplitude de variation) influencent la performance de reproduction. De plus, le mode d'action de ces variables devra être explicité en termes de retard de reproduction (allongement des intervalles vêlage-reprise de cyclicité, vêlage-fécondation, vêlage-vêlage) ou d'un échec (absence de cyclicité ou de fécondation). Pour cela, l'enjeu est d'identifier des lois de réponse aux différentes variables nutritionnelles pour chaque composante de la performance de reproduction et de proposer des hypothèses biologiques expliquant ces lois.

Une représentation conceptuelle des effets de la combinaison d'un niveau et d'une variation de lipides sur la probabilité de reprise de cyclicité a été développée par Friggens (2003) chez la vache laitière. L'enjeu de ce travail est d'élargir cette représentation aux autres composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction et de quantifier ces effets pour proposer une représentation simplifiée des interrelations entre les fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante. Cette représentation intègre la dynamique d'évolution des réserves corporelles et l'ensemble des composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Une approche par modélisation est adoptée puisqu'elle permet d'intégrer l'ensemble des connaissances disponibles sur les relations entre fonctions de nutrition et de reproduction, de proposer une représentation simplifiée des mécanismes biologiques et de réaliser des simulations.

La question de recherche principale formulée à partir de ces enjeux est :

Quels sont les impacts des déviations de la trajectoire des réserves lipidiques d'équilibre sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction ?

Elle peut être sous-divisée en trois questions plus précises pour lesquelles des hypothèses de travail sont associées :

1) Est-il possible de construire la trajectoire téléonomique des réserves lipidiques chez la vache allaitante à l'échelle de la carrière productive et de la moduler selon les perturbations nutritionnelles subies ?

Les hypothèses sous-jacentes sont que :

   a. Les réserves lipidiques sont un support des mécanismes d'homéorhèse et par conséquent varient selon le stade physiologique même si l'environnement nutritionnel n'est pas contraignant,
   b. Les réserves lipidiques sont un moyen d'adaptation des femelles aux contraintes nutritionnelles et par conséquent varient selon l'environnement nutritionnel.

2) Quelles sont les variables nutritionnelles qui influencent les différentes composantes de la performance de reproduction et quels type de réponse elles induisent ?

Les hypothèses associées à cette question sont que :

a. Une diminution de la quantité de lipides au vêlage entraîne un allongement de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum,

b. Une restriction nutritionnelle postpartum entraîne une amélioration de l'expression de l'œstrus,

c. La probabilité de fécondation est influencée par la quantité et la variation des réserves lipidiques.

3) Quelles sont les limites d'adaptation des femelles aux restrictions nutritionnelles ? A partir de quels niveaux de déviation (ou quelles trajectoires adaptatives), la femelle ne peut plus s'adapter, soit par une impossibilité de maintenir sa productivité soit par un échec de reproduction ?

Les hypothèses de travail posées sont :

a. Il existe pour chaque composante de la performance de reproduction un seuil de déviation à partir duquel cette composante est affectée et un seuil de déviation tel qu'elle n'est plus réalisée,

b. Une déviation de la trajectoire d'équilibre modérée et de longue durée peut être tout aussi préjudiciable à la performance de reproduction qu'une restriction courte mais plus forte.

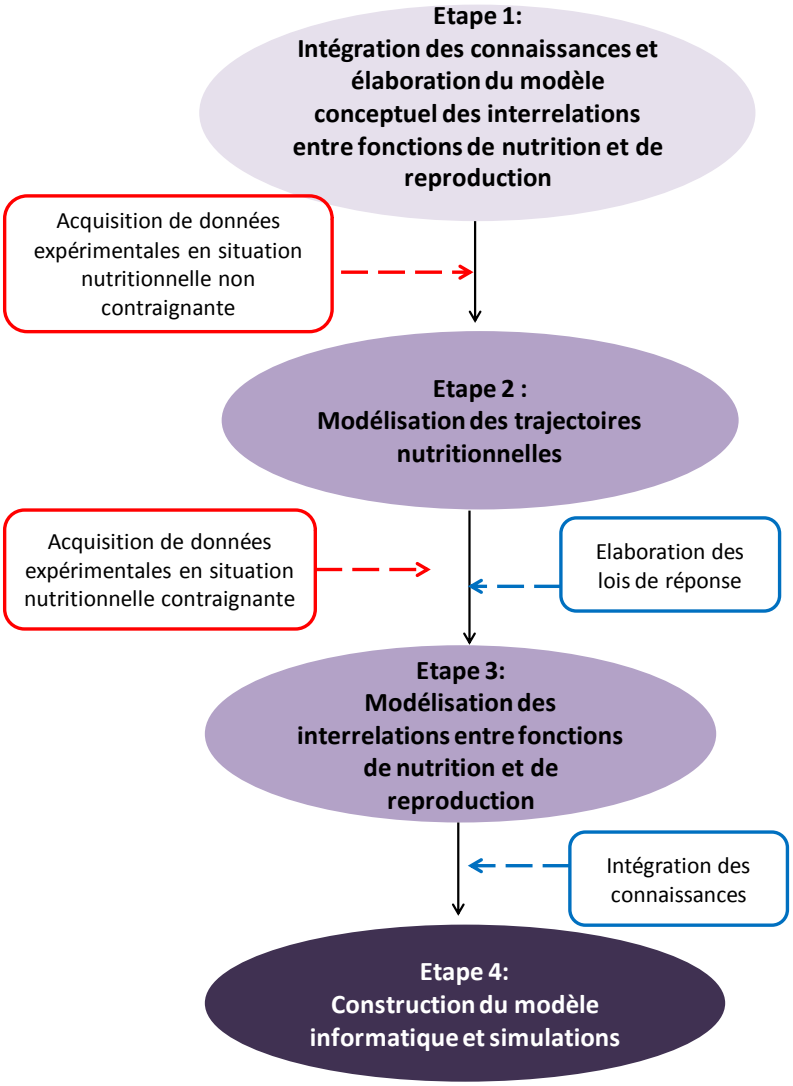


Figure 30 : Démarche générale du travail de thèse. En rouge : acquisition des données, en bleu : utilisation des données

Présentation de la démarche de modélisation

Afin de répondre aux enjeux de ce travail, l'objectif est de construire un modèle individu-centré sur 4 lactations permettant:

- de représenter l'évolution des réserves lipidiques de la vache allaitante en situation nutritionnelle non contraignante (trajectoire nutritionnelle d'équilibre) et de quantifier la performance de reproduction associée,
- de simuler des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et les conséquences sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction.

Ce modèle doit permettre de proposer une représentation des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction et de tester la sensibilité des différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction aux trajectoires nutritionnelles subies, en écart par rapport à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

Les enjeux de ce travail se déclinent en 4 étapes, présentés dans la figure 30 qui représente la démarche générale du travail de thèse.

La première étape (chapitre 4) porte sur l'élaboration d'un modèle conceptuel des interrelations dynamiques entre nutrition et performance de reproduction chez la vache allaitante. Un tel objectif nécessite d'une part, de définir une représentation des dynamiques nutritionnelles (trajectoires nutritionnelles) et d'autre part une représentation du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Elle repose également sur une représentation simplifiée des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et réponse reproductive. La synthèse de ces différentes représentations constitue le cadre de représentation théorique des interrelations entre les fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante, encore qualifié de modèle conceptuel.

La deuxième étape (chapitre 5) de la démarche vise à modéliser la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et à construire les déviations de cette trajectoire, induites par des contraintes nutritionnelles afin de pouvoir modéliser la trajectoire adaptative. Cette étape s'appuie sur des données expérimentales acquises en situation alimentaire non contraignante, stable et maîtrisée, afin de pouvoir représenter et formaliser la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

La troisième étape (chapitre 6) a pour but de modéliser les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction en écart par rapport à la situation d'équilibre. Cela nécessite de quantifier les relations entre variables qui vont caractériser d'une part l'état nutritionnel de la vache et sa dynamique et d'autre part la réussite du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Cette étape s'appuie sur des données expérimentales acquises en situation nutritionnelle contraignante et maîtrisée afin de pouvoir proposer une représentation de la réponse entre réserves lipidiques et performance de reproduction à travers la formalisation de lois de réponse empiriques. Ces relations sont ensuite repositionnées par rapport à la dynamique des réserves lipidiques et à la performance de reproduction induites par la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

Enfin, la dernière étape (chapitre 7) de ce travail est d'intégrer l'ensemble des connaissances (concepts, formalisation, quantification) pour construire le modèle informatique et réaliser des simulations afin de pouvoir quantifier la réponse reproductive des femelles soumises à des contraintes nutritionnelles.

PARTIE 2 :

MODELISATION DES INTERRELATIONS ENTRE FONCTIONS DE NUTRITION ET DE REPRODUCTION CHEZ LA VACHE ALLAITANTE

4. Modèle conceptuel des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante

L'objectif de ce chapitre est de construire un modèle conceptuel des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction, permettant de proposer une représentation des effets d'une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction.

L'animal est considéré comme un système, élaborant des productions qui peuvent être caractérisées comme la résultante de l'utilisation des nutriments et d'interactions complexes entre les différentes fonctions physiologiques support de l'homéostase (développement, survie de l'animal) et de l'homéorhèse (reproduction, lactation ; Martin et Sauvant, 2010a). Ces différentes fonctions sont soumises à une priorité relative qui évolue dans le temps en fonction de l'âge de la femelle et de son stade physiologique. Friggens et Newbold (2007) considèrent que l'arbitrage entre fonctions de survie et fonctions d'homéorhèse dépend d'une force motrice de nature génétique. L'allocation des nutriments entre les différentes fonctions peut aussi être modifiée selon la disponibilité des ressources alimentaires (Puillet, 2010). Lorsque l'environnement nutritionnel devient contraignant, une modification de la priorité relative entre fonctions d'homéostase et d'homéorhèse s'accompagne d'une réorientation de la partition des nutriments et si nécessaire d'une mobilisation des réserves corporelles de l'animal. Cette mobilisation concerne en particulier les réserves lipidiques et va permettre de fournir des nutriments énergétiques à l'organisme et d'assurer une certaine robustesse (maintien) aux fonctions d'homéorhèse (Friggens et Newbold, 2007). Cependant, au-delà d'un certain niveau de contrainte, l'utilisation des réserves lipidiques n'est plus suffisante et les fonctions les plus sensibles peuvent être dégradées. Chez la vache allaitante, la fonction de reproduction semble prioritairement impactée en cas de restriction nutritionnelle postpartum par rapport à la fonction de lactation qui semble plus robuste (Agabriel et Petit, 1987). Par son aptitude à stocker et à mobiliser ses réserves lipidiques, le tissu adipeux sous-cutané représente pour la femelle un support d'adaptation à la réalisation des fonctions d'homéorhèse (reproduction, lactation) et un support d'adaptation aux aléas nutritionnels et aux perturbations de l'environnement (Blanc et al., 2010).

La quantité de lipides stockée rend compte du niveau des réserves lipidiques dont dispose la femelle à un moment donné de son cycle de production et constitue un potentiel de mobilisation en cas de contraintes nutritionnelles. La quantité de lipides stockée dans le tissu adipeux sous-cutané

est par conséquent un indicateur de la capacité des femelles à faire face à des contraintes nutritionnelles futures. Lorsque la femelle est dans un environnement nutritionnel favorable, les réserves lipidiques sont maintenues voire augmentées. Au contraire, en situation de contraintes nutritionnelles les réserves lipidiques sont mobilisées (variation négative). Par conséquent, la variation des réserves lipidiques observée sur une période donnée est un indicateur des conditions nutritionnelles subies par la femelle sur cette période (Friggens, 2003).

Dans ce travail, nous avons donc choisi de caractériser la fonction de nutrition par la quantité de lipides corporels dont la valeur représente un potentiel (stock) de nutriments énergétiques disponibles pour un animal et dont la variation au cours du temps est un indicateur de son bilan énergétique. La performance de reproduction est considérée comme l'enchaînement d'états reproductifs successifs (acyclique, cyclique, gestante) par lesquels passe la femelle au cours du cycle de production. Les réserves lipidiques du tissu adipeux sous-cutané et leurs variations sont induites par une composante génétique et par des changements de la disponibilité des ressources alimentaires. La quantité et la dynamique des réserves lipidiques influencent les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Il est intéressant de pouvoir proposer une représentation générique de cette trajectoire nutritionnelle d'équilibre afin de pouvoir étudier les conséquences d'une déviation de cette trajectoire sur la performance de reproduction.

4.1.Présentations des concepts et hypothèses biologiques retenus

4.1.1. Concepts liés à la fonction de nutrition

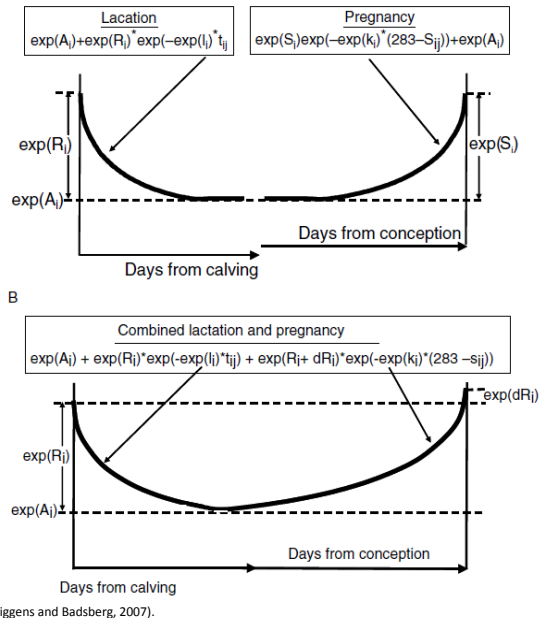
Par soucis de simplification nous considérons que la trajectoire des lipides corporels est semblable à celle plus facilement mesurable des réserves du tissu adipeux sous-cutané. Dans la suite du travail, le terme « réserves lipidiques » fera toujours référence aux lipides du tissu adipeux sous-cutané. Friggens (2003) suggère que la dynamique des réserves lipidiques observée chez la vache laitière (notamment les phases de mobilisation) ne s'explique pas uniquement par l'existence d'une contrainte nutritionnelle induite par l'environnement mais s'explique aussi par une composante génétique, où les réserves lipidiques représentent un support de l'homèorhèse. L'auteur distingue une trajectoire nutritionnelle d'équilibre (pilotée par une force motrice génétique associée à la notion de fitness) qui correspond à *« l'évolution des réserves lipidiques qui se produit pour un animal placé dans un environnement qui n'est en aucune manière contraignant » (Friggens et al., 2004)*.

Selon Friggens et al. (2011), la trajectoire nutritionnelle d'équilibre peut être abordée selon les approches *bottom-up* ou *top-down*. Une approche de type *bottom-up* repose sur le fait que l'ensemble des composants individuels d'un système sont connus et on s'intéresse au fonctionnement global du système à partir de ces différents constituants. Au contraire, dans une approche *top-down*, les composants du système ne sont pas connus. C'est le fonctionnement global du système et sa réponse à des perturbations qui permet de déterminer les constituants essentiels à étudier (Woelders et al., 2011). Dans l'approche *bottom-up*, la trajectoire est le résultat de mécanismes physiologiques qui se produisent lorsque l'animal passe d'un statut physiologique à un autre (gestation puis lactation par exemple). Dans l'approche *top-down*, la trajectoire est un but que l'animal est programmé à atteindre. Dans notre travail, une approche *top-down* est privilégiée. Elle repose sur l'idée que la trajectoire d'équilibre des réserves lipidiques est une cible que l'animal parvient à atteindre par la mise en œuvre de mécanismes physiologiques sous-jacents (lipolyse, lipogénèse, régulations endocriniennes…). L'enjeu d'une telle approche n'est donc pas de modéliser finement les mécanismes biologiques sous-jacents qui permettent de prédire le niveau des réserves lipidiques à chaque instant mais plutôt de proposer un modèle déterministe de l'évolution des réserves lipidiques à l'échelle de la carrière de la femelle reproductrice. Cette représentation doit être cohérente avec la manière dont les mécanismes physiologiques sont rapportés et caractérisés dans la littérature à cette échelle là.

4.1.1.1. Forces motrices générant la trajectoire nutritionnelle d'équilibre chez la vache laitière

Dans l'approche téléonomique de Friggens et al. (2011) et Martin et Sauvant (2010a), la notion de trajectoire de référence (ou trajectoire potentielle) est sous-jacente à l'idée de courbes de potentiel (par exemple courbe de croissance ou de production laitière) qui définissent des performances cibles déterminées par un niveau génétique (niveau de performance sous dépendance d'une force motrice de nature génétique). Ainsi, la variation des réserves lipidiques sous le contrôle des nutriments vers des fonctions physiologiques prioritaires est orientée vers la réalisation d'un potentiel génétique. Ce cadre de représentation théorique a principalement été appliqué à la vache laitière mais sa généricité permet de le remobiliser sur d'autres types d'animaux tels que les vaches allaitantes.

Dans un environnement nutritionnel non contraignant, le potentiel laitier représente la principale force motrice à l'origine de la mobilisation postpartum des réserves corporelles chez la vache laitière. L'initiation de la gestation, associée à une diminution de la production laitière oriente la dynamique



(Friggens and Badsberg, 2007).

Figure 31 : Représentation de la construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre proposée chez la vache laitière par Friggens et Badsberg (2007)

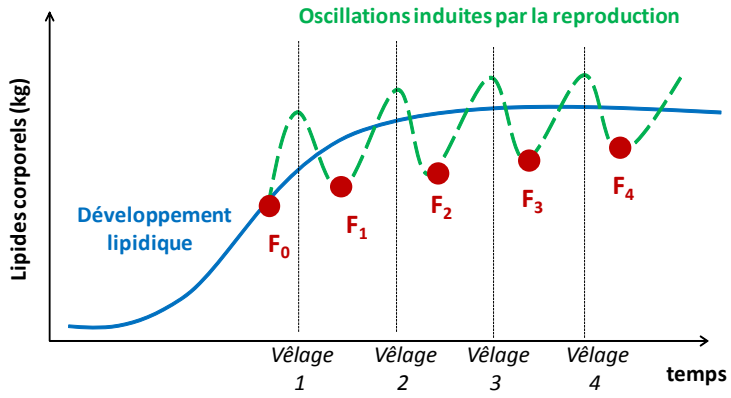


Figure 32 : Représentation schématique du développement lipidique et des oscillations induites par l'enchaînement des cycles de reproduction chez la vache laitière. La fécondation et le vêlage entraînent une reconstitution et une mobilisation des réserves lipidiques. F : Fécondation. D'après Friggens et al. (2004).

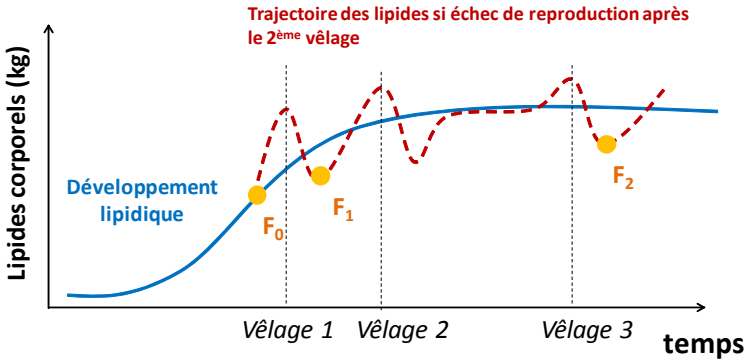


Figure 33 : Représentation de l'évolution des réserves lipidiques chez la vache laitière en cas d'échec de reproduction après le deuxième vêlage.

des réserves lipidiques vers une reconstitution des réserves qui permet de satisfaire les besoins du fœtus (Friggens, 2003). Selon Friggens et al. (2004), la fécondation est la force motrice de la dynamique de reconstitution des réserves lipidiques. Sur cette base de réflexion et comme illustré sur la figure 31, la trajectoire nutritionnelle de la vache laitière est représentée avec une mobilisation des réserves lipidiques du vêlage à la fécondation et une reconstitution des réserves de la fécondation au vêlage suivant (Friggens et Badsberg, 2007).

Représenter la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur le long terme suppose de considérer d'une part la période de croissance au cours de laquelle la force motrice correspond au développement de l'animal et oriente la partition des nutriments vers l'accrétion tissulaire, et d'autre part de considérer la période de vie productive au cours de laquelle la dynamique des réserves lipidiques est pilotée par les fonctions associées à la réussite de la reproduction (gestation, lactation).

4.1.1.2.Construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre

L'évolution du poids vif de l'animal est la résultante des variations quantitatives des dépôts protéique, d'eau, de lipides et de minéraux. La part des lipides dans le gain de poids s'accroît avec l'âge de l'animal (Robelin, 1986). Toutefois dans le cas d'un animal adulte à l'entretien, le poids vif ne variant pas, la quantité de réserves lipidiques est considérée comme stable. Ainsi, la courbe représentant l'évolution de la quantité de réserves lipidiques d'un animal qui, après sa phase de croissance, serait en permanence à l'entretien est une courbe classique de croissance associée à un seuil maximal. Cette courbe sera appelée «courbe de développement lipidique» et correspond au développement lipidique d'une vache à l'entretien.

Suite à la première fécondation, la dynamique des réserves lipidiques, induite par les forces motrices associées aux fonctions de gestation puis de lactation, entre en jeu. Le poids et le développement lipidique sont alors modulés en lien avec l'enchaînement des stades physiologiques de l'animal. Ainsi au schéma de développement lipidique pour l'entretien se superposent des oscillations dont le rythme est conditionné par la réussite de la reproduction (Figure 32).

4.1.1.3.Cas d'un échec de reproduction

En l'absence de fécondation après le vêlage, la femelle n'ayant pas de besoin spécifique pour la production, le niveau des réserves lipidiques correspond au niveau de réserves cibles pour une femelle à l'entretien. La trajectoire nutritionnelle s'ajuste à la courbe de développement lipidique (Figure 33).

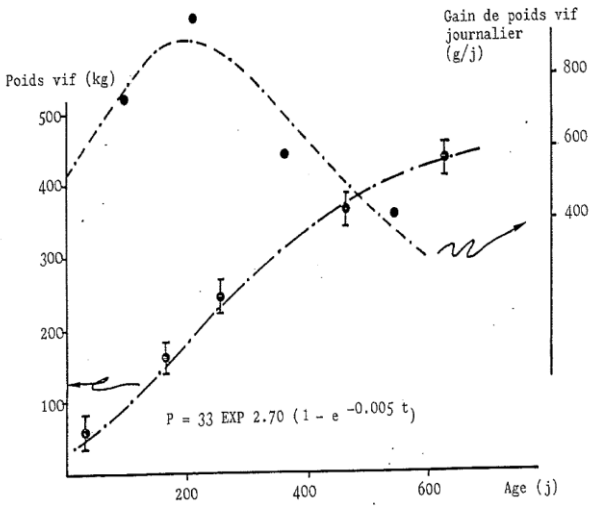


Figure 34 : Ajustement de la croissance pondérale des animaux à une courbe de Gompertz. Les points représentent des points moyens calculés à partir de données bibliographiques combinant des mâles et femelles de plusieurs races (Robelin, 1986).

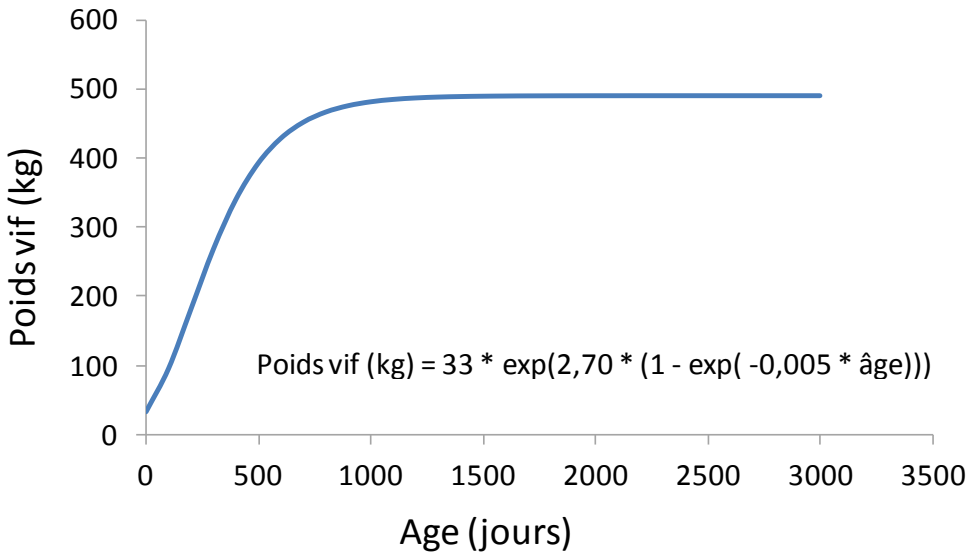


Figure 35 : Représentation générique de l'évolution du poids vif en fonction de l'âge selon l'équation de Robelin (1986).

4.1.1.4.Représentation conceptuelle de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre chez la vache allaitante

La notion de trajectoire nutritionnelle d'équilibre, développée chez la vache laitière, peut être adaptée à la vache allaitante. Cela suppose un calibrage spécifique de cette trajectoire compte tenu de l'importance relative des forces motrices associées à la lactation et à la gestation qui diffère sensiblement de celle observée chez la vache laitière haute productrice (Petit et Gueguen, 1980).

Chez la vache allaitante, le poids adulte n'est atteint qu'entre 6 et 8 ans. Le gain de poids total entre le 1er et le 4ème vêlage peut varier de 80 à 120 kg lorsque les conditions alimentaires ne sont pas contraignantes. Environ la moitié de ce gain est réalisé entre le premier et le deuxième vêlage (Petit et Gueguen, 1980). Robelin (1986) représente l'évolution du poids vif pendant la phase de croissance par une fonction de Gompertz ajustée sur des points expérimentaux (Figure 34). Cette fonction est considérée par l'auteur comme donnant une description réaliste de l'évolution du poids en fonction de l'âge sur une période de temps longue et semble appropriée aux bovins.

D'après l'ajustement de la croissance pondérale réalisé par Robelin (1986), l'évolution de poids vif en fonction de l'âge est représentée sur la figure 35.

- *Spécificités de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre chez la vache allaitante*

Comme l'indique la figure 10 dans l'analyse bibliographique (paragraphe 2.1.1), la dynamique des réserves lipidiques chez la vache allaitante semble différente de celle de la vache laitière. Comme pour la vache laitière, la gestation et la lactation sont des forces motrices qui vont orienter le sens de variation des réserves lipidiques chez la vache allaitante au cours du cycle de production. A la différence de la vache laitière, les besoins énergétiques de gestation et de lactation sont relativement faibles par rapport aux besoins d'entretien (Petit et Gueguen, 1980). Ceci se traduit par des amplitudes de variations du niveau des réserves lipidiques autour de la trajectoire de développement lipidique plus faibles que celles observées chez la vache laitière haute productrice, en particulier en début de lactation. Chez la vache laitière, la dynamique de mobilisation des réserves lipidiques semble principalement associée au vêlage et paraît ensuite être tirée par la dynamique de production laitière. Chez la vache allaitante, la dynamique est en apparence différente.

La dynamique d'évolution des réserves adipeuses observées sur la figure 10 (paragraphe 2.1.1) rend compte d'une mobilisation qui débute avant vêlage chez la vache allaitante, au cours du dernier tiers de gestation puis les réserves se stabilisent durant les premières semaines postpartum. Une telle dynamique peut s'expliquer par la capacité d'ingestion des vaches qui décroit en fin de gestation du fait du développement du fœtus et devient minimale autour du vêlage (Petit et Gueguen, 1980; Sinclair et Agabriel, 1998). De ce fait, la fin de gestation peut être associée chez la vache allaitante à une période de sous-alimentation relative du fait de la capacité d'ingestion limitée des animaux. Après le vêlage, l'ingestion augmente progressivement pour atteindre un maximum aux alentours de 2-3 mois de lactation (Petit et Gueguen, 1980). La mobilisation des réserves lipidiques peut se poursuivre légèrement après le vêlage en raison des besoins pour l'allaitement du veau. Cependant, ceux-ci étant relativement faibles et la capacité d'ingestion augmentant progressivement, le bilan énergétique de la femelle devient positif assez rapidement après le vêlage, permettant une stabilisation puis une reconstitution des réserves. Le délai entre le vêlage et le début de reconstitution des réserves est certainement plus long chez les primipares comparé aux multipares en raison des besoins de croissance toujours présents chez ces animaux (Freetly et al., 2006) et de leur capacité d'ingestion plus faible (Petit et Gueguen, 1980). Ce délai dépend également de la présence du veau. En effet, la dépendance du veau à la femelle va influencer le moment où le bilan énergétique redevient positif, permettant à la femelle de reconstituer ses réserves. Plus la dépendance du veau est forte, plus l'intervalle vêlage – reconstitution des réserves est long. Par exemple, le gain moyen quotidien pendant les 3 premiers mois de lactation est supérieur chez des vaches ayant une tétée par jour (0,04 ± 0,20 kg/j), comparée à celles ayant deux tétées (-0,11 ± 0,16 kg/j) ou un allaitement *ad libitum* (-0,13 ± 0,25 kg/j). Dans le même sens, la NEC à la fin des trois premiers mois de lactation pour les vaches tétées 1 fois par jour (2,68 ± 0,21) est significativement supérieure à celles ayant un allaitement *ad libitum* (2,55 ± 0,16). Les vaches avec 2 tétées par jour étant intermédiaires (2,56 ± 0,16 ; Álvarez-Rodríguez et al., 2010).

4.1.1.5.Principes associés à la modélisation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre pour la vache allaitante

Considérant le cadre théorique de l'approche téléonomique et des trajectoires nutritionnelles proposées par (Friggens et al., 2011), il apparaît nécessaire de souligner qu'à certains moments du cycle de production, la capacité d'ingestion peut moduler l'expression des forces motrices associées à la gestation et à la lactation. Ainsi, en fin de gestation, alors que la force motrice tend à favoriser la reconstitution des réserves lipidiques, la dynamique résultante peut être inversée du fait d'une capacité d'ingestion limitée.

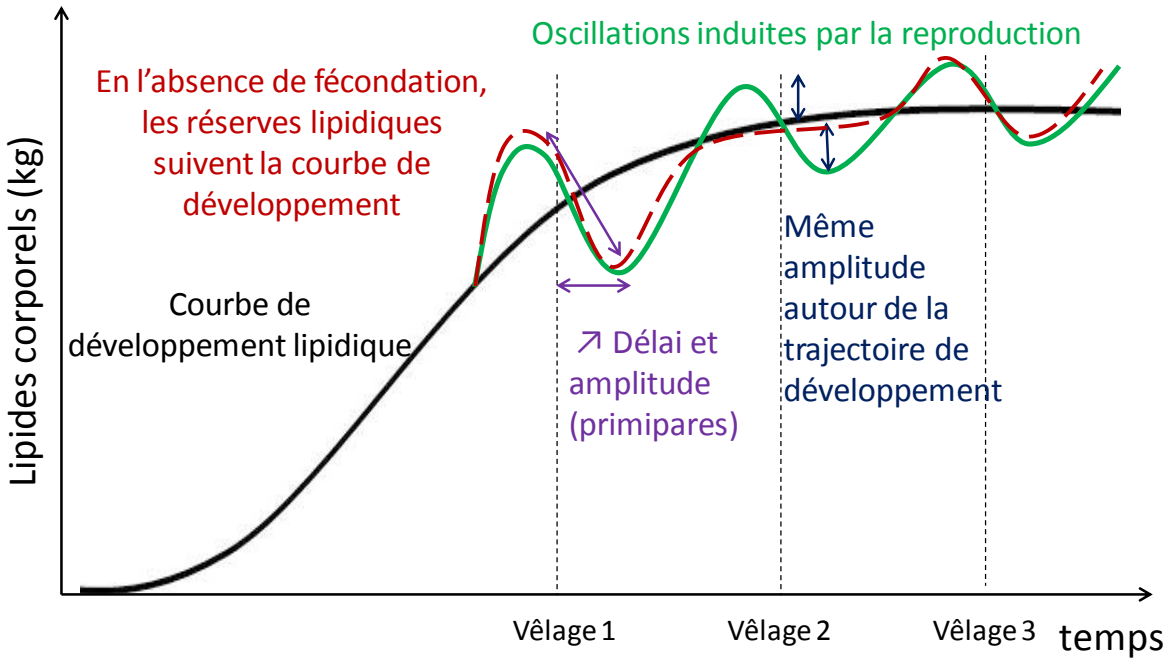


Figure 36 : Proposition de représentation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et hypothèses associées.

Afin de préciser la représentation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, l'hypothèse formulée est que l'amplitude des oscillations de part et d'autre de la trajectoire de développement est symétrique. Contrairement à ce qui a été rapporté chez la vache laitière (Macdonald et al., 2008), aucune étude dans celles recensées n'a montré une augmentation de l'amplitude de mobilisation avec l'âge chez la vache allaitante. Une mobilisation supérieure chez les primipares pourrait être envisagée, compte tenu de leurs besoins de croissance (Freetly et al., 2006) et de leur plus faible capacité d'ingestion (de 15 à 20 % plus faible que celle des multipares ; Agabriel et Petit, 1987). Álvarez-Rodríguez et al. (2010) comparent des primipares et des multipares tétées *ad libitum*. Les états corporels au vêlage 2,57 ± 0,23 et 2,49 ± 0,12 pour les multipares et primipares respectivement ne sont pas significativement différents (P = 0,22). Par contre à 3 mois postpartum, l'état corporel des primipares (2,45 ± 0,10) est significativement plus faible que celui des multipares (2,55 ± 0,16 ; P=0,03). La production laitière n'étant pas différente entre les lots, cette différence d'état d'engraissement est attribuée à la parité. Par conséquent, la mobilisation postpartum est légèrement supérieure chez les primipares.

Les principes retenus pour la représentation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre chez la vache allaitante sont les suivants (Figure 36).

- La dynamique d'évolution des réserves lipidiques pendant la phase de croissance est similaire à celle du poids vif,
- Il y a une absence de variation des quantités de lipides corporels chez la vache adulte à l'entretien,
- Des cycles de mobilisation et de reconstitution des réserves lipidiques sont induits par la réussite de la reproduction et sont associés à l'enchaînement des fonctions de gestation et de lactation. Ces cycles donnent lieu à des oscillations des quantités de lipides autour d'une trajectoire de développement lipidique qui caractérise l'évolution des quantités de lipides chez une vache qui resterait à l'entretien après la phase de croissance,
- Les oscillations des quantités de lipides autour de la trajectoire de développement lipidique se caractérisent chez la vache allaitante par un début de mobilisation des réserves lipidiques en fin de gestation,
- L'intervalle entre le vêlage et le début de reconstitution des réserves est modulé par la présence plus ou moins forte du veau et par la parité,

- L'amplitude de mobilisation postpartum est légèrement supérieure chez les primipares comparées aux multipares en raison des besoins de croissance et d'une capacité d'ingestion plus faible,
- L'amplitude de variation des lipides autour de la trajectoire de développement lipidique est considérée comme similaire pour une mobilisation et pour une reconstitution,
- Ce schéma de reconstitution et de mobilisation des réserves lipidiques se répète à chaque nouvelle gestation. En cas d'échec de fécondation, les réserves lipidiques tendent vers la trajectoire de développement jusqu'à la fécondation suivante.

4.1.2. Composante environnementale de l'évolution des réserves corporelles

Lors d'une contrainte nutritionnelle, la quantité de nutriments disponible est répartie entre les différentes fonctions, selon un ordre de priorité relative lié au stade physiologique de la vache au moment où a lieu la contrainte (Puillet, 2010). Les réserves lipidiques servent de tampon à la disponibilité des nutriments issus de l'ingestion. Selon le type et le niveau de contrainte nutritionnelle, les réserves lipidiques sont stockées ou mobilisées afin de fournir l'énergie nécessaire à l'organisme pour assurer au mieux les différentes fonctions (Friggens et al., 2004). La trajectoire des réserves lipidiques induite par cette adaptation à l'environnement nutritionnel est définie par (Friggens et al., 2004) comme *« l'évolution des réserves lipidiques qui se produit en réponse à un environnement contraignant ».* La modification de l'évolution des réserves lipidiques pendant une contrainte nutritionnelle est appelée « déviation » de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

Friggens et al. (2004) rapportent l'existence d'un phénomène de compensation suite à une contrainte nutritionnelle. Cela permet le retour des réserves lipidiques vers la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Ce phénomène est représenté par l'existence d'une « force de rappel », qui attire en permanence les réserves lipidiques de l'animal vers la trajectoire nutritionnelle d'équilibre (Garnsworthy et Topps, 1982). Le niveau de mobilisation ou de gain nécessaire pour retrouver la trajectoire nutritionnelle d'équilibre dépend de l'écart entre les réserves actuelles et la trajectoire d'équilibre. Plus cet écart est important, plus la force de rappel est forte (Friggens, 2003). La force de rappel s'applique de l'arrêt de la contrainte nutritionnelle jusqu'à ce que les réserves lipidiques soient au même niveau que celui de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, si aucune autre contrainte nutritionnelle n'intervient entre temps.

La trajectoire d'évolution des réserves lipidiques qui résulte d'un environnement nutritionnel contraignant est appelée trajectoire adaptative. Sur un cycle de production, la trajectoire adaptative

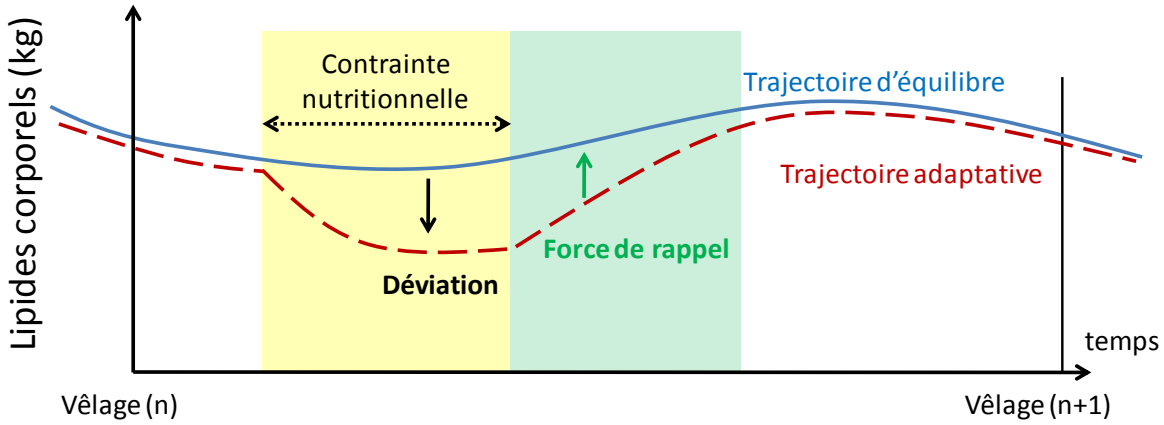


Figure 37 : La trajectoire adaptative représente l'évolution des réserves lipidiques avant, pendant et après la contrainte nutritionnelle jusqu'au retour à la trajectoire d'équilibre.

correspond à l'évolution des réserves lipidiques avant, pendant et après la contrainte nutritionnelle (Figure 37).

Une contrainte nutritionnelle engendre une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, c'est-à-dire que les réserves sont stockées ou mobilisées selon le type et le niveau de la contrainte. Pendant la contrainte, la trajectoire adaptative correspond à l'écart entre la trajectoire d'équilibre et la déviation induite par la contrainte. Par conséquent, la dynamique des réserves lipidiques de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre liée à l'enchaînement des stades physiologiques se retrouve dans la trajectoire adaptative. Une même contrainte n'engendrera pas la même trajectoire adaptative si elle a lieu lorsque la trajectoire d'équilibre est sur une tendance de reconstitution ou de mobilisation des réserves lipidiques.

4.2.Représentation de la performance de reproduction

4.2.1. Performance de reproduction d'équilibre

Friggens et al. (2011) rapportent que dans un objectif d'évolution de l'espèce, la trajectoire nutritionnelle d'équilibre a pour but de maximiser la fitness, c'est-à-dire la contribution de l'individu à la génération future, par la transmission des gènes à travers la fonction de reproduction. Par ailleurs, selon Friggens et al. (2007), à partir du moment où l'on considère que la trajectoire nutritionnelle d'équilibre est pilotée par la génétique, il est cohérent de considérer que les oscillations des réserves lipidiques qui lui sont associées n'affectent ni la santé, ni la fonction de reproduction de la femelle. Ainsi, en l'absence de contrainte nutritionnelle, la performance de reproduction attendue est celle de la moyenne de la population. Cette affirmation est pertinente pour des animaux peu sélectionnés, mais doit être reconsidérée pour des vaches à haut potentiel génétique, telles que les vaches laitières hautes productrices. En effet, la sélection génétique réalisée pour augmenter la production laitière a dégradé la performance de reproduction (Cutullic, 2010). Ainsi, la trajectoire nutritionnelle d'équilibre des vaches hautes productrices permet une production laitière élevée mais ne garantit pas une performance de reproduction normale.

La vache allaitante n'étant pas un animal à haut potentiel laitier, l'hypothèse selon laquelle la trajectoire nutritionnelle d'équilibre permet une performance de reproduction moyenne (qualifiée de normale) est retenue dans ce travail.

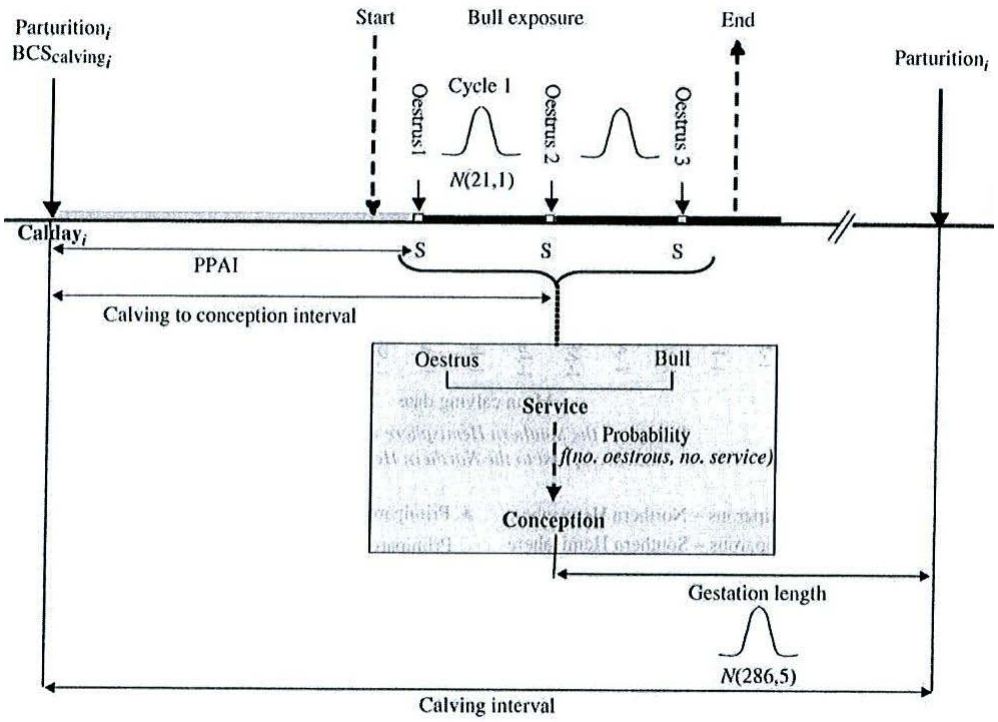


Figure 38 : Représentation de l'enchaînement des différentes étapes du processus d'élaboration de la performance de reproduction d'équilibre, lorsque l'environnement nutritionnel n'est pas contraignant. PPAI : Intervalle vêlage-reprise de cyclicité ; S : Saillie; (Blanc et Agabriel, 2008).

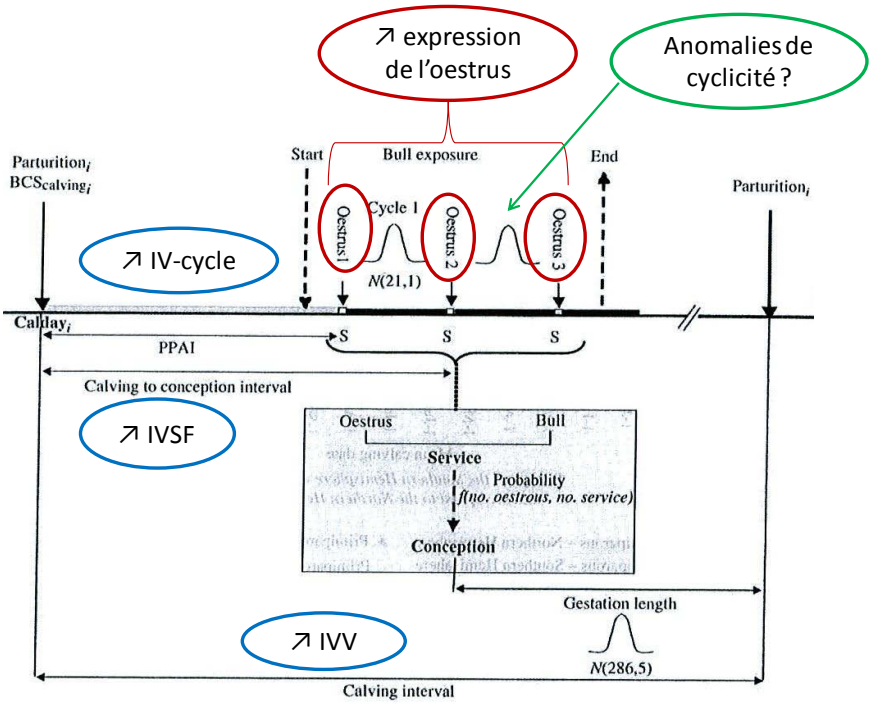


Figure 39 : Exemples de conséquences possibles d'une trajectoire nutritionnelle adaptative sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction : allongement de l'IV-cycle (intervalle vêlage-reprise de cyclicité), amélioration de l'expression de l'œstrus, occurrence d'anomalies de cyclicité, allongement des intervalles vêlage-saillie fécondante (IVSF), vêlage-vêlage (IVV). D'après Blanc et Agabriel (2008).

Comme nous l'avons démontré dans la partie bibliographique (chapitre 2), les études réalisées sur les relations entre les réserves lipidiques et la performance de reproduction présentent deux limites majeures. La première est le fait de ne pas considérer les réserves lipidiques en dynamique mais seulement à quelques points clés du cycle de production. La seconde est de se focaliser sur un nombre restreint de composantes de la performance de reproduction, l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum et la fertilité ayant été les plus étudiés. Compte tenu des objectifs de ce travail, une approche dynamique est nécessaire et suppose de représenter les différentes étapes du processus d'élaboration de la performance de reproduction (Blanc et Agabriel, 2008). Ce processus correspond à l'enchaînement d'états reproductifs successifs par lesquels passe la femelle (acyclique, cyclique, gestante). Le passage d'un état à l'autre nécessite la réalisation de l'état précédant (Blanc et Agabriel, 2008; Brun-Lafleur, 2011; Oltenacu et al., 1980). Différentes variables sont identifiées pour caractériser chacun des états reproductifs et rendre compte de sa contribution à la réussite de la reproduction ainsi que du temps nécessaire à la réalisation de cet état. La figure 38 propose une représentation du processus d'élaboration de la performance de reproduction d'une vache en situation nutritionnelle non contraignante que nous qualifierons de performance de reproduction d'équilibre.

Cette représentation de la performance de reproduction permet d'identifier les différents états reproductifs successifs par lesquels passe la femelle. Elle permet également d'y associer les différentes composantes qui sont susceptibles d'être affectées par le niveau et/ou la variation des réserves lipidiques en cas d'environnement nutritionnel contraignant.

4.2.1.1.Performance de reproduction adaptative

Lorsque la vache est soumise à une voire plusieurs périodes de contrainte nutritionnelle, la trajectoire des réserves lipidiques résultante est une trajectoire adaptative. Les déviations par rapport à la trajectoire d'équilibre sont susceptibles d'avoir des effets sur une ou plusieurs composantes de la performance de reproduction et d'induire des réponses de type « délai » ou de type « échec ». Les effets de la trajectoire nutritionnelle adaptative sur les différentes composantes de la performance de reproduction n'étant pas tous bien connus, une synthèse des effets identifiés dans l'analyse bibliographique (chapitre 2) sur les intervalles vêlages-reprise de cyclicité, vêlage-fécondation et vêlage-vêlage, ainsi que les effets les plus controversés sur d'autres composantes telles que l'expression de l'œstrus ou la présence d'anomalies de cyclicité a été réalisée (Figure 39).

L'intervalle vêlage-reprise de cyclicité est allongé par un état d'engraissement faible au vêlage, résultant d'une perte d'état en fin de gestation (Diskin et al., 2003; Lalman et al., 1997; Sanz et al., 2004; Wright et al., 1987).

L'analyse de la bibliographie révèle des résultats contrastés concernant l'effet d'une contrainte nutritionnelle sur l'expression de l'œstrus. Certains auteurs montrent une amélioration de l'expression de l'œstrus en cas de restriction nutritionnelle postpartum (Blanc et al., 2010; Cutullic et al., 2011), tandis que d'autre ne montrent aucun effet (Lents et al., 2008), voire un effet inverse (Flores et al., 2007; Lopez-Gatius et al., 2003). De tels résultats laissent toutefois envisager l'existence d'une relation entre réserves lipidiques et expression de l'œstrus. Nous avons donc fait le choix d'intégrer cette composante dans la représentation de la relation entre la fonction de nutrition et la fonction de reproduction dans notre modèle.

Concernant la cyclicité, il ressort de notre analyse bibliographique que les effets de la nutrition sur l'incidence d'anomalies de cyclicité ont essentiellement été réalisés chez la vache laitière (Opsomer et al., 2000). Les travaux révèlent notamment l'effet de sous-alimentations sévères sur les dynamiques endocriniennes de l'axe hypothalamus-hypophyse-ovaire, qui affectent la croissance folliculaire et peuvent induire des interruptions de cyclicité (Butler, 2003).

L'intervalle vêlage-fécondation quant à lui, résulte de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité, de la normalité des cycles, de l'expression de l'œstrus (et de sa détection) mais aussi d'un critère de fertilité qui résulte d'échecs potentiels associés à la fécondation (Ledoux et al., 2011). L'approche retenue dans notre démarche de modélisation n'étant pas mécaniste, nous avons choisi de rendre compte du risque de non fécondation de façon stochastique, en associant à chaque saillie une probabilité de fécondation. Compte-tenu des travaux précédents réalisés chez la vache allaitante (Blanc et Agabriel, 2008) et chez la vache laitière (Friggens et Labouriau, 2009), nous avons considéré une probabilité de fécondation qui dépend du numéro de l'œstrus. Nous n'avons pas inclus dans le modèle de lien direct entre trajectoire nutritionnelle et probabilité de fécondation en raison du niveau d'approche retenue (top down et long terme) et du choix associé de ne pas représenter les mécanismes physiologiques sous-jacents. En revanche le lien entre réserves lipidiques et probabilité de fécondation est tout de même pris en compte à travers la durée de l'anoestrus postpartum et l'expression de l'œstrus. La probabilité de fécondation au premier œstrus dépend de la durée de l'anoestrus postpartum (Blanc et Agabriel, 2008) qui est elle-même influencée par la dynamique des réserves lipidiques. La probabilité de fécondation à chaque œstrus dépend également de la qualité d'expression de l'œstrus et la nature des signes exprimés (Cutullic et al., 2006; Freret et al., 2011).

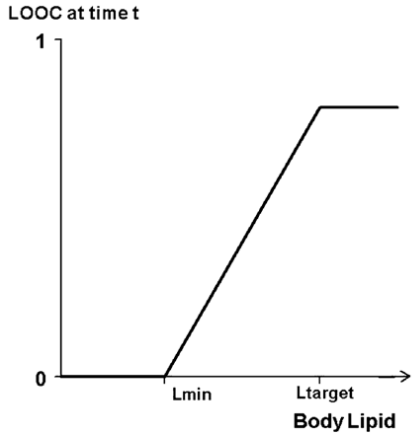


Figure 40 Représentation de l'évolution de la probabilité de reprise de cyclicité (LOOC) selon le niveau de réserves lipidiques chez la vache laitière. L_{target} : quantité de réserves lipidiques optimale pour la conception ; L_{min} : quantité minimale en dessous de laquelle la probabilité de reprise de cyclicité devient nulle (Friggens, 2003).

Dans le modèle, la durée de gestation n'est pas influencée par la dynamique des réserves lipidiques, compte tenu de la robustesse de cette composante dont la durée est peu variable (Coutard et al., 2007).

4.3. Représentation des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction

Afin de pouvoir proposer une représentation des effets de la trajectoire nutritionnelle adaptative sur les différentes composantes de la performance de reproduction, plusieurs concepts développés chez la vache laitière ont été remobilisés.

4.3.1. Notion de seuils de réponse

L'effet d'une contrainte nutritionnelle sur les différents paramètres de la performance de reproduction dépend de l'intensité de la contrainte que l'on définit comme la combinaison entre la durée et l'amplitude de la contrainte.

Dans le cadre de représentation que nous avons retenu dans notre travail, la variation de lipides corporels résultant des effets combinés de la trajectoire d'équilibre et d'une contrainte nutritionnelle détermine le niveau de lipides à tout moment du cycle de production. Friggens (2003) introduit la notion de seuils de réserves lipidiques dans la représentation qu'il propose de la relation entre trajectoire de lipides et probabilité de reprise de cyclicité postpartum (Figure 40). Sur cette représentation, la quantité de lipides optimale (L_{Target}) pour la reprise de cyclicité postpartum correspond à un seuil au-delà duquel un accroissement de la quantité de lipides corporels n'induit plus aucune amélioration de la reprise de cyclicité postpartum. La probabilité de reprise de cyclicité est alors à sa valeur maximum. Lorsque l'animal subit une contrainte nutritionnelle et que les réserves lipidiques sont inférieures à ce seuil, la probabilité de reprise de cyclicité diminue linéairement avec la diminution de la quantité de réserves lipidiques. Enfin, lorsque la quantité de réserves lipidiques passe en deçà d'un seuil minimal (L_{min}), la probabilité de reprise de cyclicité devient nulle (Figure 40).

Cette représentation suppose que lorsque la quantité de lipides est inférieure à la quantité optimale (L_{target}), la reprise de cyclicité reste possible mais la probabilité diminue et lorsque l'écart devient trop important, la reprise de cyclicité ne se produit plus, il y a alors une rupture de la fonction de reproduction.

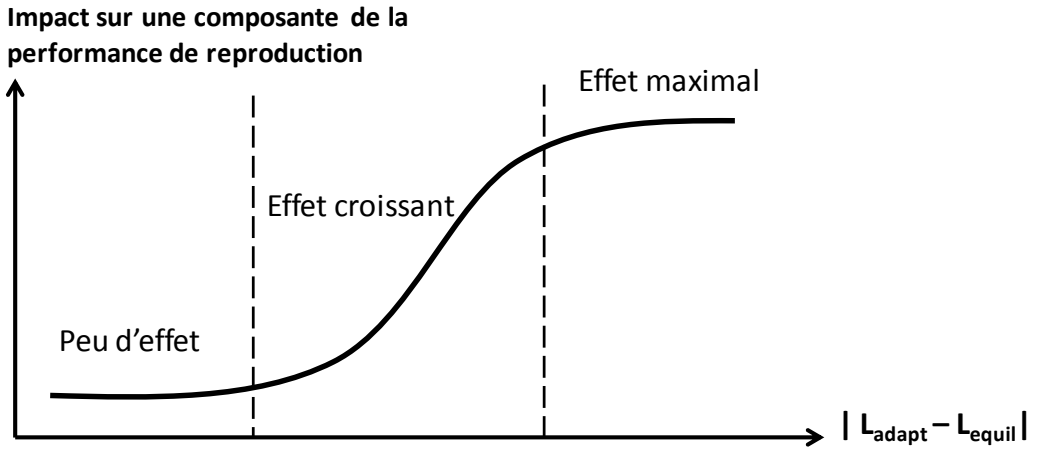


Figure 41 : Représentation de l'impact des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur une composante de la performance de reproduction. L_{adapt} : quantité de réserves lipidiques de la trajectoire adaptative ; L_{equil} : quantité de réserves lipidiques de la trajectoire d'équilibre.

Cette représentation se focalise sur un exemple de sous-alimentation, avec un effet de la quantité de lipides sur la probabilité de reprise de cyclicité qui n'existe que lorsque la quantité de réserves lipidiques devient inférieure au seuil optimal (L_{target}). Cette représentation peut être adaptée en considérant que la quantité de réserves lipidiques qui permet d'atteindre le niveau de performance optimal (L_{target}) est celui associé à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Dans ce cas, le raisonnement consiste à identifier l'effet de l'écart entre les trajectoires nutritionnelles adaptative et d'équilibre sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. La littérature rapporte une sensibilité accrue de la performance de reproduction des vaches primipares à des épisodes de sous-alimentation par rapport à des vaches multipares (Agabriel et Petit, 1987; Freetly et al., 2006). De ce fait, l'hypothèse formulée est que les niveaux de déviations entre les trajectoires adaptative et d'équilibre qui induisent une dégradation de la performance de reproduction par rapport au niveau optimal sont plus faibles pour les primipares que pour les multipares. Cette notion de seuils doit être reliée à la dynamique d'évolution des réserves et par conséquent à la notion de mémoire de l'animal. En effet, à un instant donné, pour un même niveau de déviation, selon la dynamique des réserves lipidiques de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre (dynamique de mobilisation *vs*. dynamique de reconstitution), l'effet de la contrainte nutritionnelle n'induira pas la même trajectoire adaptative. Par conséquent, l'effet sur les composantes de la performance de reproduction sera différent.

La figure 41 propose une représentation de l'impact des déviations affectant la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur les différentes composantes de la performance de reproduction. Cette représentation suggère que pour chaque composante de la performance de la reproduction :

- une légère déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre aura peu d'effet sur cette composante,
- à partir d'un certain seuil, l'augmentation de la déviation aura un effet croissant sur la composante de la performance de reproduction,
- au-delà d'un seuil de déviation maximum, une augmentation de la déviation n'entraînera plus d'effet sur la composante de la performance de reproduction considérée. A partir de ce seuil maximum, l'animal sera considéré en situation de rupture, c'est-à-dire que l'enchaînement des états reproductifs n'est plus réalisé (absence de reprise de cyclicité, absence d'expression de l'œstrus…). Dans ce cas, le résultat de la performance de reproduction est une absence de gestation.

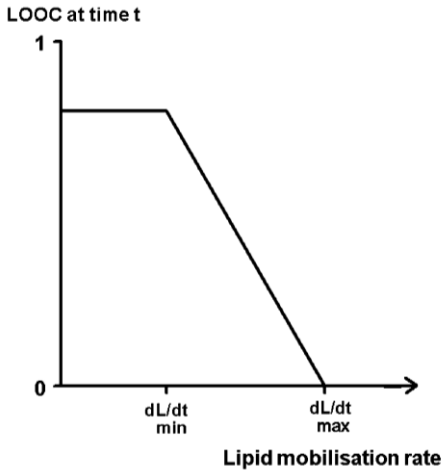


Figure 42 : Représentation de l'effet du taux de mobilisation postpartum des réserves lipidiques sur la probabilité de reprise de cyclicité chez la vache laitière. dL/dt min et dL/dt max représentent les taux de mobilisation minimal et maximal entre lesquels la probabilité de reprise de cyclicité postpartum (LOOC) à un temps donné est dégradée (Friggens, 2003).

Dans cette représentation, nous supposons que l'impact sur la réponse reproductive d'une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre peut être positif (amélioration de la composante considérée) ou négatif (dégradation de la composante considérée). Le sens de cet effet sur chacune des composantes de la performance de reproduction étant à calibrer à partir de données. Les niveaux minimum, maximum, la pente ainsi que les seuils de déviation entraînant un changement de niveau de la réponse reproductive sont également à quantifier pour chaque composante de la performance de reproduction. Enfin, cette représentation tient compte du niveau de déviation, c'est-à-dire de l'écart entre les trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative. Il s'agit d'un écart en termes de quantité de réserves lipidiques à un instant t.

4.3.2. Prise en compte de la dynamique : effet de la variation des réserves lipidiques sur les composantes de la performance de reproduction

Afin de pouvoir tenir compte de la dynamique des réserves lipidiques, l'effet de la variation des réserves lipidiques sur les différentes composantes de la performance de reproduction doit également être étudié. En effet, Cavestany et al. (2009) ainsi que Dunn et Moss (1992) rapportent que de manière générale, la performance de reproduction est sensible à un effet combiné du niveau de réserves lipidiques et de son évolution au cours du temps. La formalisation de l'effet du niveau de réserves lipidiques ayant été présentée dans le paragraphe précédent, seul l'effet de la variation des réserves lipidiques, puis de la combinaison entre les effets du niveau et de la variation des réserves lipidiques sur les composantes de la performance de reproduction sont développés ci-dessous.

Tout comme pour la quantité de réserves lipidiques, Friggens (2003) propose de caractériser l'effet de la mobilisation des réserves lipidiques en période postpartum sur la reprise de cyclicité en considérant deux seuils : un taux de mobilisation maximale (dL/dt_{max}), au-delà duquel, la reprise de cyclicité est impossible et donc la probabilité de reprise de cyclicité et nulle, et un taux de mobilisation minimal (dL/dt_{min}), en dessous duquel la probabilité de reprise de cyclicité est certaine (Figure 42). Dans le cadre de notre approche, ce seuil de mobilisation minimale correspond à celui observé sur la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Entre ces seuils minimum et maximum de mobilisation des réserves lipidiques, la probabilité de reprise de cyclicité évolue linéairement avec le taux de mobilisation (Figure 42). Les seuils de mobilisation varient au cours du temps postpartum conjointement à la dynamique des réserves lipidiques associée à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Lorsque le taux de mobilisation est inférieur à celui défini par la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, alors la composante de la réponse reproductive n'est pas affectée par la variation de

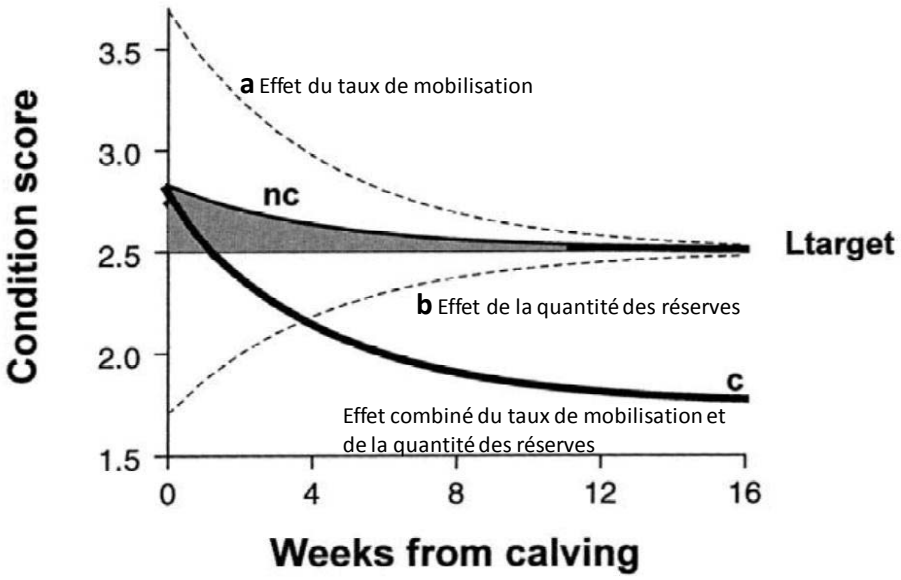


Figure 43 : Représentation de trois situations de contraintes nutritionnelles par rapport à une situation d'équilibre où la probabilité de reprise de cyclicité sera affectée soit par le taux de mobilisation des réserves (a), soit par la quantité de réserves (b), soit par les deux (c). Ltarget : NEC cible, nc : non compromis = mobilisation observée dans un environnement nutritionnel non contraignant). Adapté de Friggens (2003).

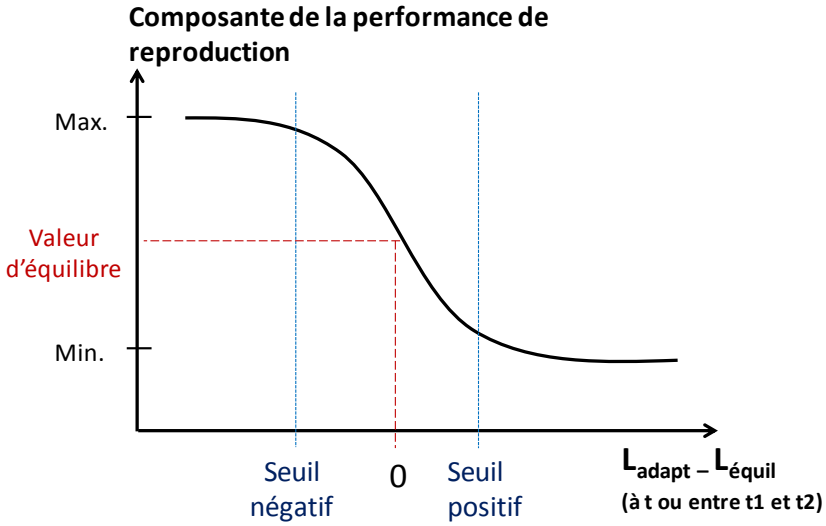


Figure 44 : Représentation de l'effet de l'écart entre le niveau des réserves lipidiques de la trajectoire adaptative et celui définit par la trajectoire d'équilibre (L_{adapt}-L_{equil}) sur une composante de la performance de reproduction. La valeur d'équilibre correspond à une absence d'écart entre les trajectoires. Les seuils positif et négatif correspondent aux seuils à partir desquels une augmentation de l'écart n'a plus d'effet sur la composante de la performance de reproduction.

lipides. Au contraire, lorsque le taux de mobilisation est supérieur à celui de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, la probabilité de reprise de cyclicité est dégradée.

Il est possible que la réponse reproductive soit uniquement affectée par le niveau de réserves lipidiques ou par le taux de mobilisation. Il existe cependant des cas où les composantes de la performance de reproduction sont sensibles à la fois au niveau et à la variation des réserves lipidiques. Il s'agit de situations où la femelle présente une quantité de réserves lipidiques inférieure et un taux de mobilisation supérieur à ceux de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Ces trois situations sont représentées dans la figure 43.

Ces représentations justifient l'importance de raisonner en écart par rapport à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. En effet c'est l'écart entre la trajectoire adaptative induite par une contrainte nutritionnelle et la trajectoire d'équilibre qui détermine si la probabilité de reprise de cyclicité est affectée ou non et par quelle(s) variable(s) nutritionnelle(s). Le raisonnement et la représentation ont été réalisés sur la probabilité de reprise de cyclicité mais mériteraient d'être élargis à l'ensemble des composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction.

En ajoutant à cette représentation l'effet du sens de déviation (sur ou sous alimentation) sur les différentes composantes de la performance de reproduction, la figure 44 peut être proposée. Chaque composante de la performance de reproduction varie entre des valeurs minimales (Min) et maximales (Max.). Lorsque la dynamique des réserves lipidiques correspond à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, la valeur de la composante de la performance de reproduction est à sa valeur d'équilibre. Un écart positif correspond à une suralimentation, et indique que la trajectoire adaptative est supérieure à la trajectoire d'équilibre. Un écart négatif correspond à une sous-alimentation et indique que la trajectoire adaptative est inférieure à la trajectoire d'équilibre. Lorsque l'écart entre les trajectoires devient négatif cela engendre une augmentation de la valeur de la composante de la performance de reproduction. Lorsque l'écart entre les trajectoires atteint le seuil d'écart négatif, l'augmentation de l'écart entre les trajectoires n'a plus d'effet sur la composante de la performance de reproduction. Inversement, en cas de suralimentation, la composante de la performance de reproduction diminue avec l'augmentation de l'écart entre les trajectoires. A partir du seuil d'écart positif, l'augmentation de l'écart n'a plus d'effet sur la composante de la performance de reproduction.

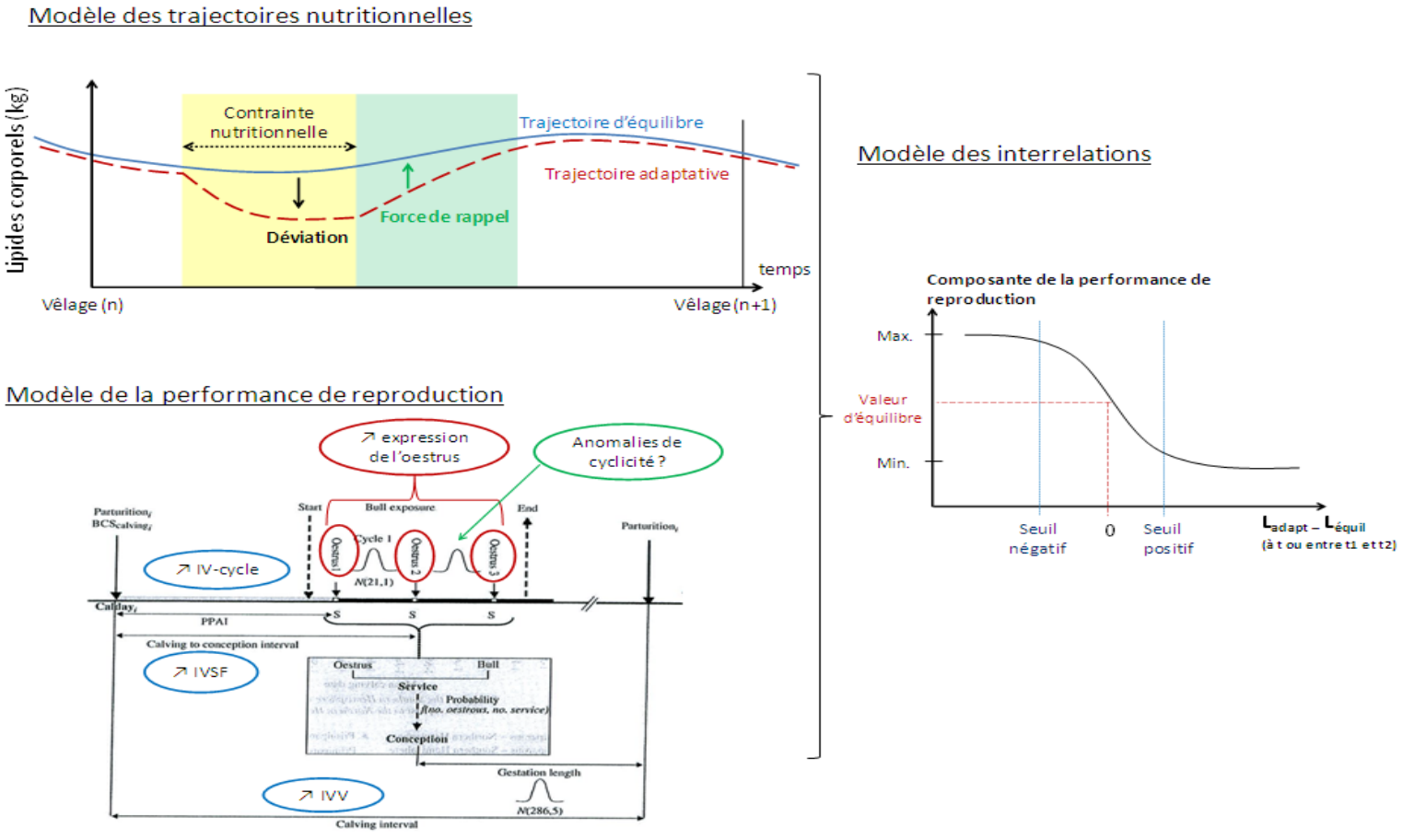


Figure 45 : Modèle conceptuel des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et performance de reproduction chez la vache allaitante

L'effet des réserves lipidiques sur la performance de reproduction a été représenté à l'aide d'une loi de réponse de type sigmoïde qui décrit globalement une diminution de la valeur de la composante de la performance de reproduction en fonction de l'écart entre la trajectoire adaptative et la trajectoire d'équilibre. Cependant, ces écarts n'indiquent pas obligatoirement le stockage ou la mobilisation des réserves lipidiques. En effet, l'écart entre trajectoires induit par la contrainte est à repositionner par rapport à la dynamique des réserves de la trajectoire d'équilibre. Par exemple, une femelle sous-alimentée en début de gestation peut constituer des réserves mais à un niveau moindre qu'une vache nourrie selon les besoins. Ainsi, la trajectoire adaptative est en dessous de la trajectoire d'équilibre mais les deux présentent une dynamique de constitution de réserves lipidiques. Sur la base du cadre théorique proposé par Friggens (2003) et portant sur la probabilité de reprise de cyclicité postpartum, nous considérons pour l'ensemble des composantes de la performance de reproduction que nous avons identifié précédemment l'existence d'un seuil (seuil positif) à partir duquel l'augmentation de l'écart entre les trajectoires adaptative et d'équilibre n'a plus d'effet sur la composante de la performance de reproduction et un seuil (seuil négatif) à partir duquel, la valeur de la composante de la performance de reproduction considérée est à son maximum. Ce schéma est générique aux différentes composantes de la reproduction, bien que des valeurs élevées peuvent traduire une amélioration (ex : expression de l'œstrus) ou une dégradation (ex : intervalle vêlage-reprise de cyclicité) des composantes de la performance de reproduction.

Cette représentation met en évidence :

- Qu'au-delà du seuil positif, la composante de la performance de reproduction se stabilise à son minimum et au-delà du seuil de déviation négatif, elle se stabilise à son maximum,
- Entre ces seuils, une augmentation de la restriction entraîne une augmentation de la valeur de la composante considérée,
- La variable nutritionnelle peut être soit un écart de quantité de réserves lipidiques à un instant t, soit un écart de variation de lipides sur une période de temps déterminée (ici entre t1 et t2), soit une combinaison entre un niveau et une variation de lipides.

4.4. Construction du modèle conceptuel

Compte tenu des éléments présentés précédemment, le schéma conceptuel des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et constitution de la performance de reproduction est constitué de 3 sous-ensembles (Figure 45).

- Un sous-modèle des trajectoires nutritionnelles qui intègre les notions présentées précédemment de trajectoire nutritionnelle d'équilibre et trajectoire adaptative,
- Un sous-modèle de la performance de reproduction qui représente les différentes composantes de l'élaboration de la performance de reproduction et leurs modifications éventuelles en cas de contrainte nutritionnelle,
- Un couplage des deux sous-modèles qui représente les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction à travers l'effet de l'écart entre les trajectoires nutritionnelles sur les composantes de la performance de reproduction. Cet effet est représenté soit à travers un effet de quantité de réserves lipidiques à un instant t, soit à travers l'effet d'un écart de variation de lipides sur une période de temps, soit à travers un effet combiné du niveau et de la variation des lipides.

→ La première partie de ce travail a permis de proposer une représentation de l'évolution des réserves lipidiques en situation alimentaire non contraignante, appelée trajectoire nutritionnelle d'équilibre puis en situation contraignante appelée trajectoire adaptative. Une représentation de la performance de reproduction d'équilibre est également proposée puis adaptée lors d'une déviation de la contrainte nutritionnelle. Enfin, l'effet d'une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur les différentes composantes de la performance de reproduction est formalisé à l'aide de lois de réponse théoriques afin de représenter les interrelations entre fonctions. Ces représentations sont combinées pour constituer le modèle conceptuel des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et performance de reproduction.

5. Modélisation des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative

L'objectif de cette partie est d'acquérir des données expérimentales permettant de modéliser la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et les trajectoires adaptatives induites par des contraintes nutritionnelles.

Pour quantifier la dynamique des réserves lipidiques en situation d'équilibre, des données de réserves corporelles ont été acquises sur des animaux placés en situation nutritionnelle non contraignante, stable et maîtrisée. Ces conditions sont vérifiées dans les études expérimentales de génétique animale qui se déroulent à l'unité expérimentale de Bourges, où le milieu est fixé pour laisser les génotypes s'exprimer. Par conséquent ces données ont été utilisées.

Dans le modèle conceptuel, la trajectoire nutritionnelle d'équilibre est définie comme la trajectoire des réserves lipidiques d'un animal placé dans un environnement nutritionnel non contraignant et donc nourrit selon ses besoins. Les vaches sur lesquelles les données ont pu être acquises étaient nourries selon les recommandations alimentaires. Par conséquent, la trajectoire nutritionnelle d'équilibre ne représente pas la trajectoire génétique des réserves lipidiques d'un animal placé dans un environnement nutritionnel non contraignant, mais celle induite par les recommandations alimentaires. Celles-ci ont été déterminées expérimentalement comme le niveau alimentaire minimum à apporter pour qu'il n'y ait pas d'impact sur la production laitière et sur la reproduction (Petit, 1988). Cette différence entre l'approche conceptuelle et sa quantification mérite d'être précisée mais n'influence pas le raisonnement ni la démarche mise en place. Afin d'appréhender les conséquences d'une augmentation de la fréquence et/ou de l'intensité des périodes de restrictions alimentaires sur la performance de reproduction, il est d'autant plus intéressant de se positionner par rapport à la situation actuelle, c'est-à-dire une situation où les animaux d'élevage sont nourris selon les recommandations alimentaires.

5.1. Construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre

5.1.1. Présentation des données

Les femelles Charolaises (n=72) nées en 2005 et 2006 avec un premier vêlage en 2008 ou 2009 ont été suivies jusqu'en 2011. Les vêlages s'étalaient entre février et avril. Les données de poids vifs, et NEC disponibles entre 2005 et 2011 ont été utilisées pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre en période de croissance et lors des différentes lactations. Les données de reproduction

Tableau 1 : Dates moyennes de vêlage par année et rang de lactation.

	2008		2009		2010		2011	
	n	**Moyenne (± sd)**	**n**	**Moyenne (± sd)**	**n**	**Moyenne (± sd)**	**n**	**Moyenne (± sd)**
V1	26	09/02 (± 15)	33	11/02 (± 15)		/		/
V2		/	26	25/02 (± 18)	33	03/03 (± 17)		/
V3		/		/	26	26/02 (± 21)	19	01/03 (± 16)
V4		/		/		/	12	02/03 (± 18)

(date de vêlage, d'œstrus, d'IA et diagnostique de gestation) disponibles entre 2008 et 2011 ont permis de quantifier la performance de reproduction moyenne par lactation. Sur les 72 femelles de la base de données, 12 ont eu un échec de reproduction et 1 a eu un premier vêlage tardif, avec un âge au vêlage supérieur à la moyenne des 72 femelles plus 3 fois l'écart-type. Ces 13 animaux n'ont pas été inclus dans l'analyse des données. Cette analyse porte donc sur les 59 femelles restantes, suivies sur 2 (n=14), 3 (n=33) ou 4 (n=12) lactations successives et dont les dates moyennes de vêlage sont présentées dans le tableau 1.

5.1.2. Analyse des données pour la construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre

Les quantités de lipides ont été estimées à partir des poids et des notes d'état. Afin de construire une trajectoire, les lipides ont été dans un premier temps estimés sur la période de croissance puis sur la période de vie productive (enchaînement des différentes lactations). Pour cette deuxième période, différentes méthodes d'ajustement ont été testées.

5.1.2.1.Construction de la trajectoire en phase de croissance

L'estimation des lipides a été faite sur la période de croissance, de la naissance à environ -90 jours avant le premier vêlage. Le modèle de croissance établit par Robelin et Daenicke (1980) a été choisi, afin d'estimer les lipides à partir des données de poids vifs.

Le poids vif vide a été estimé à partir des poids vifs ou des poids corrigés du poids du fœtus et des annexes. Les poids corrigés ont été estimés à partir de l'équation 1 (Bereskin et Touchberry, 1967). Les poids vifs vides ont été estimés avec l'équation 2 (Robelin et Daenicke, 1980).

$$\textbf{Eq 1}: \text{Poids du foetus et annexes} = (\exp(-6{,}4331027 + 1{,}728121 * \ln(\text{stade de gestation}))) * \text{poids naissance du}\frac{\text{veau}}{37{,}8} - 2{,}43 + \text{poids naissance du veau} * \left(\exp\left(2{,}7484 * \left(1 - \exp(0{,}00487 * (286 - \text{stade de gestation}))\right)\right)\right)$$

$$\textbf{Eq 2}: \text{PVV(kg)} = \exp(c0 + c1 * \ln(poids\ vif))$$

La quantité de lipides est estimée à partir du poids vif vide selon l'équation 3 (Robelin et Daenicke, 1980).

$$\textbf{Eq 3}: \text{Lipides (kg)} = \exp(b0 + b1 * \ln(PVV) + b2 * \ln(PVV)^2)$$

Tableau 2 : Effectifs utilisés par lactation dans la première méthode d'analyse des données.

Période	n
Lactation 1	51
Lactation 2	33
Lactation 3	45
Lactation 4	12

Les paramètres c0, c1, b0, b1 et b2 dépendent des poids vifs, poids vifs vides et quantités de lipides en début et en fin de période. Le calcul du poids vif vide nécessite de connaître le contenu digestif.

La part du contenu digestif dans le poids vif augmente de 1 à 23% entre la naissance et 4 mois puis diminue jusqu'à atteindre 10% à l'âge adulte. Par conséquent, la période de croissance est divisée en deux sous-périodes : de la naissance à 4 mois et de 4 mois à 90 jours avant le premier vêlage. Les poids initiaux et finaux sont calculés sur l'ensemble des 59 vaches et sont de 46 kg à la naissance, 161 kg à 4 mois et 675 kg à la fin de la période. Les parts des contenus digestifs et quantités de lipides sont celles rapportées par Robelin (1986). Les contenus digestifs sont de 1% à la naissance, 23% à 4 mois et 13% à la fin de la période de croissance. Les pourcentages de lipides sont de 6% à la naissance, 5% à 4 mois et 14% en fin de période.

Les lipides ont ainsi été estimés pour chaque animal sur ces deux périodes afin de construire la trajectoire nutritionnelle en période de croissance.

5.1.2.2. Trajectoire nutritionnelle en période productive

Le terme de lactation fait référence à l'intervalle entre deux vêlages. Trois ajustements différents ont été testés pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre : i) un ajustement moyen lactation par lactation (méthode 1), ii) un ajustement moyen sur des lactations successives (méthode 2), iii) aucun ajustement (méthode 3 : travail à partir des trajectoires individuelles).

5.1.2.2.1. Ajustement lactation par lactation : méthode 1

Afin de pouvoir reconstituer une trajectoire, il est nécessaire d'avoir des données suffisamment fréquentes. Nous avons retenu le seuil de 4 NEC par lactation pour identifier une dynamique. Par conséquent, seules les lactations pour lesquelles il y a au moins 4 NEC sont retenues. Les effectifs conservés sont précisés dans le tableau 2.

Dans un premier temps, les lipides de chaque animal sur la période de lactation ont été estimés en utilisant le modèle *Compocow* (Garcia et Agabriel, 2008), qui nécessite d'avoir pour un même stade postpartum, un poids et une NEC. Les mesures de poids étant plus fréquentes que celles des notes, la formation d'un couple (poids ; NEC) à même stade postpartum n'a pas toujours été possible. Afin de tenir compte de l'ensemble des données de poids, les NEC manquantes ont été estimées sur chaque lactation.

L'estimation des NEC a été réalisé par un ajustement sur l'ensemble des animaux de la lactation avec un modèle quadratique et un facteur aléatoire « individu » ou bien par lactation et par individu avec

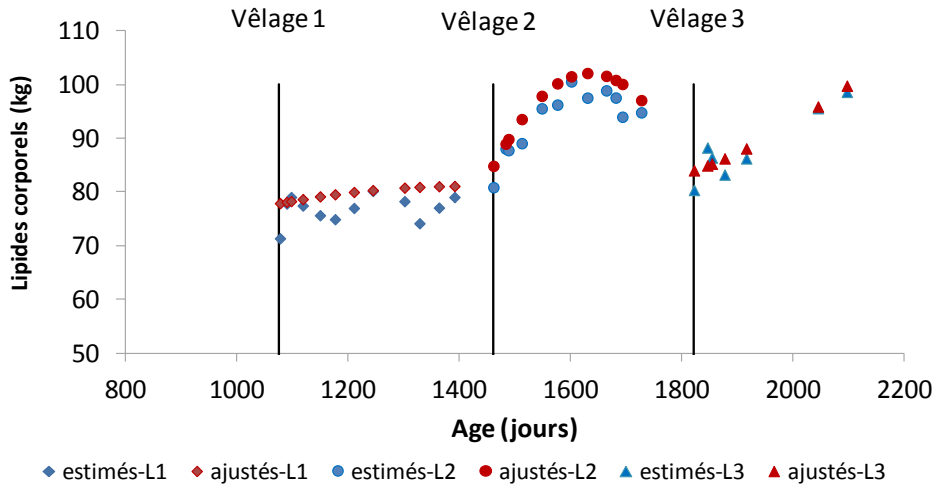


Figure 46 : Exemple de lipides estimés sur un animal en utilisant le modèle *Compocow* puis ajustés par un modèle quadratique par lactation.

<u>Tableau 3</u> : Début et fin de périodes sur lesquelles les lipides sont estimés et les moyennes calculées.

	Age moyen début (jours)	Age moyen fin (jours)
Lactation 1 (n=51)	1079	1403
Lactation 2 (n=33)	1467	1716
Lactation 3 (n=45)	1819	2071
Lactation 4 (n=12)	2197	2444

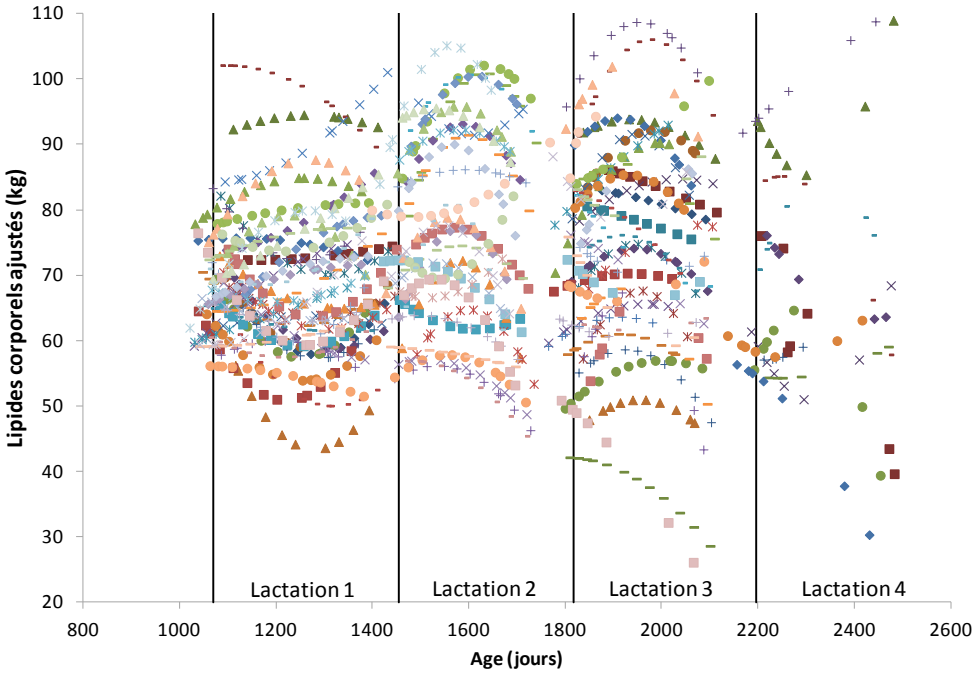


Figure 47 : Représentation des trajectoires individuelles de lipides.

un modèle linéaire ou quadratique en fonction du meilleur ajustement déterminé par le critère d'Akaike (Figure 46).

- L'ajustement par individu a été retenu pour permettre une estimation plus précise des quantités de lipides.
- Une fois ces notes estimées, les couples (poids ; NEC) ont été utilisés pour estimer les lipides à partir du modèle *Compocow*.

Dans ce modèle, le poids vif vide est estimé à partir du poids vif (Equation 4) et le pourcentage de dépôts adipeux totaux dans le poids vif vide est estimé à partir de la NEC (Equation 5). Le pourcentage de dépôts adipeux totaux est transformé en quantité de dépôts adipeux dans le poids vif vide (Equation 6) puis la quantité de lipides est estimée (Equation 7).

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \textbf{4}\text{: PVV (kg)} = \exp(c0 + c1 * \ln(poids\ vif)$$

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \textbf{5}\text{: DAT (\% PVV)} = 5{,}2124 * \exp\big(0{,}0114 * (17{,}2 * NEC + 23{,}4)\big)$$

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \textbf{6}\ \text{: DAT (kg)} = \frac{DAT\ (\%) * PVV}{100}$$

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \textbf{7}\text{: Lipides (kg)} = 1{,}1346 * DAT^{0{,}992}$$

Dans le modèle, les coefficients c0 et c1 varient selon l'âge et le format de la vache. Le poids corrigé moyen sur la première lactation est de 668 ± 71 kg variant de 524 kg à 960 kg. Afin de tenir compte de cette variabilité, un format « moyen » a été retenu pour l'ensemble de l'analyse des données de réserves corporelles.

- A partir des couples (âge, lipides) obtenus par individu et par lactation, un ajustement a été réalisé, en quadratique ou en linéaire, selon le meilleur ajustement obtenu par le critère d'Akaike.
- La période de lactation moyenne de l'ensemble des femelles est définie comme l'intervalle entre l'âge moyen en début et en fin de lactation calculés sur l'ensemble des individus pour la lactation concernée. Ainsi, les lipides ont été estimés sur les périodes présentées dans le tableau 3.
- A partir des ajustements obtenus pour chaque lactation de chaque animal, les lipides estimés sur les différentes périodes définies dans le tableau 3 sont représentés sur la figure 47.

Ce graphique met en évidence une variabilité entre individu, à la fois sur les quantités de lipides estimées mais aussi sur les dynamiques d'évolution au cours des différentes lactations. Afin d'obtenir

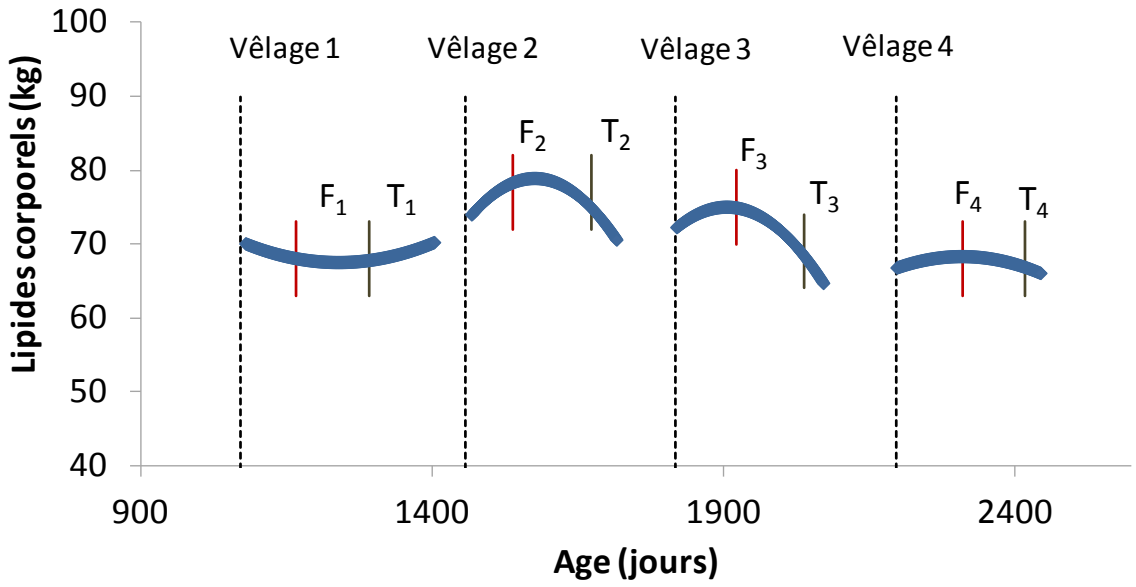


Figure 48 : Représentation des ajustements moyens par lactation des lipides estimés par le modèle *Compocow* (Les évènements de reproduction (V : vêlage ; F : fécondation ; T : tarissement) moyens sont repositionnés pour les 4 lactations.

une trajectoire standard représentative, une moyenne par lactation a été calculée à partir des lipides ajustés et les évènements de reproduction ont été repositionnés (Figure 48).

Cette méthode présente néanmoins quelques inconvénients qui sont les suivants :

- L'estimation des NEC manquantes par un ajustement induit une erreur, à laquelle vient s'ajouter l'erreur d'estimation des lipides due à l'utilisation du modèle *Compocow*. Les valeurs de lipides ainsi obtenues sont ensuite réajustées afin d'avoir une trajectoire moyenne obtenue à partir des différents individus. Il y a donc un cumul d'erreur pour obtenir la trajectoire des réserves lipidiques par lactation.

- L'ajustement des lipides par lactation pose problème puisqu'il n'y a pas le même effectif pour chaque lactation et que ce ne sont pas toujours les mêmes individus qui se retrouvent d'une lactation à l'autre. La démarche mise en œuvre aurait donc nécessité un plus grand nombre de données afin de s'affranchir de l'hétérogénéité des données et des erreurs induites par les estimations.

- Enfin, avec un ajustement lactation par lactation, il est délicat d'assurer la continuité entre les différentes lactations pour avoir une trajectoire sur l'ensemble de la période productive.

5.1.2.2.2. Ajustement sur des lactations successives : méthode 2

Seules les lactations pour lesquelles les NEC aux stades clés sont disponibles ont été retenues. Les stades clés sont le changement de régime alimentaire et le tarissement pour la lactation 1 et le vêlage, le changement de régime alimentaire et le tarissement pour les lactations suivantes.

Avec ces critères, aucun animal ne dispose des données sur les 4 lactations successives. Seuls les animaux pour lesquels les données sont disponibles sur les trois premières lactations ont été retenus (n=17). Les lipides ont été estimés à partir des couples (poids ; NEC). Cette méthode, contrairement à la précédente, permet de s'affranchir de l'erreur d'estimation des NEC. Les NEC ont été associées à la pesée avec une tolérance de ± 30 jours et avec pour objectif de former un maximum de couples (poids ; NEC). Ainsi, les NEC n'ont pas obligatoirement été associées à la pesée la plus proche mais ont pu être associées à une pesée relativement proche (± 30 jours) si cela permettait de former un couple (poids ; NEC) supplémentaire.

→ Par exemple, la pesée effectuée à 1837 jours est associée à la note réalisée à 1831 jours (écart de 6 jours). La pesée faite à 1859 jours est associée à la note faite à 1837 jours (écart de 22 jours).

Tableau 4 : Stades postpartum moyens pour les différents évènements de reproduction pour les 17 animaux retenus.

INRA	F1	F2	F3	T1	T2	T3	IVV1	IVV2
66825	80	81	131	222	220	222	349	362
66832	116	69	121	220	219	227	402	356
66844	97	72	132	225	221	224	384	361
66846	73	102	/	221	216	228	359	394
66850	109	60	125	223	216	224	399	358
66853	105	69	105	223	216	225	388	362
66855	78	69	/	224	220	228	364	356
66859	93	76	123	222	220	222	383	362
66861	98	99	123	226	215	228	384	379
66862	126	77	102	223	215	222	408	366
66865	84	106	122	226	218	227	371	393
66871	84	84	/	223	218	226	368	373
66882	87	66	150	224	216	225	368	348
66885	106	80	127	222	220	223	397	368
66887	86	82	84	223	218	224	379	378
66888	141	42	116	225	221	222	422	328
66896	106	51	/	222	221	228	397	336
Moyenne	**98**	**76**	**120**	**223**	**218**	**225**	**384**	**364**
Ecart-type	**18**	**17**	**16**	**2**	**2**	**2**	**19**	**17**

V : Vêlage, F : Fécondation, T : Tarissement

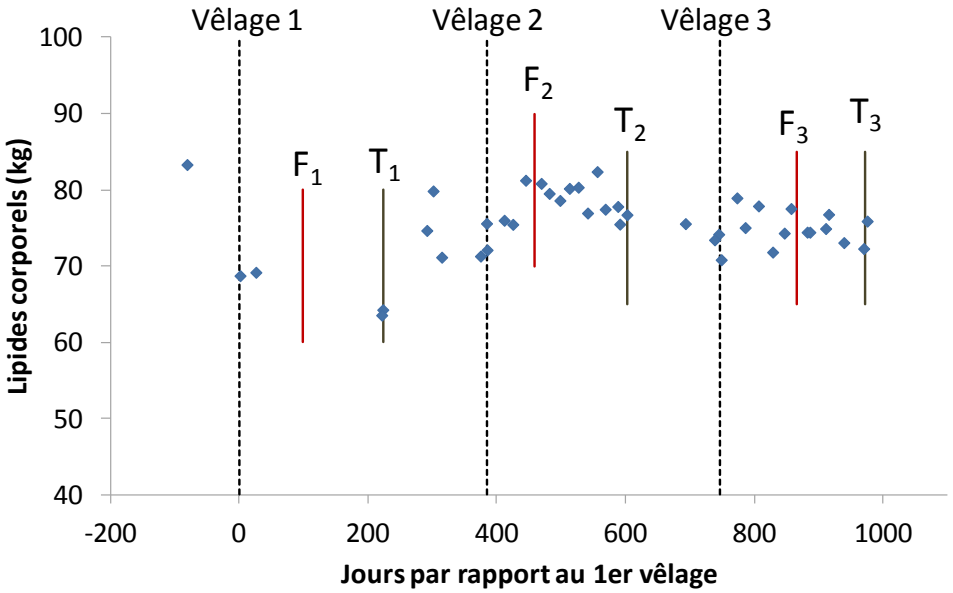


Figure 49 : Trajectoire moyenne obtenue à partir des données des 17 animaux. Les lipides ont été recalés au sein de chaque lactation. Seules les moyennes calculées avec au moins 4 données sont représentées. Les stades des évènements de reproduction (F : Fécondation, T : Tarissement) correspondent au stade moyen des 17 animaux.

Afin de minimiser les écarts, il aurait fallu associer le poids et la note faits à 1837 jours. Cependant, cela ne permettait pas d'utiliser la note faite à 1831 jours et engendrait une perte de données.

Cette méthode, plus rigoureuse puisqu'aucune valeur n'est estimée, engendre une perte de données car les dates de pesées et de notation ne correspondent pas systématiquement, même avec la tolérance accordée de ± 30 jours. Sur l'ensemble des lactations des 17 animaux, un écart moyen entre le stade de pesée et de notation de 2,2 jours a été observé (variant de -29 jours à +30 jours). Il y a en moyenne 7 valeurs de NEC par animal qui n'ont pas été utilisées (variant de 5 à 9).

Afin d'optimiser l'utilisation des données, une autre méthode a consisté à estimer les poids. Pour chaque lactation de chaque animal, toutes les NEC disponibles ont été conservées et les poids manquants pour avoir un couple (poids ; NEC) à même stade ont été estimés par interpolation linéaire. Cette méthode a permis d'avoir plus de couples (poids,NEC) nécessaires à l'estimation des lipides et ainsi de tracer une trajectoire d'évolution des lipides plus complète. Afin de vérifier que la méthode utilisant l'ensemble des NEC avec une estimation des poids manquants n'entraîne pas un biais important dans l'estimation des lipides, les écarts entre les lipides estimés avec ou sans l'interpolation des poids ont été calculés. Sur les 3 lactations des 17 animaux retenus (n = 317) un écart moyen de 1 ± 2,7 kg a été observé. L'écart étant relativement faible, la méthode utilisant toutes les NEC a été appliquée et les lipides ont été estimés par le modèle *Compocow*.

Les lipides de chaque individu ont ensuite été recalés au sein de chaque lactation par tranche d'âge d'environ 20 jours selon les données, afin d'avoir à la fois des données qui soient relativement proches tout en gardant un effectif suffisant pour calculer une moyenne. Les trois dernières données d'une lactation ont été reprises en tant que données prepartum de la lactation suivante dans l'objectif d'établir une continuité entre les différentes lactations. Une dynamique moyenne, reposant sur la moyenne des individus a été construite. Seules les moyennes calculées avec 1/4 des individus (soit 4 valeurs minimum sur les 17) ont été retenues. Le premier vêlage a été considéré comme point de départ, fixé à 0. Les vêlages suivants ont été repositionnés en calculant les IVV moyens de l'ensemble des animaux. Les fécondations et tarissements ont été repositionnés par rapport au vêlage (Tableau 4). La trajectoire obtenue est représentée sur la figure 49.

Exemple de repositionnement des évènements sur le graphique en relatif au 1er vêlage:

V2 = V1 + IVV1 = 384

F2 = V2 + moyenne du stade de F2 = 384 + 76 = 459

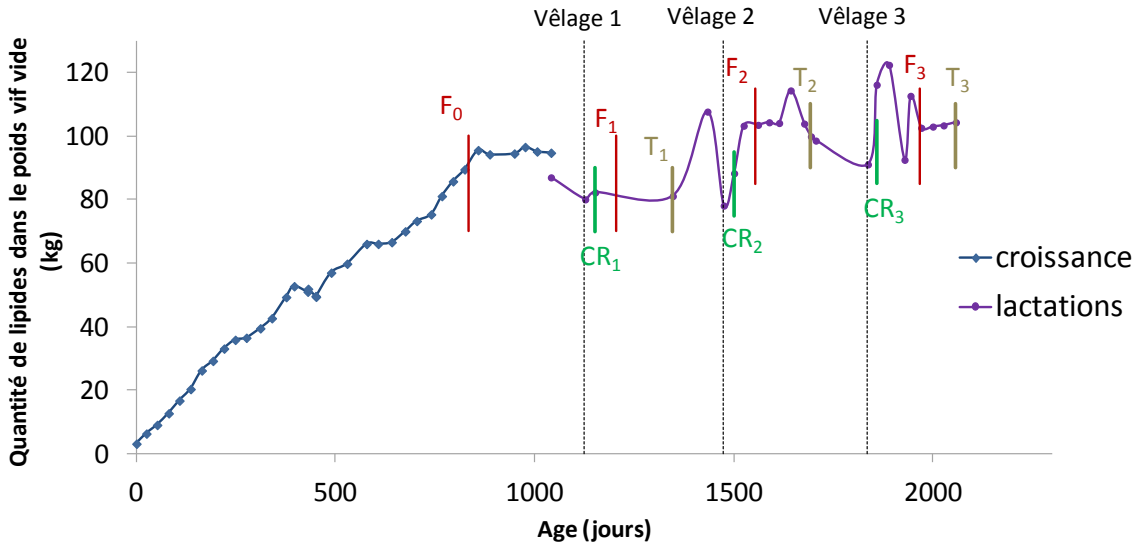


Figure 50 : Trajectoire d'évolution des lipides pendant la croissance et les 3 premières lactations pour l'animal 66825. Les lipides ont été estimés à partir du poids et avec le modèle de Robelin et Daenicke (1980) pour la période de croissance. Pour les lactations, le modèle *Compocow* (Garcia et Agabriel, 2008) est utilisé pour l'estimation des lipides. F : Fécondation ; CR : Changement de ration ; T: Tarissement.

Cette méthode est plus précise que la précédente dans la mesure où les NEC n'ont pas été estimées et où les lipides par lactation et par animal n'ont pas été ajustés. Cependant, le recalage des lipides par tranche d'âge afin de calculer une moyenne, demeure peu précis puisqu'il repose sur des plages d'environ 20 jours qui sont adaptées selon les données pour maximiser le nombre de données par plages afin de calculer les moyennes. Par conséquent, une troisième méthode a été testée.

5.1.2.2.3. Travail sur des données individuelles : méthode 3

Pour les 17 individus pour lesquels les données sont disponibles sur les phases de croissance, lactations 1, 2 et 3, les lipides ont été estimés à partir des couples (poids ; NEC) en utilisant toutes les NEC et en estimant les poids par interpolation linéaire. Les lipides ont été estimés en période de croissance puis sur les 3 lactations afin d'avoir les trajectoires individuelles complètes. Les évènements de reproduction ont été repositionnés (fécondations, tarissements, vêlages). La figure 50 représente un exemple de trajectoire individuelle de lipides (animal 66825) ainsi que les différents évènements qui ont lieu au cours des cycles de production (vêlages, changements de régime alimentaire, fécondations et tarissements). Les trajectoires des autres animaux retenus sont en annexe 1.

A partir des 17 trajectoires individuelles, nous avons identifié une tendance d'évolution des réserves lipidiques à l'échelle de la carrière de la femelle. Compte-tenu du faible effectif et de la variabilité des trajectoires, il a été nécessaire d'extrapoler les données obtenues par rapport aux connaissances biologiques retenues dans le modèle conceptuel. Ces trajectoires individuelles nous ont permis de valider les hypothèses du modèle conceptuel et de quantifier la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. La tendance d'évolution des réserves lipidiques identifiée à partir des 17 animaux a été validée avec les animaux pour lesquels les données étaient uniquement disponibles sur deux lactations (lactations 1 et 2 ou lactations 3 et 4).

Cette dernière méthode ne nécessitant pas d'ajustement a été retenue pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

5.2. Formalisation des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative

5.2.1. Formalisation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre

Compte-tenu des hypothèses présentées dans le modèle conceptuel, la modélisation de la trajectoire d'équilibre a été réalisée par la construction de 3 trajectoires qui représentent la

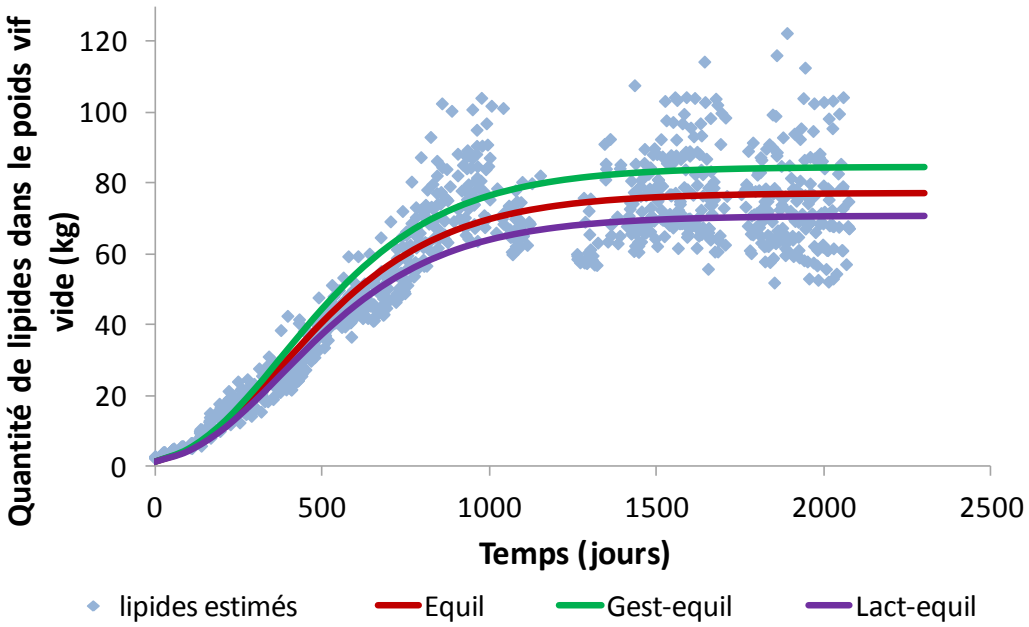


Figure 51 : Représentation des quantités de lipides individuelles estimées par le modèle *Compocow* et des ajustements réalisés pour formaliser la trajectoire de développement (equil), ainsi que les enveloppes d'oscillations maximale (gest-equil) et minimale (lact-equil).

trajectoire de développement lipidique (équil), et les enveloppes supérieure (gest-equil) et inférieure (lact-equil) entre lesquelles les réserves oscillent lors de l'enchaînement des cycles de production. L'enveloppe « gest-equil » correspond à la quantité de réserves lipidiques maximales que la vache atteint lorsqu'elle est en gestation et au contraire, l'enveloppe « lact-equil » correspond à la quantité de réserves lipidiques minimale de la vache en lactation.

La courbe de développement a été ajustée sur l'ensemble des données des 17 animaux retenus pour la construction de la trajectoire d'équilibre. L'ajustement a été fait avec le logiciel SAS en utilisant une équation de Gompertz (Equation 8).

$$\boldsymbol{Eq\ 8} : \text{equil (kg)} = 77{,}13 * \exp(-\exp(1{,}41 - 0{,}004 * \text{t})) \text{ où t est l'âge en jours}$$

L'amplitude entre ces courbes a été estimée à partir des 17 trajectoires individuelles disponibles par l'écart entre la valeur maximale atteinte en gestation et la valeur minimale atteinte sur la lactation suivante. Sur les 3 lactations des 17 animaux cet écart est de 15 ± 8 kg. Cette amplitude est répartie de part et d'autre de la trajectoire de développement (±7,5 kg). Ainsi, les équations pour les enveloppes de gestation et de lactation sont définies par les équations 9 et 10 respectivement.

$$\boldsymbol{Eq\ 9} : \text{gest} - \text{equil (kg)} = 84{,}63 * \exp(-\exp(1{,}41 - 0{,}004 * \text{t})) \text{ où t est l'âge en jours}$$

$$\boldsymbol{Eq\ 10} : \text{lact} - \text{equil (kg)} = 69{,}63 * \exp(-\exp(1{,}41 - 0{,}004 * \text{t})) \text{ où t est l'âge en jours}$$

Les quantités de lipides individuelles estimées sur les 17 animaux ainsi que les ajustements réalisés pour la trajectoire de développement et les enveloppes d'oscillations sont représentés sur la figure 51.

Afin de quantifier le temps de début de mobilisation des réserves lipidiques, les données des 17 animaux de Bourges ont été utilisées. L'intervalle entre le début de mobilisation et le vêlage a été calculé pour les 3 lactations des 17 animaux. Ces délais sont en moyenne de 92 ± 20 jours ; 75 ± 15 jours et 135 ± 44 jours pour les lactations 1, 2 et 3 respectivement. Cependant, compte-tenu de la variabilité des trajectoires observées, il a été difficile de quantifier précisément le moment de début de mobilisation prepartum des réserves lipidiques. Par rapport aux estimations réalisées précédemment, le démarrage de la mobilisation a été fixé à 90 jours avant vêlage.

La trajectoire d'équilibre est construite à partir de plusieurs équations définies sur les périodes de temps suivantes :

- Période 1 : Entre fécondation$_0$ et vêlage$_n$ - 90 j
- Période 2 : Entre vêlage$_n$-90 j et fécondation$_n$
- Période 3 : Entre fécondation$_n$ et vêlage$_{n+1}$ - 90 j

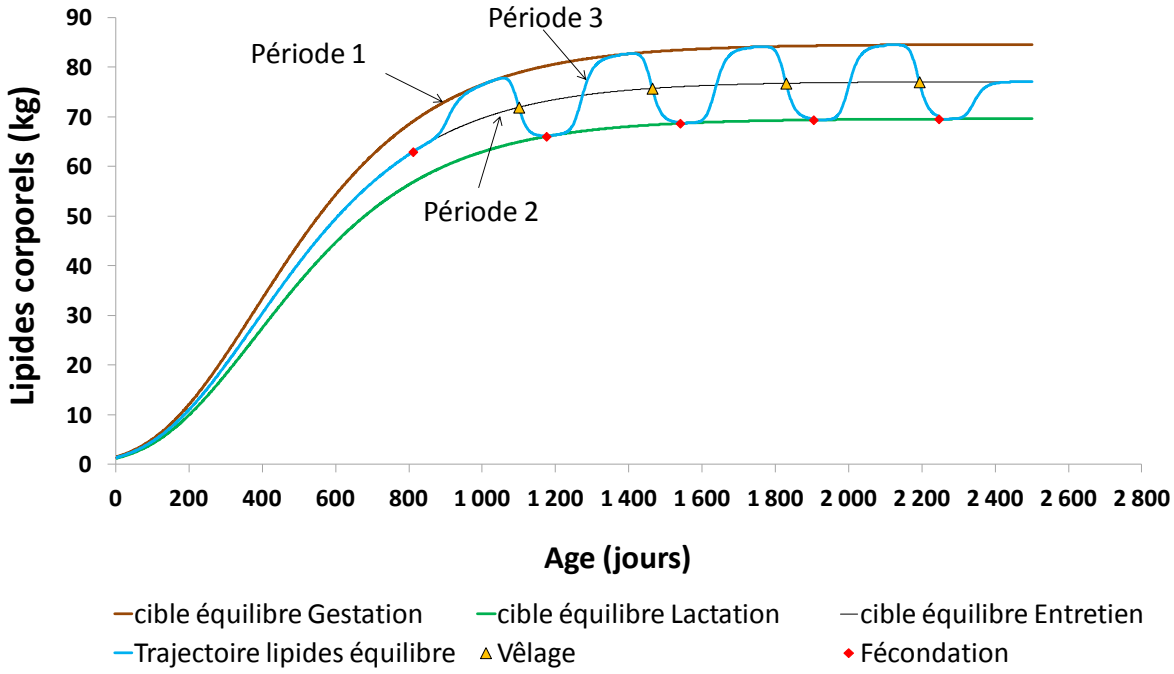


Figure 52 : Représentation de la courbe de développement, des enveloppes d'oscillations et positionnement des différentes périodes sur lesquelles différentes équations s'appliquent pour construire la trajectoire d'équilibre

Après le premier vêlage et sous condition d'une réussite à la reproduction, les périodes 2 et 3 s'enchaînent tout au long de la carrière productive de l'animal (Figure 52).

Ainsi, la trajectoire d'équilibre a été construite par une succession d'équations qui correspondent à une période. Les fonctions de Hill ont été retenues pour représenter la dynamique d'évolution des lipides, afin de pouvoir représenter des mobilisations ou des reconstitutions de lipides progressives au cours du temps. Les équations utilisées pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sont les suivantes :

Période 1 :

$$\boldsymbol{Eq\ 11}: \text{ : Trajectoire d'équilibre} = \mathrm{lipid}_{\mathrm{equil}} + \left(\mathrm{lipid}_{\mathrm{gest\ equil}} - \mathrm{lipid}_{\mathrm{equil}}\right) * \frac{\left(\frac{t - \mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1}}{\mathrm{t}_{\mathrm{inflex\ lip\ gest}\ 1} - \mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1}}\right)^{\mathrm{nmobPP}}}{\left(\left(\frac{\mathrm{lipid}_{\mathrm{gest\ equil}} - \mathrm{lipid}_{\mathrm{equil}}}{\left(\mathrm{lipid}_{\mathrm{equil}} + \frac{\mathrm{lipid}_{\mathrm{gest\ equil}} - \mathrm{lipid}_{\mathrm{equil}}}{2}\right) - \mathrm{lipid}_{\mathrm{equil}}} - 1\right)^{\frac{1}{\mathrm{nmobPP}}}\right)^{\mathrm{nmobPP}} + \left(\frac{t - \mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1}}{\mathrm{t}_{\mathrm{inflex\ lip\ gest}\ 1} - \mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1}}\right)^{\mathrm{nmobPP}}}$$

Période 2 :

$$\boldsymbol{Eq\ 12}: \text{ Trajectoire d'équilibre} = \mathrm{lipid}_{\mathrm{gest\ equil}} + \left(\mathrm{lipid}_{\mathrm{lact\ equil}} - \mathrm{lipid}_{\mathrm{gest\ equil}}\right) * \frac{\left(\frac{t - \left(\mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1} + \mathrm{duree}_{\mathrm{gestation}} - 90\right)}{\mathrm{t}_{\mathrm{inflex\ lip\ lact}\ 1} - \left(\mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1} + \mathrm{duree}_{\mathrm{gestation}} - 90\right)}\right)^{\mathrm{nconstPP}}}{\left(\left(\frac{\mathrm{lipid}_{\mathrm{lact\ equil}} - \mathrm{lipid}_{\mathrm{gest\ equil}}}{\mathrm{lipid}_{\mathrm{lact\ equil}} - \mathrm{lipid}_{\mathrm{equil}}} - 1\right)^{\frac{1}{\mathrm{nconstPP}}}\right)^{\mathrm{nconstPP}} + \left(\frac{t - \left(\mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1} + \mathrm{duree}_{\mathrm{gestation}} - 90\right)}{\mathrm{t}_{\mathrm{inflex\ lip\ lact}\ 1} - \left(\mathrm{time}_{\mathrm{fec}\,1} + \mathrm{duree}_{\mathrm{gestation}} - 90\right)}\right)^{\mathrm{nconstPP}}}$$

Période 3 :

$$\boldsymbol{Eq\ 13}: \text{Trajectoire d'équilibre} = \text{lipid}_{\text{lact equil}} + \left(\text{lipid}_{\text{gest equil}} - \text{lipid}_{\text{lact equil}}\right) * \frac{\left(\frac{t - \text{time}_{\text{fec}_2}}{\text{t}_{\text{inflex lip gest}_2} - \text{time}_{\text{fec}_2}}\right)^{\text{nmobPP}}}{\left(\left(\frac{\text{lipid}_{\text{gest equil}} - \text{lipid}_{\text{lact equil}}}{\left(\text{lipid}_{\text{lact equil}} + \frac{\text{lipid}_{\text{gest equil}} - \text{lipid}_{\text{lact equil}}}{2}\right) - \text{lipid}_{\text{lact equil}}} - 1\right)^{\frac{1}{\text{nmobPP}}}\right)^{\text{nmobPP}} + \left(\frac{t - \text{time}_{\text{fec}_2}}{\text{t}_{\text{inflex lip gest}_2} - \text{time}_{\text{fec}_2}}\right)^{\text{nmobPP}}}$$

Les variables de temps utilisées sont le temps de fécondation (time_fec) et les temps d'inflexion définis par les équations 14 et 15 pour les reconstitutions et les mobilisations de lipides respectivement de la lactation 1. Pour les lactations suivantes, les temps d'inflexion sont calculés de la même manière avec les temps de fécondation et de vêlage correspondants.

$$\boldsymbol{Eq\ 14}: \text{t}_{\text{inflex gest}_1} = \frac{\text{time}_{\text{fec}_1} + \left(\text{time}_{\text{fec}_1} + \text{duree}_{\text{gestation}} - 90\right)}{2}$$

$$\boldsymbol{Eq\ 15}: \text{t}_{\text{inflex lact}_1} : \text{time}_{\text{vel}_1}$$

Les paramètres nconstPP et nmobPP représentent les vitesses de reconstitution et de mobilisation et sont fixés à 7. Les valeurs ont été fixées manuellement afin de limiter les discontinuités entre équations et de garder une représentation fidèle aux hypothèses retenues dans le modèle conceptuel. L'amplitude de mobilisation des réserves lipidiques a été considérée comme similaire chez les primipares et les multipares, les données de Bourges n'ayant pas permis d'identifier des différences.

A partir de cette représentation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, les déviations sont représentées pour modéliser la trajectoire nutritionnelle adaptative.

5.2.2. Formalisation des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre

5.2.2.1. Définition des contraintes nutritionnelles

Les contraintes nutritionnelles ont été définies par 3 paramètres :

- un temps de début
- un temps de fin
- une intensité

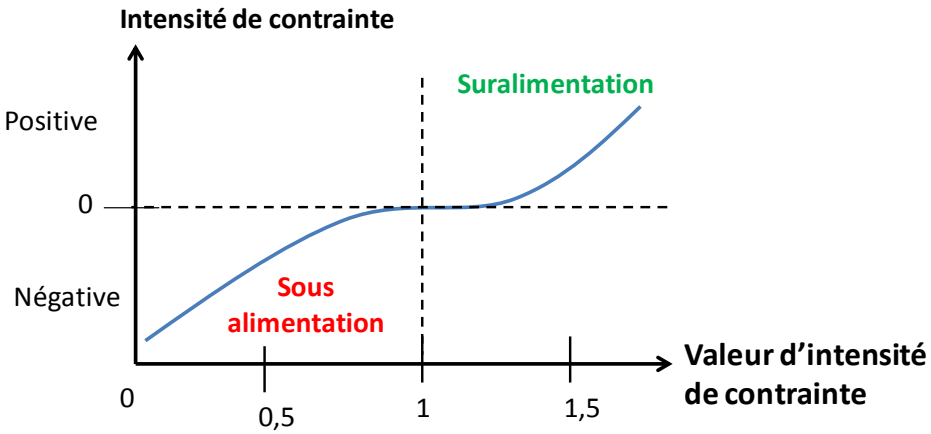


Figure 53 : Correspondance entre les valeurs d'intensité de contrainte entrées dans le modèle et la signification pratique.

L'intensité de contrainte permet d'indiquer le sens et l'amplitude de la contrainte (sous-alimentation *vs.* suralimentation), comme indiqué sur la figure 53.

Lorsque la valeur d'intensité de contrainte vaut 1, il n'y a pas de contrainte nutritionnelle et les réserves lipidiques correspondent à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Si la valeur est inférieure à 1, cela indique une sous-alimentation et inversement, si la valeur est supérieure à 1 cela indique une suralimentation. Pour un même type de contrainte (sous-alimentation ou suralimentation), plus la valeur d'intensité de contrainte augmente, plus la contrainte est importante.

5.2.2.1.Construction des déviations

Lorsqu'une contrainte est appliquée, au temps de début de contrainte les réserves lipidiques commencent à être déviées de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et attirée vers une cible. Lorsque la contrainte est une sous-alimentation les réserves sont attirées vers une cible minimale (min_reserves) et inversement, dans le cas d'une suralimentation, les réserves sont attirées vers une cible maximale (max_reserves). Une cible de réserves lipidiques minimales a été définie pour correspondre à environ une NEC de 0,5 et une cible maximale à été définie pour correspondre à une NEC de 4,5. On considère que la trajectoire de développement correspond à une NEC de 2,5 ce qui fait une amplitude de variation de ±2 points de note, soit 60 kg de lipides (Petit et Agabriel, 1993) pour construire les cibles minimale et maximale. Par conséquent, les équations de cibles sont définies dans les équations 16 et 17.

$$\boldsymbol{Eq\ 16}: \min - \text{reserves} = \ 17{,}13 * \exp(-\exp(1{,}41 - 0004 * \text{t}))$$

$$\boldsymbol{Eq\ 17}: \max - \text{reserves} = \ 137{,}13 * \exp\big(-\exp(1{,}41 - 0.004 * \text{t})\big)$$

Les déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre ont été représentées par des fonctions monomoléculaires. Cela permet de représenter une déviation progressive de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre selon l'intensité de la contrainte et de plafonner cette déviation par les cibles, minimale ou maximale. Par conséquent, les déviations pour une sous-alimentation et une suralimentation sont définies par les équations 18 et 19 respectivement.

$$\boldsymbol{Eq\ 18}: \text{déviation (sous} - \text{alimentation)} = \text{lip_equil_deb_cont1} - (\min - \text{reserves_deb_cont1} - (\min - \text{reserves_deb_cont1} - \text{lip_equil_deb_cont1}) * \exp(-\text{a} * \text{intensite_cont1} * (\text{t} - \text{tps_deb_cont1})))$$

***Eq* 19 :** déviation (suralimentation)

$$= \text{lip_equil_deb_cont1} - (\max - \text{reserves_deb_cont1} - (\max - \text{reserves_deb_cont1} - \text{lip_equil_deb_cont1}) * \exp(-a * \text{intensite_cont1} * (t - \text{tps_deb_cont1})))$$

Les variables *min_reserves* et *max_reserves* représentent les cibles. La variable *lip_equil_deb_cont1* représente la quantité de lipides de la trajectoire d'équilibre au moment du début de la contrainte 1. Le paramètre *intensite_cont1* correspond à la valeur d'intensité de la contrainte 1 comme défini précédemment et le paramètre *tps_deb_cont1* représente le temps de début de la contrainte 1. Ces deux derniers paramètres sont des entrées du modèle. Le paramètre *a* a été fixé manuellement à 0,005 et représente la vitesse de déviation. Les mêmes équations sont utilisées pour les autres contraintes.

Comme évoqué dans le modèle conceptuel, lorsque l'animal subit une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, les réserves lipidiques à l'arrêt de la contrainte tendent vers la trajectoire d'équilibre sous l'action d'une force de rappel. C'est la combinaison de la trajectoire d'équilibre, des déviations et du retour vers la trajectoire d'équilibre sous l'action de la force de rappel qui constitue la trajectoire finale des réserves lipidiques d'un individu soumis à des contraintes nutritionnelles, appelée trajectoire adaptative.

5.2.3. Construction de la trajectoire adaptative

Pendant une contrainte, la courbe de déviation, représentée par la fonction monomoléculaire permet de calculer à chaque pas de temps, la trajectoire adaptative (Equation 20).

***Eq* 20 :** Trajectoire adaptative (pendant une contrainte)

$$= \text{trajectoire_lipides_equilibre} - \text{deviation_nutritionnelle}$$

A l'arrêt de la contrainte nutritionnelle, les réserves lipidiques tendent vers la trajectoire d'équilibre. Ce retour est fonction de l'écart qu'il existe entre la trajectoire adaptative et la trajectoire d'équilibre et de la quantité de lipides disponible à l'arrêt de la contrainte. Deux hypothèses sous jacentes justifient le choix de formaliser ce retour par une fonction logistique :

- La première hypothèse est le fait que plus l'écart entre les trajectoires est important, plus le retour vers la trajectoire d'équilibre est rapide,
- La seconde hypothèse est que la quantité de lipides disponible influence la rapidité de réponse au changement nutritionnel. Si la quantité de lipides au moment de la contrainte est

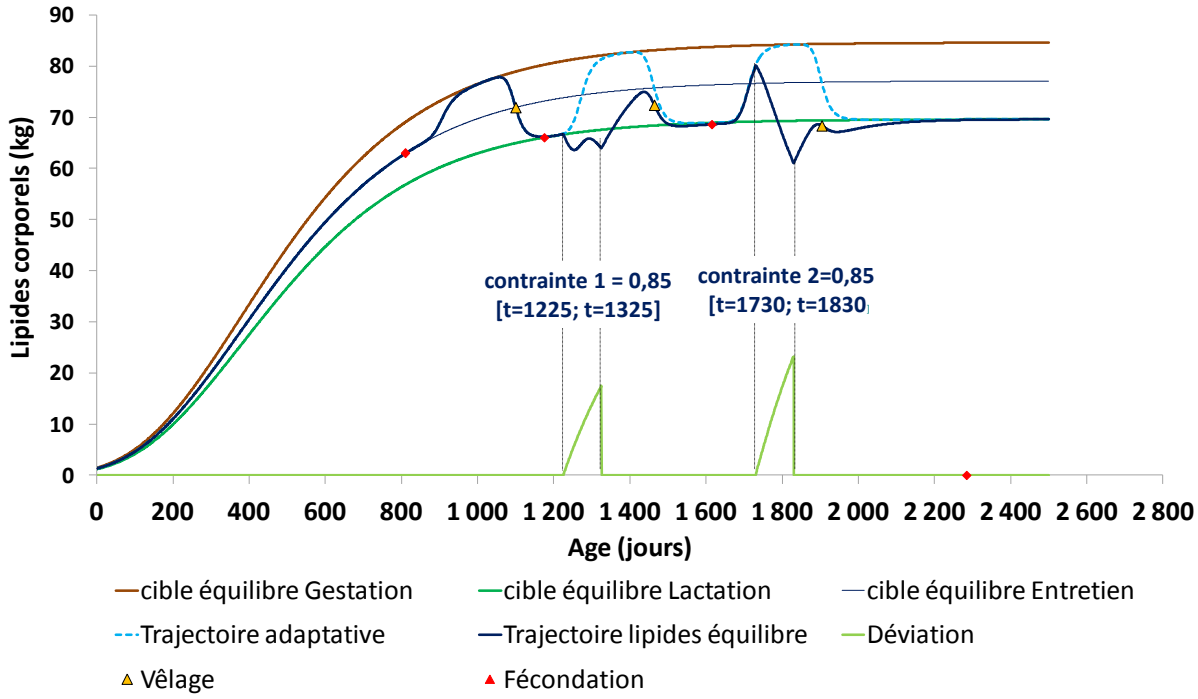


Figure 54 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par deux contraintes de même intensité (0,85) et de même durée (100 jours) réalisées à des stades physiologiques différents.

faible, les mécanismes physiologiques permettant une reconstitution des réserves lipidiques devront se mettre en place ce qui induira un temps de réponse plus long que si la vache est en meilleure condition au moment de l'arrêt de la contrainte. En effet, Hoch et al. (2003) rapportent qu'à l'arrêt d'une contrainte nutritionnelle, le délai nécessaire à la reconstitution des réserves est dû à la restauration des capacités du tractus digestif.

Ainsi, à l'arrêt de la contrainte et tant qu'aucune autre contrainte n'intervient, la trajectoire de retour des réserves lipidiques vers la trajectoire d'équilibre est décrite par l'équation 21.

$$\boldsymbol{Eq\ 21}: \text{Trajectoire de retour (trajectoire adaptative hors contrainte)} = \mathrm{lip}_{\mathrm{fin}_{\mathrm{cont\ 1}}} * \frac{\mathrm{trajectoire}_{\mathrm{lipides\ equilibre}}}{\mathrm{lip}_{\mathrm{fin}_{\mathrm{cont\ 1}}} + \left(\mathrm{trajectoire}_{\mathrm{lipides\ equilibre}} - \mathrm{lip}_{\mathrm{fin}_{\mathrm{cont\ 1}}}\right) * \exp\left(-\mathrm{param}_{\mathrm{reconst}} * \left(\mathrm{t} - \mathrm{tps}_{\mathrm{fin}_{\mathrm{cont\ 1}}}\right)\right)}$$

Le paramètre *param_reconst* déterminant la vitesse de retour vers la trajectoire d'équilibre a été fixé manuellement à 0,01.

Une fois que les trajectoires de déviation et de retour vers la trajectoire d'équilibre sont établies, la trajectoire adaptative peut être représentée. La trajectoire adaptative a été construite avec l'équation 20 pendant une contrainte et avec l'équation 21 lorsque la contrainte cesse (Figure 54).

→ Cette deuxième étape de la démarche a permis d'utiliser des données expérimentales acquises sur des vaches en situation alimentaire non contraignante, stable et maîtrisée pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et en proposer un formalisme mathématique. A partir de cette trajectoire, des déviations ont été créées, permettant la construction de la trajectoire adaptative qui résultent à la fois de la trajectoire d'équilibre, des déviations de celle-ci induites par des contraintes nutritionnelles et du retour vers la trajectoire d'équilibre. A partir de ces trajectoires d'équilibre et adaptative, les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction ont pu être modélisées afin d'étudier la sensibilité des différentes composantes de la performance de reproduction aux déviations de la trajectoire d'équilibre.

Tableau 5 : Indicateurs de la performance de reproduction calculés sur les 17 animaux utilisés pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

Indicateurs	Lactation 1	Lactation 2	Lactation 3
IV-œstrus (jours)	74 ± 15 (b)	51 ± 19 (a)	53 ± 13 (a)
IV-fécondation (jours)	98 ± 18 (b)	76 ± 17 (a)	/
Nombre IA/féc.	1.5 ± 0.6 (a)	1.1 ± 0.3 (a)	/
Nbre de vaches gestantes	17 / 17 (a)	17 / 17 (a)	/
IVV (jours)	384 ± 20 (b)	364 ± 17 (a)	/

a, b : les moyennes de la même ligne ayant des lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05). Les données manquantes en 2011 s'expliquent par une conduite de la reproduction différente des années précédentes avec utilisation du transfert d'embryon. ANOVA pour tous les indicateurs, hormis pour le taux de gestation (test de Fisher)

Tableau 6 : Indicateurs de la performance de reproduction calculée sur les 42 animaux restants dans la base de données, afin de valider les valeurs obtenues sur les 17 animaux retenus pour la trajectoire nutritionnelle.

Indicateurs	Lactation 1	Lactation 2	Lactation 3
IV-œstrus (jours)	76 ± 22 (b)	63 ± 22 (a)	57 ± 21 (a)
IV-fécondation (jours)	96 ± 20 (b)	86 ± 22 (a)	/
Nombre IA/féc.	1.2 ± 0.5 (a)	1.3 ± 0.6 (a)	/
Nbre de vaches gestantes	42 / 42 (b)	34 / 42 (a)	/
IVV (jours)	382 ± 18 (b)	373 ± 23 (a)	/

a, b : les moyennes de la même ligne ayant des lettres différentes sont significativement différentes (P<0,05). Les données manquantes en 2011 s'expliquent par une conduite de la reproduction différente des années précédentes avec utilisation du transfert d'embryon. ANOVA pour tous les indicateurs, excepté pour le taux de gestation (test de Fisher)

6. Modélisation des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et performance de reproduction

L'objectif de ce chapitre est de modéliser les interrelations entre les trajectoires nutritionnelles et la performance de reproduction afin de tester la sensibilité des composantes de la performance de reproduction aux déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

Pour atteindre cet objectif, il est nécessaire de quantifier la performance de reproduction d'équilibre et celle induite par des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. La performance de reproduction d'équilibre a été quantifiée à partir du jeu de données de Bourges, utilisé précédemment pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. La quantification des relations entre des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et la performance de reproduction a nécessité l'acquisition de données de réserves corporelles et des indicateurs de la performance de reproduction sur des animaux placés en situation nutritionnelle contraignante et maîtrisée. Pour cela une étude expérimentale (2009-2010) a été réalisée et a consisté en une restriction nutritionnelle en période prepartum, couplée à une contrainte nutritionnelle en période postpartum. Les résultats de cette étude sont combinés à ceux d'une autre étude (2008-2009) où seule la contrainte nutritionnelle postpartum avait été mise en place.

6.1. Quantification de la performance de reproduction d'équilibre

Différents indicateurs de la performance de reproduction ont été quantifiés pour les différentes lactations à partir des données des 17 animaux utilisés pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Le tableau 5 rapporte les valeurs de cinq indicateurs.

Les valeurs obtenues sur les 17 vaches sont proches de celles calculées sur l'ensemble des autres animaux de la base de données (n=42, Tableau 6).

Ces données de la performance de reproduction d'équilibre seront utilisées pour repositionner les lois de réponse entre réserves lipidiques et performance de reproduction élaborées en situation de contrainte nutritionnelle afin de raisonner en écart par rapport à la situation d'équilibre.

6.2.Acquisition des données en situation nutritionnelle contraignante

6.2.1. Dispositif expérimental

Les deux études expérimentales ont été réalisées sur le site de Laqueuille de l'Unité Expérimentale des Monts d'Auvergne en 2009 (n=28) et 2010 (n=16) sur des femelles Charolaises. En 2009, l'étude a porté sur des femelles primipares (n=14) et multipares (n=14). En 2010, les données ont été acquises sur des primipares uniquement (n=16). L'objectif de ces études était de mettre en évidence et de quantifier les impacts de la dynamique d'évolution des lipides corporels sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Les primipares ayant encore des besoins de croissance, la fonction de reproduction est plus sensible à la nutrition que pour les multipares (Agabriel et Petit, 1987). En cas de contrainte nutritionnelle, la réponse reproductive des femelles primipares est exacerbée par rapport aux multipares. Dans le cadre de ces deux études expérimentales, les vaches ont été réparties en lots (2009 : 4 lots (n=7) ; 2010 : 2 lots (n=8)) homogènes en termes de poids et de dates prévisionnelles de vêlage. La parité a également été prise en compte. Les lots ont ensuite été conduits de manière identiques pendant la fin de gestation. En 2009, les vaches des 4 lots étaient nourries selon les recommandations alimentaires pendant le dernier tiers de gestation afin d'avoir une NEC aux alentours de 2,5 au vêlage. En 2010, les vaches des 2 lots ont été sous-alimentées pendant le dernier tiers de gestation dans l'objectif d'avoir une NEC de 1,5 au vêlage. Les deux années, les vaches étaient sur la même pâture pendant la fin de gestation. La rentrée à l'étable a eu lieu le 26/11/2008 pour la première année et le 14/12/2009 pour la seconde. Après vêlage, le schéma expérimental est similaire pour les deux années : les lots ont été soumis à un régime alimentaire Haut (Besoins+2 UFL) ou Bas (Besoins-3UFL) pendant toute la période hivernale. Les mesures effectuées pendant la période hivernale sont présentées dans une publication (Annexe 2). Celle-ci ne concerne que les primipares mais pour l'expérimentation de 2009 les protocoles réalisés sur les primipares et multipares étaient strictement identiques.

Après 128 ± 12 jours postpartum (2009) et 129 ± 10 jours postpartum (2010), les vaches des lots alimentaires Haut et Bas ont été regroupées et mises à l'herbe avec un taureau pour la période de reproduction. Pendant cette période, l'alimentation n'a pas été contrôlée mais nous nous sommes assurés d'une disponibilité continue de l'herbe offerte. Les veaux étaient avec leurs mères (tétées libres). Un chin ball et des *estrus flash* ont été utilisés pour aider à la détection des saillies. Le diagnostic de gestation a été réalisé par échographie à 195 ± 12 jours postpartum (2009) et 198 ± 10 jours postpartum (2010). Pendant cette période, les vaches ont été pesées une fois par semaine

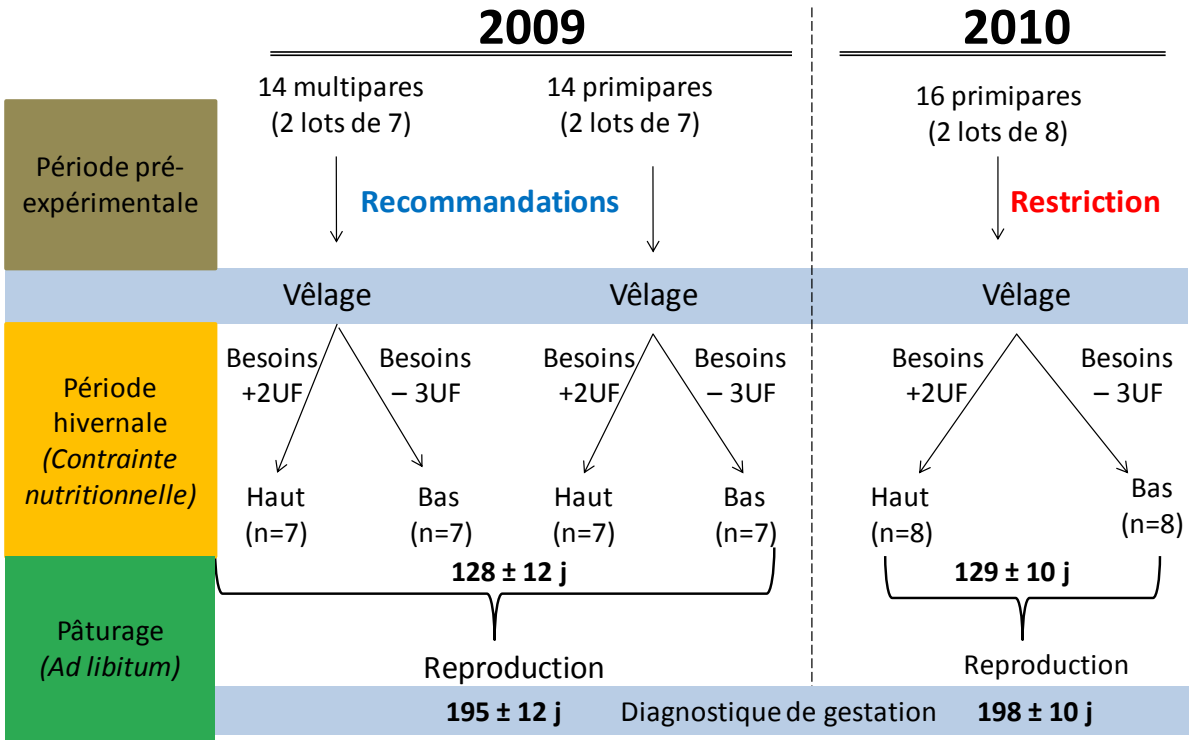


Figure 55 : Schéma du protocole expérimental réalisé afin de quantifier l'impact de restriction nutritionnelle sur la performance de reproduction.

Tableau 7 : Effet du niveau alimentaire postpartum sur les réserves corporelles des multipares. D'après Geoffroy (2010).

	Bas (n = 7)	Haut (n = 7)	*P*-value Traitement
Poids au vêlage, kg	821 ± 19	808 ± 29	NS
NEC au vêlage, 0-5	2,6 ± 0,4	2,4 ± 0,2	NS
Diamètre des adipocytes au vêlage, µm	94 ± 5	88 ± 17	NS
Poids fin hiver, kg	781 ± 25	818 ± 28	*
NEC fin hiver, 0-5	2.4 ± 0.2	2.5 ± 0.2	*
Diamètre des adipocytes fin hiver, µm	74 ± 19	98 ± 3	*

* P<0,05

(2009 et 2010) et notées une (2009) ou deux fois par mois (2010). Les mesures de poids et notes d'état étaient réalisées à 9h00. Un prélèvement de tissu adipeux sous-cutané a été réalisé à la fin de la période de reproduction afin d'estimer la quantité de lipides dans le poids vif vide par mesure du diamètre des adipocytes. Afin de vérifier la dynamique d'évolution des réserves lipides, des prélèvements sanguins ont été réalisés tous les 14 jours (2009) ou une fois par semaine (2010) afin de mesurer la concentration plasmatique d'AGNE. Les prélèvements ont été réalisés au niveau de la veine caudale avec des tubes sous vide contenant de l'EDTA comme anticoagulant. Les concentrations en AGNE ont été mesurées par dosage enzymatique colorimétrique. En 2010, afin de suivre la cyclicité des vaches et de confirmer la gestation, des prélèvements sanguins ont été réalisés deux fois par semaine sur des tubes sous vides héparinés pour doser la progestérone plasmatique.
La figure 55 présente le dispositif expérimental des deux années.

Les résultats obtenus sur les primipares pendant la période hivernale sont présentés dans la publication (Annexe 2). Afin de disposer de l'ensemble des informations nécessaires à l'ajustement du modèle informatique, les résultats obtenus sur les primipares sur la période de pâturage ainsi que l'ensemble des résultats obtenus sur multipares sont présentés dans les paragraphes suivants.

6.2.2. Réserves corporelles et composantes de la performance de reproduction des vaches multipares au cours de la période hivernale

Les résultats présentés dans ce paragraphe portent sur la quantité des réserves corporelles et leur variation au cours de la période hivernale ainsi que sur les composantes de la performance de reproduction.

Le tableau 7 présente les résultats de condition corporelle des vaches multipares (2009) pendant la période hivernale.

Le niveau nutritionnel postpartum a eu un effet significatif sur les variations de poids vif, de NEC et du diamètre des adipocytes (Geoffroy, 2010).

Tableau 8 : Effet du niveau nutritionnel postpartum sur différentes composantes de la performance de reproduction chez les vaches multipares. D'après Geoffroy (2010).

	Bas (*n =7*)	Haut (*n =7*)	Traitement
IV-cycle, jours	50,4 ± 18.9	54 ± 21,6	NS
Durée de cycles,jours	19,6 ± 0,9	19,3 ± 1,4	NS
Durée AC, h	7,4 ± 6	8,4 ± 1,4	NS
Durée oestrus, h	15,2 ± 4,1	10,5 ± 2,6	*
Nombre AC/oestrus	27,4 ± 12,3	14,9 ± 21,4	NS
ASC	77 ± 26	128 ± 69	NS

*** P < 0.05. IV-cycle : Intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum ; Durée AC : intervalle entre première et dernière acceptation de chevauchement ; Durée œstrus : durée de l'œstrus définie avec les comportements sexuels secondaires ; Nombre AC/œstrus : nombre d'acceptations de chevauchement pendant la durée d'œstrus ; ASC : intensité d'œstrus définie par l'aire sous la courbe des comportements sexuels secondaires.**

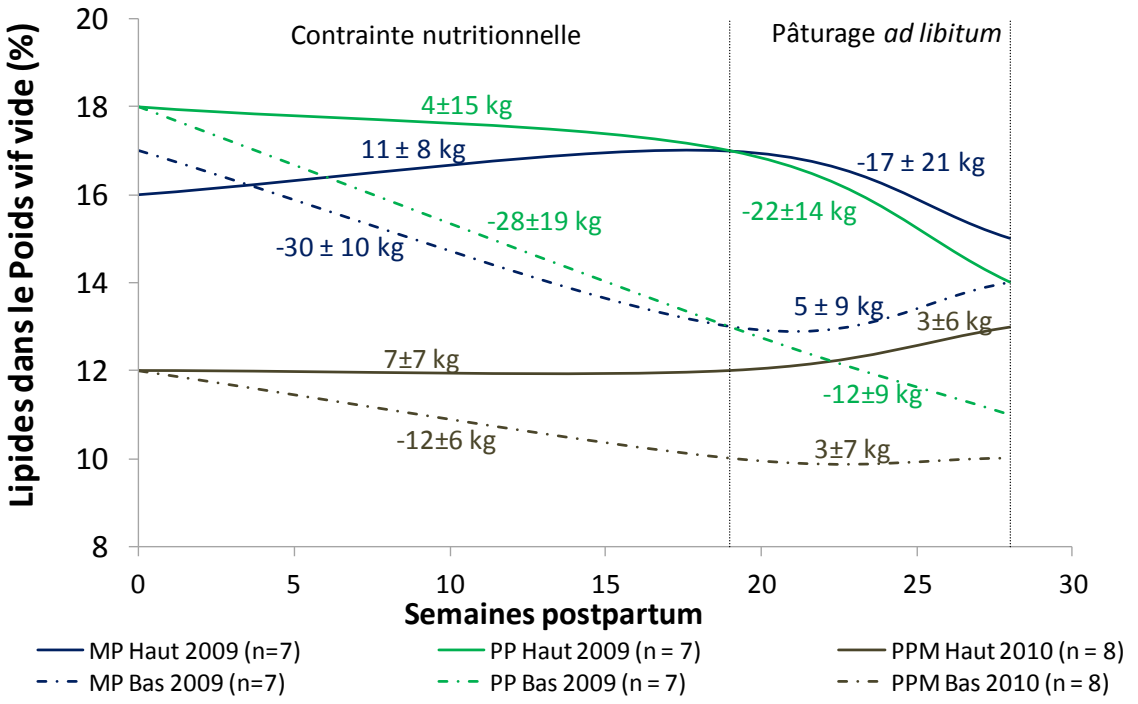


Figure 56 : Mise en évidence de 6 trajectoires nutritionnelles différentes selon la parité et le niveau alimentaire en période postpartum (Haut : Besoins + 2UFL vs. Bas : Besoins – 3 UFL. MP : Multipares ; PP : Primipares ; PPM : Primipares maigres au vêlage

Le tableau 8 présente l'effet du niveau nutritionnel postpartum sur différentes composantes de la performance de reproduction chez les vaches multipares. Le niveau alimentaire postpartum n'a pas eu d'effet sur l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité. Par contre, il a un effet significatif sur la durée d'œstrus définie par les comportements sexuels secondaires. Les vaches qui ont subi une restriction nutritionnelle présentent une durée d'œstrus supérieure aux vaches non restreintes (Geoffroy, 2010).

6.2.3. Dynamique des réserves lipidiques sur l'ensemble de l'étude expérimentale et taux de gestation associés

Les trajectoires de réserves lipidiques pour chaque lot sont présentées dans la figure 56. Cette figure met en évidence une trajectoire nutritionnelle spécifique à chaque lot, compte-tenu de l'état corporel au vêlage (Correct *vs.* Maigre), du niveau nutritionnel postpartum (Haut *vs*. Bas) et de l'aptitude des femelles à reconstituer leurs réserves en période de pâturage. Ces trajectoires sont représentées par l'évolution du pourcentage de lipides dans le poids vif vide afin de s'affranchir du format des animaux. Les variations quantitatives de lipides sont reportées sur la figure 56 pour apprécier la correspondance entre la variation de lipides en pourcentage du poids vif vide et la variation de lipides en quantité.

La figure 57 représente les taux de gestation associés à la quantité de lipides au vêlage combinée à la dynamique des lipides sur la période postpartum.

- Les primipares et multipares recevant un niveau alimentaire Haut présentent une augmentation des réserves lipidiques en période hivernale et une mobilisation des réserves lipidiques au pâturage. Les femelles sont dans un environnement nutritionnel contraignant au moment de la reproduction mais ont une quantité de réserves lipidiques leur permettant de tamponner cette contrainte et d'avoir un taux de gestation à 86%,
- Les multipares recevant un niveau alimentaire Bas présentent une importante perte de lipides sur la période hivernale, mais la dynamique de reconstitution des réserves au pâturage permet de limiter l'impact du régime alimentaire hivernal sur le taux de gestation qui est de 71%,
- Les primipares avec niveau alimentaire postpartum Bas présentent une mobilisation des réserves à la fois en période hivernale et en période de pâturage. Cette mobilisation continue dégrade le taux de gestation de manière relativement importante, puisqu'il n'est plus que de 43%,

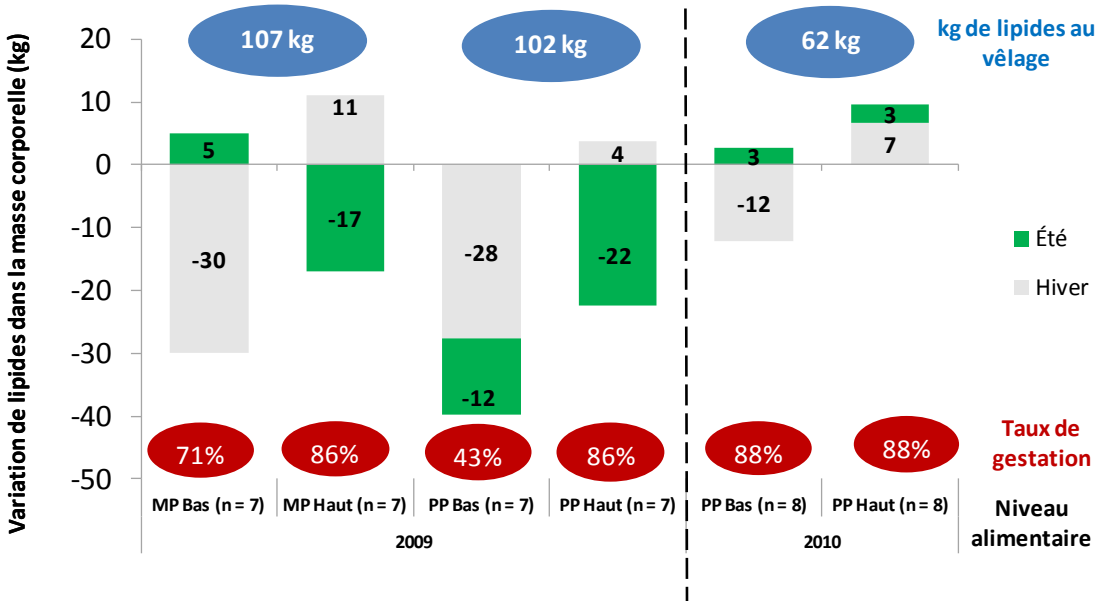


Figure 57 : Mise en relation de la quantité de lipides au vêlage et des variations de lipides pendant la période hivernale et la période de reproduction au pâturage avec les taux de gestation en fin de période de reproduction. MP : Multipares ; PP : Primipares ; Haut : niveau alimentaire Besoins +2 UFL ; Bas : niveau alimentaire Besoins -3 UFL

- Les primipares de 2010 sont maigres au moment du vêlage (12% de lipides dans le poids vif vide), mobilisent ou gagnent une quantité de lipides relativement faible sur la période hivernale et sont sur une dynamique de reconstitution des réserves au moment de la période de reproduction ce qui permet d'avoir des taux de gestation de 88%.

D'après Friggens (2003), la quantité des réserves lipidiques indique la vulnérabilité future des femelles tandis que le taux de mobilisation des réserves rend compte de la situation nutritionnelle actuelle. La capacité des femelles à tamponner une contrainte nutritionnelle dépend de la quantité de réserves lipidiques. Ainsi, des vaches avec une faible quantité de lipides corporels ne pourront pas s'adapter à une contrainte nutritionnelle et il existe un risque d'initier un nouveau cycle de gestation. La survie du fœtus voire même de la femelle pourrait être menacée. A cela s'ajoute la prise en compte de l'environnement actuel. Les vaches qui sont sur une dynamique de mobilisation des réserves lipidiques au moment de la période de reproduction sont dans un environnement contraignant et selon leur aptitude à faire face à cette situation pourront s'investir ou non dans un nouveau cycle de production. Au contraire, des vaches qui sont sur une dynamique de reconstitution des réserves lipidiques au moment de la période de reproduction sont dans un environnement nutritionnel plus favorable. Le risque pour leur survie et celle du fœtus est donc plus faible et permet l'initiation d'un nouveau cycle de production malgré une quantité de réserves lipidiques faible.

Les études expérimentales conduites à Laqueuille ont permis de compléter les connaissances disponibles sur les relations entre la quantité des réserves lipidiques et leurs variations et les différentes composantes de la performance de reproduction. Les résultats mettent en évidence :

- Un allongement de l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité postpartum lorsque la quantité de réserves lipidiques au vêlage est réduite par une restriction nutritionnelle en fin de gestation (Annexe 2),
- Une amélioration de l'expression de l'œstrus lors d'une restriction nutritionnelle postpartum (Annexe 2),
- Un effet combiné de la quantité et de la variation des réserves lipidiques sur le taux de gestation,
- Aucun effet des trajectoires nutritionnelles n'a pu être mis en évidence sur la durée des cycles ovariens et l'occurrence d'anomalies de cyclicité (Annexe 2).

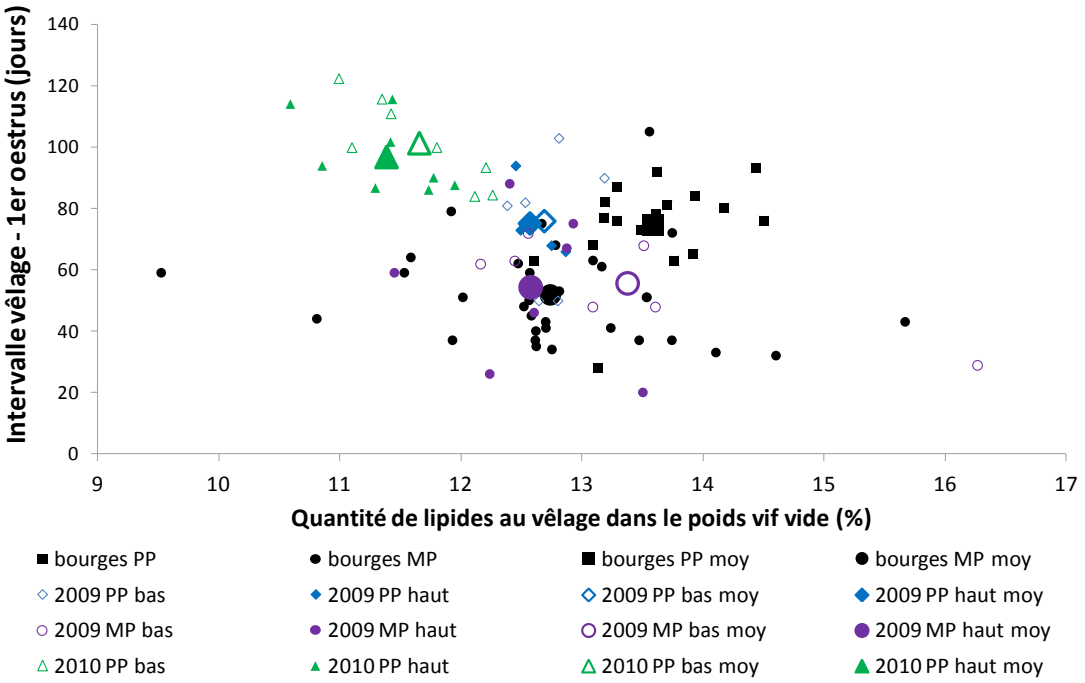


Figure 58 : Représentation de l'intervalle vêlage-1er œstrus en fonction de la proportion de lipides dans le poids vif vide au vêlage pour les données individuelles de Bourges et de Laqueuille ainsi que pour les points moyens par lots. MP : Multipares ; PP : Primipares ; Haut : Besoins+2UFL ; Bas : Besoins-3UFL

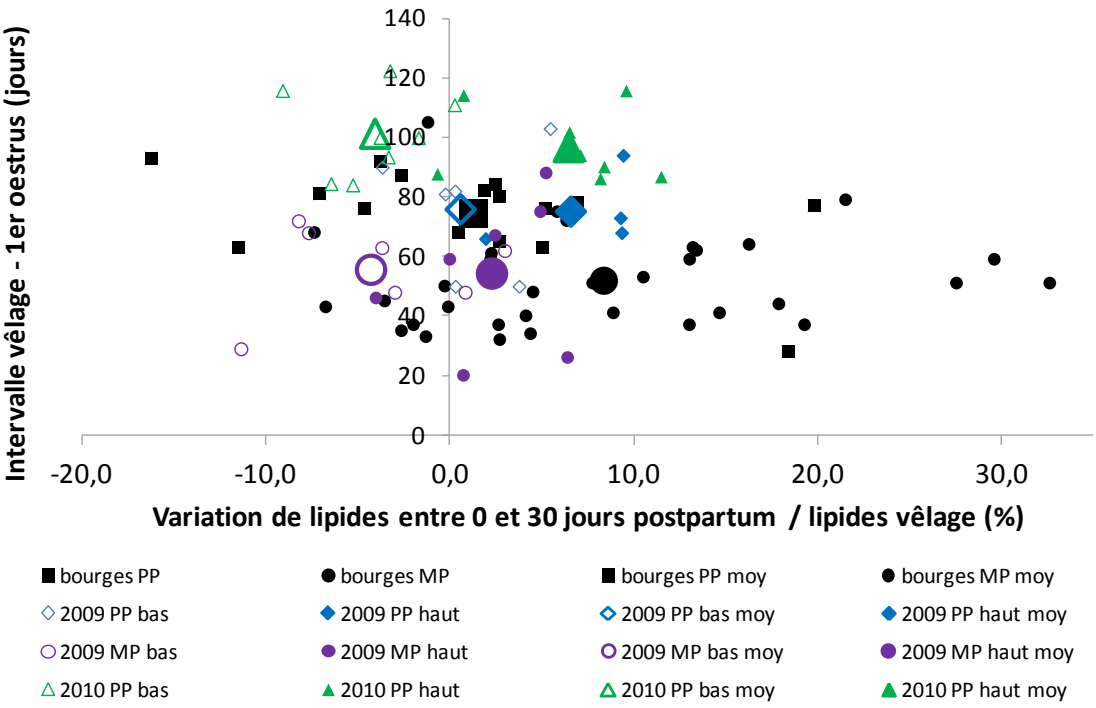


Figure 59 : Représentation de l'intervalle vêlage – 1er œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage pour les données de Bourges et de Laqueuille ainsi que pour les points moyens par lot. MP : Multipares ; PP : Primipares ; Haut : Besoins+2UFL ; Bas : Besoins-3UFL

6.3. Elaboration des lois de réponse entre réserves lipidiques et composantes de la performance de reproduction

Afin de pouvoir modéliser l'impact d'une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur les différentes composantes de la performance de reproduction, il a été nécessaire de repositionner les données acquises en situation de déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre (contrainte nutritionnelle maîtrisée ; données expérimentales de Laqueuille) par rapport à celles obtenues en situation non contraignante (données expérimentales de Bourges). Une telle comparaison a nécessité d'avoir des quantités de lipides dans le poids vif vide qui soient homogènes entre les deux sites d'expérimentations. Nous avons donc estimé ces quantités par la NEC (diamètres des adipocytes indisponibles sur les données de Bourges) en utilisant le modèle *Compocow*.

La cohérence des données a été vérifiée avant d'établir les lois de réponses reliant les variables caractérisant la performance de reproduction avec les quantités de lipides et leurs variations. Ces relations ont été quantifiées sur les données de Laqueuille puis ont été repositionnées par rapport à celles de Bourges.

6.3.1. Vérification de la cohérence des données entre Bourges et Laqueuille

Une analyse graphique a permis d'observer comment les estimations de lipides corporels obtenues sur les données de Bourges se positionnent par rapport à celles de Laqueuille et ainsi de vérifier la cohérence entre ces deux jeux de données. L'analyse graphique a été réalisée en considérant l'intervalle vêlage – 1er œstrus en fonction :

- de la proportion de lipides au vêlage dans le poids vif vide (Figure 58).
- de la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage (Figure 59)

L'intervalle vêlage - 1er œstrus est définit avec la date d'œstrus déterminée par l'analyse des données de comportement pour les données de Laqueuille et avec la date du premier œstrus détecté par le taureau vasectomisé pour les données de Bourges.

Tableau 9 : Vérification de la cohérence des données entre Bourges et Laqueuille.

		2009	2010	Bourges
Primipares	IV-œstrus 1	76 ± 18 (a)	99 ± 13 (b)	74 ± 15 (a)
	Lipides vêlage / PVV (%)	13 ± 0,3 (b)	12 ± 0,5 (a)	14 ± 1 (c)
	Variation lipides 0-30/lipides vêlage (%)	4 ± 4 (a)	1 ± 6 (a)	1 ± 9 (a)
Multipares	IV-œstrus 1	55 ± 20 (a)	/	52 ± 16 (a)
	Lipides vêlage / PVV (%)	13 ± 1 (a)	/	13 ± 1 (a)
	Variation lipides 0-30/lipides vêlage (%)	-1 ± 5 (a)	/	8 ± 10 (b)

a,b,c : différence significative sur une même ligne P<0,05. Test de comparaison de moyenne.

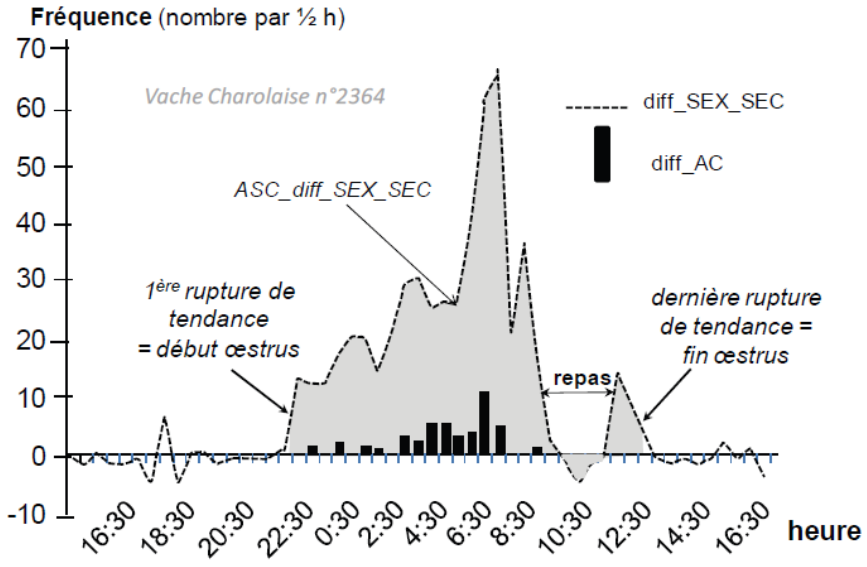


Figure 60 : Représentation de l'intensité d'expression de l'œstrus définie par l'aire sous la courbe des comportements sexuels secondaires. Diff_SEX_SEC : différence du nombre de comportements sexuels secondaires entre phase oestrale et phase lutéale ; diff-AC : différence du nombre d'acceptations de chevauchement entre phase oestrale et phase lutéale (Blanc et al., 2010).

La cohérence des données de Bourges et de Laqueuille a été graphiquement vérifiée à l'aide des figures 58 et 59. La comparaison des valeurs moyennes est reportée dans le tableau 9.

Compte tenu de ces résultats nous avons considéré que les relations entre les réserves lipidiques et leur variation sur les composantes de la performance de reproduction pouvaient être définies à partir du jeu de données de Laqueuille généré spécifiquement dans ce but, puis être ensuite repositionné par rapport aux données de Bourges afin de représenter les lois de réponse en écart par rapport à la situation d'équilibre.

6.3.2. Elaboration des lois de réponse entre réserves lipidiques et performance de reproduction

L'analyse des résultats issus des expérimentations menées sur Laqueuille nous a permis de quantifier les effets des réserves lipidiques sur la performance de reproduction à travers deux relations qui sont apparues significatives :

- Effet de la quantité de lipides au vêlage sur l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité,
- Effet de la variation de lipides postpartum sur l'expression du comportement d'œstrus.

Dans ces relations, nous avons pris en compte la variabilité de format entre individus en exprimant la quantité de lipides au vêlage en pourcentage du poids vif vide au vêlage et en exprimant la variation de lipides postpartum en pourcentage de la quantité de lipides au vêlage. Pour les lois de réponse impliquant l'expression de l'œstrus, la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum a été retenue puisque sur les données de Bourges, seules les notes d'état à 30 jours et au tarissement étaient disponibles en première lactation. L'effet de la variation de lipides entre 0 et 30 jours (exprimée en pourcentage de la quantité de lipides au vêlage) sur l'expression de l'œstrus a été explorée en prenant en compte plusieurs variables de durées et d'intensité de l'œstrus :

- Durée d'œstrus définit par les comportements sexuels secondaires (DUR_SEC) (Blanc et al., 2010),
- Intervalle entre première et dernière acceptation de chevauchement (DUR_AC),
- Intensité de l'œstrus définie par l'aire sous la courbe des comportements sexuels secondaires (Figure 60 ; Blanc et al. 2010),
- Nombre total des comportements sexuels (donnés et reçus) pendant la durée d'œstrus (DUR_SEC),

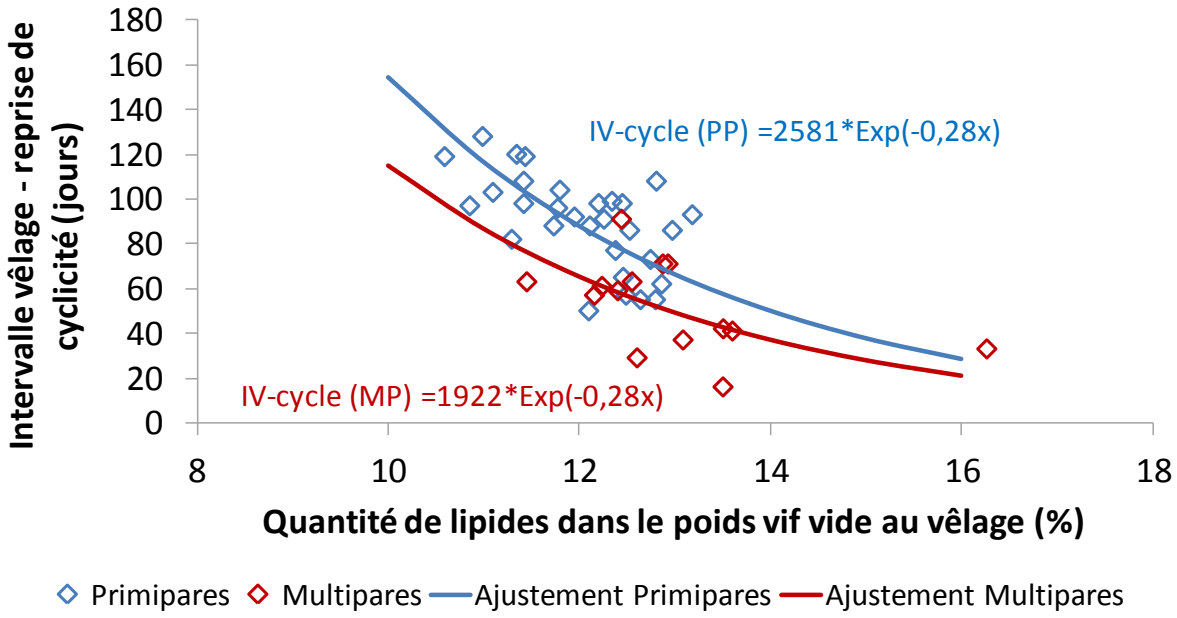


Figure 61 : Ajustement empirique de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité en fonction de la quantité de lipides au vêlage. IV-cycle : intervalle vêlage-reprise de cyclicité. PP : Primipares ; MP : Multipares

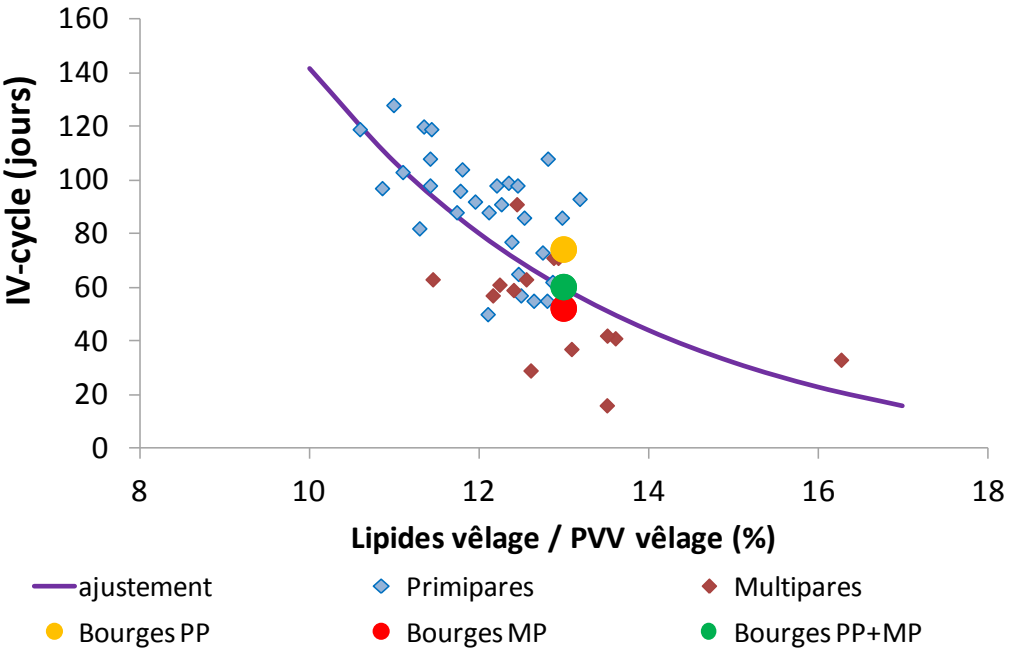


Figure 62 : Ajustement de la loi de réponse de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité (IV-cycle) selon le pourcentage de lipides dans le poids vif vide (PVV) au vêlage et repositionnement des points moyens de Bourges. PP : Primipares ; MP : Multipares

Nous avons également mené cette analyse sur des variables comportementales permettant de rendre compte de l'importance relative des chevauchements (acceptations de chevauchement, chevauchements) dans l'expression de l'œstrus :

- Nombre d'acceptation de chevauchement par œstrus,
- Nombre total de chevauchements (donnés et reçus) / Nombre total des comportements sexuels (%),
- Nombre d'acceptations de chevauchement / Nombre total des comportements sexuels (%).

6.3.2.1.Effets de la quantité de lipides au vêlage sur l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité (IV-cycle)

La relation entre la NEC au vêlage et l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité postpartum a été formalisée par une relation exponentielle décroissante (Equation 22) par Blanc et Agabriel (2008).

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \mathbf{22}: \text{Effet de l'état au vêlage sur la durée d'anoestrus postpartum} = \beta * \exp(\delta * (5 - \text{NEC au vêlage})$$

Une relation similaire a été observée sur nos jeux de données issus des expérimentations conduites à Laqueuille. La relation exponentielle ajustée sur le nuage de points des vaches primipares présente des paramètres semblables à celle ajustée sur le nuage de points des multipares, à l'exception de l'intercept qui est plus élevé chez les primipares (Figure 61). Par conséquent, la relation entre la proportion de lipides dans le poids vif vide au vêlage et l'IV-cycle a été ajustée sur l'ensemble des données indépendamment de la parité. Cette relation repose sur l'hypothèse qu'à partir d'un certain seuil de lipides au vêlage ; l'augmentation de l'état d'engraissement n'a plus d'effet sur la diminution de l'IV-cycle. En deçà de ce seuil, une diminution de la proportion de lipides dans le poids vif vide s'accompagne d'une augmentation exponentielle de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité. Une telle relation permet de représenter des situations pour lesquelles un état d'engraissement très faible au vêlage pourrait s'accompagner de l'absence de reprise de cyclicité postpartum. L'équation 20 décrit la loi de réponse obtenue par l'ajustement du nuage de points associant la proportion de lipides corporels dans le poids vif vide au vêlage et l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum. Compte-tenu de ces hypothèses biologiques, les données expérimentales ont été ajustées avec une fonction monomoléculaire indépendamment de la parité (Equation 23 et Figure 62).

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \mathbf{23}: \text{IV} - \text{cycle (jours)} = 2139 * \exp(-027 * (\text{lipides/PVV vêlage}) - 7{,}5$$

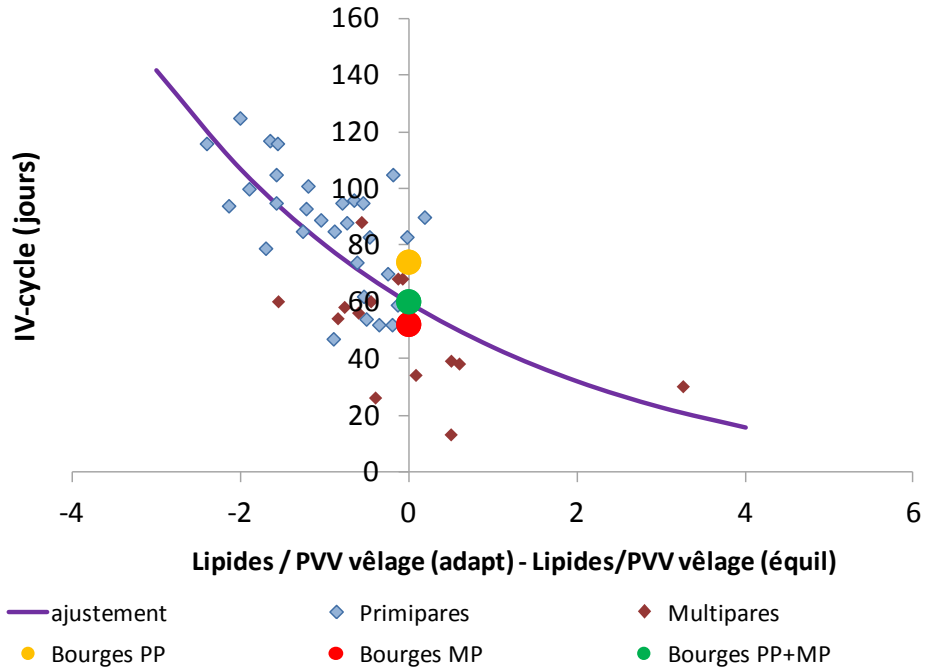


Figure 63 : Repositionnement de l'ajustement des points expérimentaux de Laqueuille par rapport aux données de Bourges par translation. IV-cycle : Intervalle vêlage-reprise de cyclicité ; PVV : Poids vif vide ; PP : Primipares ; MP : Multipares ; adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre

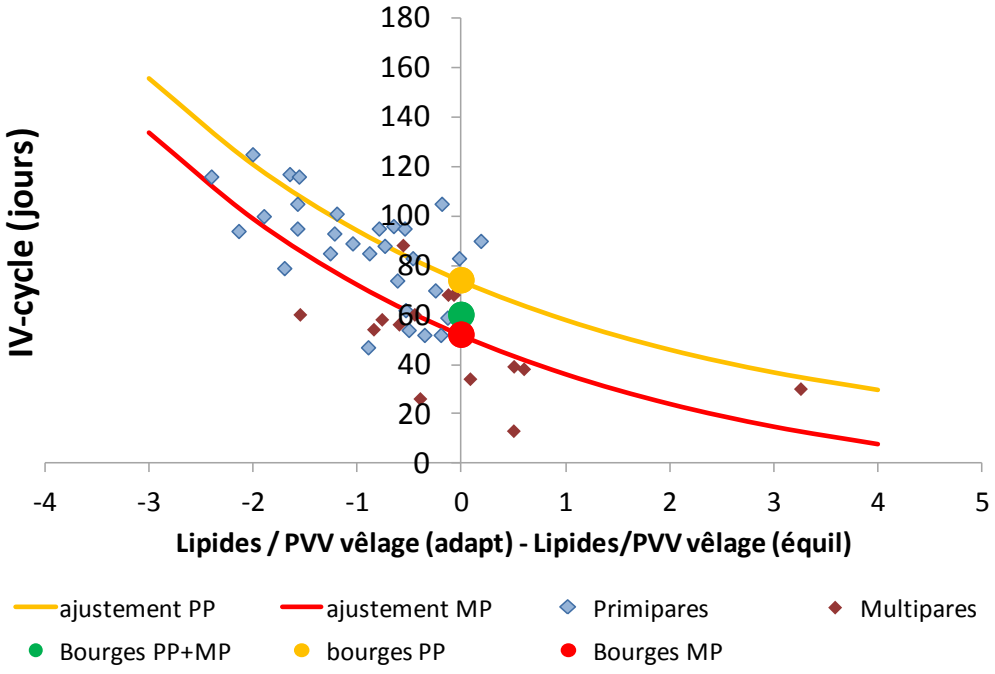


Figure 64 : Adaptation de l'ajustement des données de Laqueuille en écart par rapport à Bourges afin d'obtenir une loi de réponse en fonction de la parité (primipares vs. multipares). PVV : Poids vif vide ; PP : Primipares ; MP : Multipares ; IV-cycle : Intervalle vêlage-reprise de cyclicité ; adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre

Dans l'objectif de repositionner cette loi de réponse par rapport à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, une translation a été opérée par rapport au point moyen obtenu sur le jeu de données de Bourges. Nous avons en effet considéré qu'en absence de déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, (écart : trajectoire adaptative – trajectoire d'équilibre = 0), l'IV-cycle est celui obtenu sur les vaches de Bourges. L'ajustement réalisé sur les points expérimentaux après translation est définit dans l'équation 24 et représenté sur la figure 63.

$$\boldsymbol{Eq\ 24}: \text{IV} - \text{cycle (jours)} = 67 * \exp(-0{,}27\ \text{x}) - 7{,}5$$

avec x = (lipides vêlage/PVV vêlage)$_{adapt}$ - (lipides vêlage/PVV vêlage)$_{équil}$

Enfin, pour tenir compte de l'influence de la parité sur l'intercept, une translation a été réalisée pour ajuster une loi de réponse spécifique pour les primipares et pour les multipares. Les IV-cycles obtenus à Bourges sont de 60 ± 19 jours (primipares + multipares), 52 ± 16 jours pour les multipares et 74 ± 15 jours pour les primipares. L'effet parité a été représenté dans le paramètre α de l'équation qui prend la valeur de +14 j pour les primipares et de -8 j pour les multipares (Equation 25).

$$\boldsymbol{Eq\ 25}: \text{IV} - \text{cycle (jours)} = (67 * \exp(-0{,}27 * \text{x}) - 7{,}52) + \alpha$$

avec x= (lipides vêlage/PVV vêlage)$_{adapt}$ – (lipides vêlage/PVV vêlage)$_{equil}$

Ces ajustements, représentés sur la figure 64 permettent de quantifier l'effet du pourcentage de lipides dans le poids vif vide au vêlage selon la parité.

6.3.2.2. Caractérisation des lois de réponse représentant l'effet de la variation des réserves lipidiques sur le comportement d'œstrus

Le modèle informatique représentant le processus d'élaboration de la performance de reproduction intègre une composante « probabilité de fécondation » qui dépend de l'expression de l'œstrus. Sur la base des résultats décrits dans la littérature sur les vaches laitières (Cutullic et al., 2006; Freret et al., 2011), nous avons en effet considéré que la probabilité de fécondation est dépendante du niveau d'expression de l'œstrus puisqu'il joue notamment sur sa détection. Le niveau d'expression de l'œstrus peut ainsi se caractériser à travers la durée et l'intensité de l'œstrus. Cette dernière dépend du type de comportements exprimés (sexuels secondaires *vs*. sexuels primaires) et de leur nombre. Nous avons donc choisi de retenir une variable caractérisant la durée d'œstrus et une caractérisant son intensité pour construire les lois de réponse décrivant l'effet de la variation des

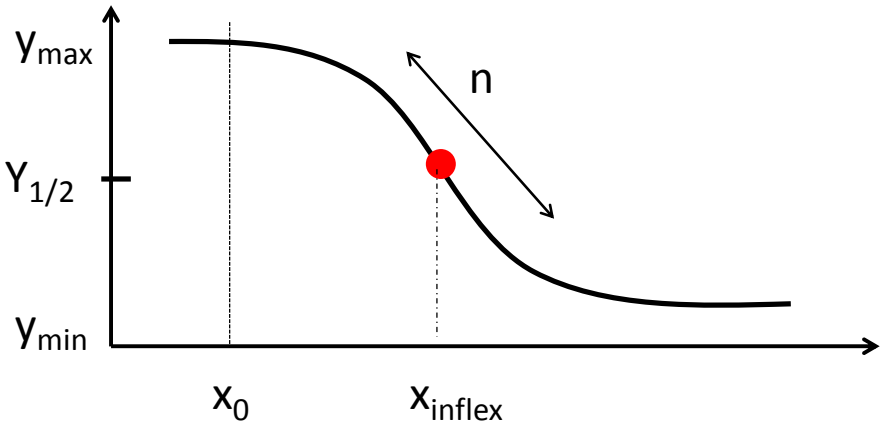


Figure 65 : Représentation de la forme générique de la fonction de Hill utilisée pour représenter les lois de réponse du comportement d'œstrus à la variation des lipides en période postpartum. ymax : valeur maximale atteinte par les ordonnées ; ymin : valeur minimale atteinte par les ordonnées ; x0 : valeur de x au moment où ymax est atteint ; xinflex : valeur de x au point d'inflexion de la courbe ; y1/2 : valeur de y intermédiaire entre les valeurs ymin et ymax ; n : paramètre qui module la pente de la courbe ; x : la variable nutritionnelle retenue.

réserves lipidiques en période postpartum sur l'expression de l'œstrus. Parmi l'ensemble des relations testées (paragraphe 3.1), nous avons retenu celles qui sont apparues les plus sensibles à l'effet des réserves lipidiques sur nos jeux de données, à savoir la durée d'œstrus définie à partir des comportements sexuels secondaires (DUR_SEC, Blanc et al., 2010) et le nombre total de comportements sexuels (donnés et reçus) pendant l'œstrus. Ces variables ont été privilégiées à la durée de l'œstrus définie sur la base des acceptations de chevauchements et au nombre d'acceptations de chevauchement par œstrus car nous avons observé que certaines vaches n'expriment aucune acceptation de chevauchement pendant l'œstrus (5 œstrus sur les 71 observés). Dans les données de Bourges utilisées pour construire la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et quantifier les niveaux de réponse reproductive à l'équilibre, le comportement d'œstrus n'a pas été étudié. Par conséquent, le comportement d'œstrus associé à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre est celui étudié en 2009 lors d'une étude expérimentale réalisée sur le domaine de Bourges dans le cadre d'un projet CASDAR « Améliorer la détection des chaleurs dans les troupeaux bovins ». La durée de l'œstrus (DUR_SEC était de 12 ± 4 h (11 ± 5 h en l'absence de congénère en œstrus et 12 ± 4 h en présence d'au moins une autre congénère en œstrus simultanément). Le nombre total de comportements sexuels était de 305 ± 208 (98 ± 33 en l'absence d'autres congénères en œstrus et 368 ± 197 en présence d'au moins une autre congénère en œstrus simultanément ; Bernardet, 2009; Blanc et al., 2010).

Les résultats des études expérimentales conduites à Laqueuille (déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre) ont révélées une augmentation de la durée et de l'intensité de l'œstrus lorsque les vaches subissent une restriction énergétique postpartum (-3UFL par rapport aux besoins) d'environ 120 jours. Cependant, nous avons fait l'hypothèse que la variation de l'expression de l'œstrus liée à la dynamique des réserves lipidiques devait être bornée (seuil maximal d'expression) car la durée et l'intensité de l'œstrus ne peuvent être infinies. Inversement, nous avons considéré que l'augmentation des réserves lipidiques ne pouvait pas entraîner une inhibition totale de ces deux variables (absence d'œstrus). La loi de réponse retenue est une fonction sigmoïde (Fonction de Hill) qui présente la particularité d'être très flexible et de pouvoir s'ajuster à des jeux de données divers tout en gardant une formalisation générique.
Les équations de Hill utilisées ont une forme générique décrite dans l'équation 26 et sont illustrées sur la figure 65.

***Eq* 26 :** Variable de comportement

$$= \text{ymax} + (\text{ymin} - \text{ymax}) * ((\text{x} - \text{x0})/(\text{xinflex} - \text{x0}))\text{^n} \; / ((((\text{ymin} - \text{ymax})/(\text{ymin} - \text{y1}/2) - 1)\text{^}(1/\text{n}))\text{^n})/((\text{x} - \text{x0})/(\text{xinflex} - \text{x0}))\text{^n})$$

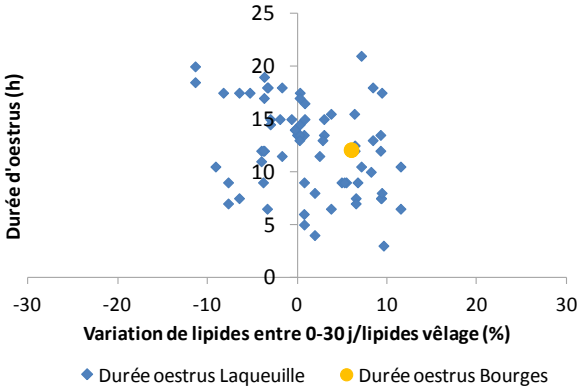


Figure 66 : Représentation des durées d'œstrus observées à Laqueuille en fonction de la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum (n=71). La durée d'œstrus moyenne obtenue sur les vaches de bourges (Blanc et al., 2010) est également repositionnée.

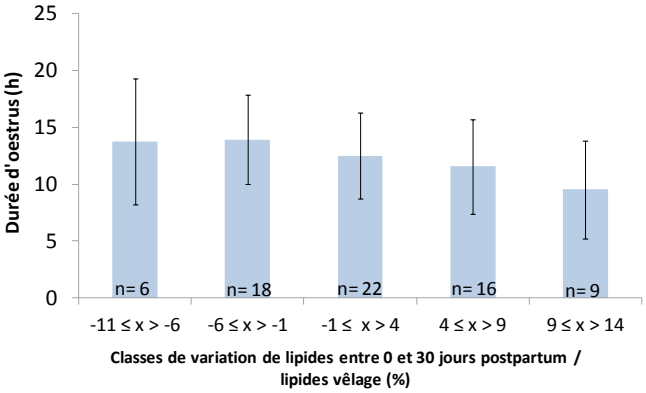


Figure 67 : Représentation des durées d'œstrus moyennes (± écart-type) par tranches de 5% de variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum par rapport à la quantité de lipides au vêlage. X : variation de lipides entre 0 et 30 jours en proportion de la quantité de lipides au vêlage.

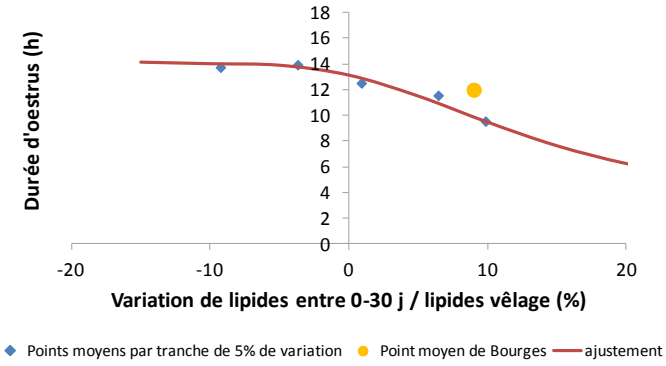


Figure 68 : Fonction de Hill représentant l'effet de la variation des réserves lipidiques entre 0 et 30 jours postpartum sur la durée de l'œstrus

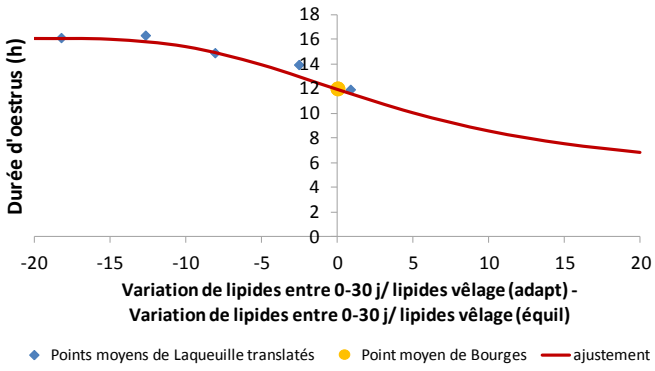


Figure 69 : Loi de réponse représentant l'effet de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum sur la durée d'œstrus, centré sur le point moyen de Bourges qui représente la réponse associée à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre.

6.3.2.2.1. Ajustement de la fonction de Hill pour rendre compte de la relation entre durée de l''œstrus et la variation de la quantité de lipides entre 0 et 30 jours postpartum

Dans les deux jeux de données obtenus sur les vaches Charolaises de Laqueuillle, la durée d'œstrus n'est pas affectée ni par la parité, ni par le numéro d'œstrus, ni par le nombre de congénères en œstrus simultanément (Blanc et al., 2010). Par conséquent, l'effet de la dynamique des réserves lipidiques sur la durée de l'œstrus a été établi sur l'ensemble des données acquises sans intégrer l'effet d'autres facteurs. La figure 66 représente les durées d'œstrus individuelles obtenues à Laqueuille et la durée moyenne d'œstrus observée sur les vaches de Bourges.

La variabilité observée sur les données brutes ne permettant pas de réaliser l'ajustement d'une fonction de Hill, nous avons donc travaillé à partir des durées moyennes d'œstrus calculées par tranche de 5% de variation (Figure 67).
L'équation d'ajustement obtenue est décrite par l'équation 27 et représentée sur la figure 68.

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \textbf{27}\ : \text{Durée d}'\text{oestrus (h)} = 14 + (-11) * \frac{\left(\frac{x+10}{15}\right)^3}{\frac{-11}{\left((-3{,}5)^{\frac{1}{3}}\right)^3} + \left(\frac{x+10}{15}\right)^3}$$

avec x= variation de lipides entre 0 et 30 j / lipides vêlage (%)

Cette loi de réponse a ensuite été recalée en écart par rapport au point moyen de Bourges de coordonnées (9 ; 12) par translation.

L'équation finale (Equation 28) représente l'effet de la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum sur la durée d'œstrus (Figure 69).

$$\textbf{\textit{Eq}}\ \textbf{28}\ : \text{Durée d}'\text{oestrus (h)} = \ 16 + (-11) * \frac{\left(\frac{x+19}{15}\right)^3}{\left(\frac{-11}{\left((-3{,}5)^{\frac{1}{3}}\right)^3} + \left(\frac{x+19}{15}\right)^3\right)}$$

avec x = (variation de lipides 0-30 j / lipides vêlage) $_{adapt}$ – variation de lipides 0-30/lipides vêlage) $_{equil}$ (%)

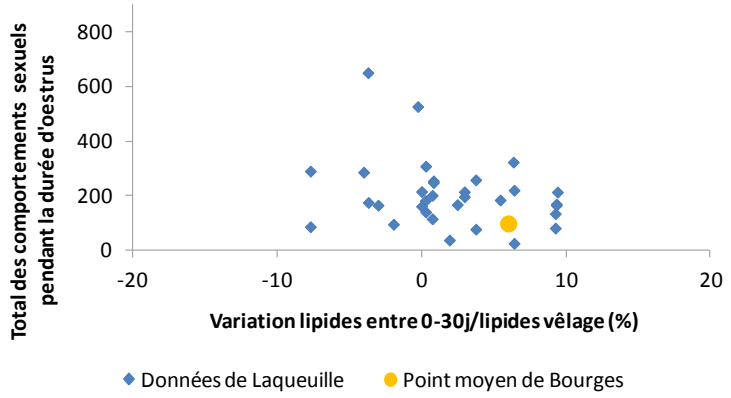


Figure 70 : Représentation du nombre total de comportements sexuels exprimés et reçus pendant la durée de l'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum et lorsque qu'il n'y a aucune autre congénère en œstrus simultanément.

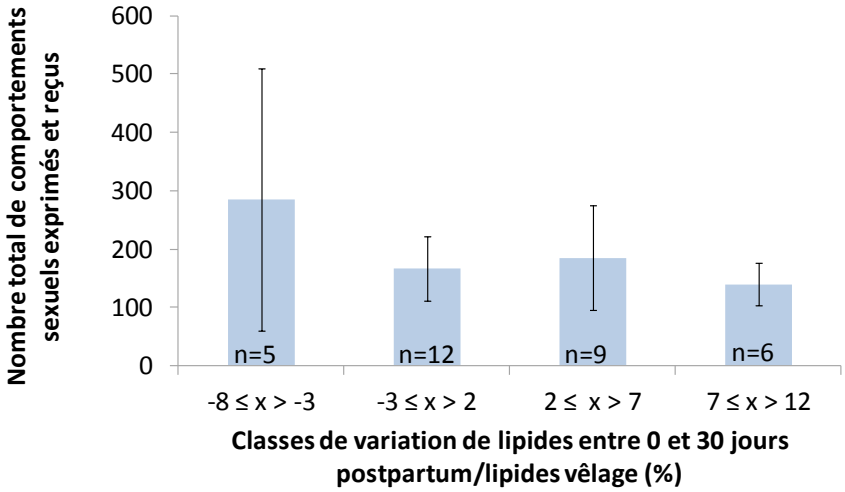


Figure 71 : Représentation du nombre total de comportements sexuels exprimés et reçus pendant l'œstrus (± écart-type) par tranches de 5% de variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum par rapport à la quantité de lipides au vêlage, lorsqu'aucune autre vache n'est en œstrus simultanément. X : variation de lipides entre 0 et 30 jours en proportion de la quantité de lipides au vêlage

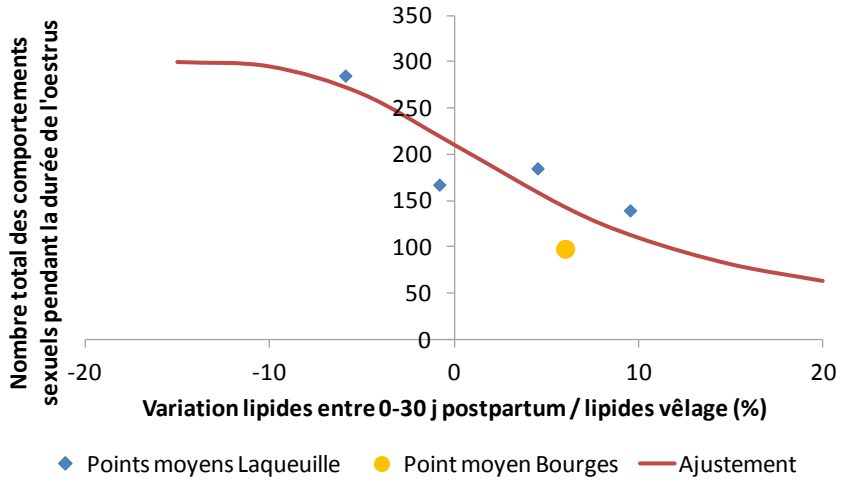


Figure 72 : Ajustement de la loi de réponse du nombre total de comportements sexuels pendant la durée d'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage et en l'absence de congénères en œstrus simultanément.

6.3.2.2.2. Ajustement de la fonction de Hill pour rendre compte de l'effet de la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum sur le nombre total de comportements sexuels (exprimés et reçus) pendant l'œstrus

Blanc et al. (2010) ont montré que la part des comportements sexuels exprimés pendant l'œstrus est influencée par le nombre de congénères en œstrus simultanément et par le numéro d'œstrus. Compte tenu de la variabilité des données et du nombre limité d'observations, seul l'effet le plus important, à savoir le nombre de congénère simultanément en œstrus a été pris en compte dans notre analyse. Par conséquent, une loi de réponse a été établie pour les œstrus pour lesquels il n'y a aucune autre vache en chaleur simultanément et une seconde loi pour les situations où une voire plusieurs congénères étaient en œstrus simultanément. Pour chaque ajustement, les données obtenues sur les œstrus n°1 et n°2 et sur des primipares et multipares ont été combinées.

- *Loi de réponse pour les cas où il n'y a aucune autre femelle en œstrus simultanément*

La figure 70 présente le nombre total de comportements sexuels enregistrés pendant l'œstrus en fonction de la variation de lipides postpartum sur les données individuelles de Laqueuille ainsi que le positionnement du point moyen de Bourges.

Tout comme pour la durée d'œstrus, les données individuelles présentent une variabilité importante. Par conséquent, nous avons ajusté une fonction de Hill sur les points moyens obtenus par tranche de 5% de variation de lipides en proportion de la quantité de lipides au vêlage (Equation 29 ; Figures 71 et 72).

$\boldsymbol{Eq\ 29}$: Nombre total de comportements sexuels

$$= 300 + (-275) * \frac{\left(\frac{x + 15}{17}\right)^3}{\left(\left(\frac{-275}{-113} - 1\right)^{\frac{1}{3}}\right)^3 + \left(\frac{(x + 15)}{17}\right)^3}$$

Avec x = variation de lipides 0-30 j / lipides vêlage (%)

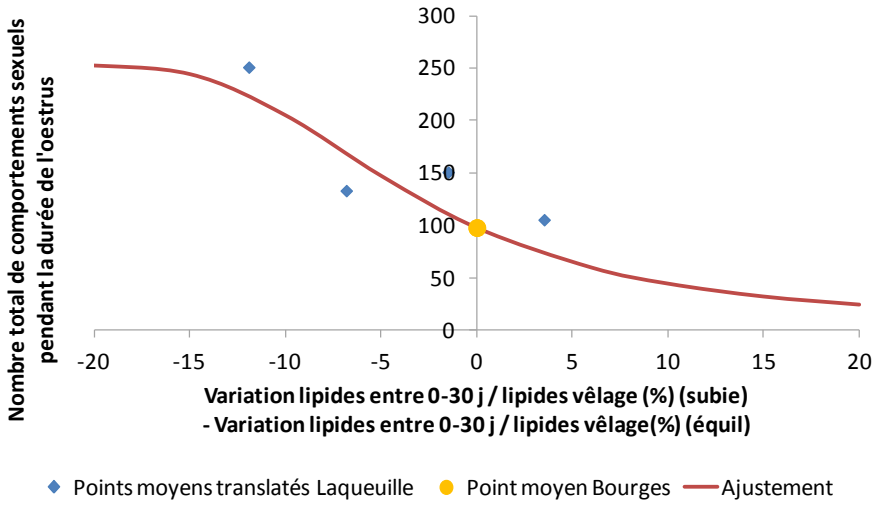


Figure 73 : Ajustement du nombre total de comportements sexuels en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en écart par rapport à la trajectoire d'équilibre.

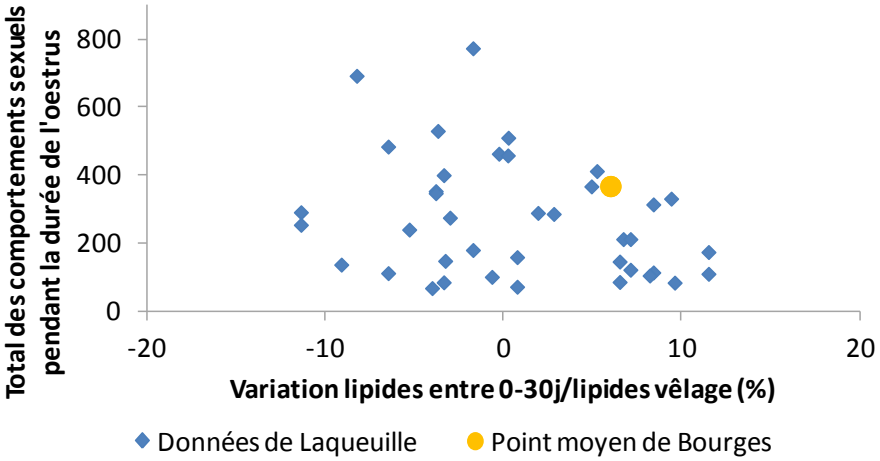


Figure 74 : Représentation du nombre de comportements sexuel pendant la durée de l'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum et lorsque qu'il y a au moins une congénère en œstrus simultanément.

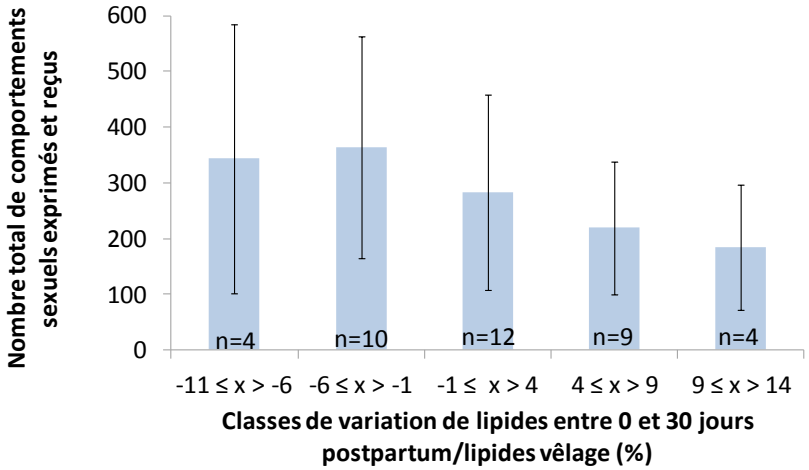


Figure 75 : Représentation des points expérimentaux moyens (± écart-type) par tranche de 5% de variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum lorsqu'une ou plusieurs congénères sont en œstrus simultanément. X : variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage.

Le recalage par rapport aux données de Bourges a permis d'établir la loi de réponse finale (Equation 30) exprimant l'effet de la variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum sur le nombre total de comportements sexuels en écart par rapport à la trajectoire nutritionnelle d'équilibre (Figure 73).

$$\boldsymbol{Eq\ 30}\ :\ \text{Nombre total de comportements sexuels} = 254 + (-251) * \frac{\left(\frac{x+21}{17}\right)^3}{\left(\left(\frac{-251}{-118}-1\right)^{\frac{1}{3}}\right)^3 + \left(\frac{(x+21)}{17}\right)^3}$$

Avec x = (variation de lipides 0-30 j / lipides vêlage)$_{adapt}$ – (variation de lipides 0-30/lipides vêlage)$_{equil}$ (%)

- *Lois de réponse pour les cas il y a au moins une autre femelle en œstrus simultanément*

La figure 74 présente les données individuelles de Laqueuille ainsi que le positionnement du point moyen de Bourges.

Comme dans le cas précédant, compte-tenu de la variabilité des données, les points moyens par tranche de 5% de variation de lipides sont présentés dans la figure 75.

D'après la figure 75, la valeur maximale du nombre total de comportements sexuel est fixée à 365. La valeur minimale est fixée à 25 (valeur minimale observée sur les données individuelles). Les autres paramètres sont fixés afin d'obtenir l'ajustement représenté sur la figure 76 et décrit par l'équation 31.

$$\boldsymbol{Eq\ 31}\ :\ \text{Nombre total de comportements sexuels} = 365 + (-340) * \frac{\left(\frac{x+15}{21}\right)^4}{\left(\left(\frac{-340}{-145}-1\right)^{\frac{1}{4}}\right)^4 + \left(\frac{x+15}{21}\right)^4}$$

Avec x = variation de lipides 0-30 j / lipides vêlage (%)

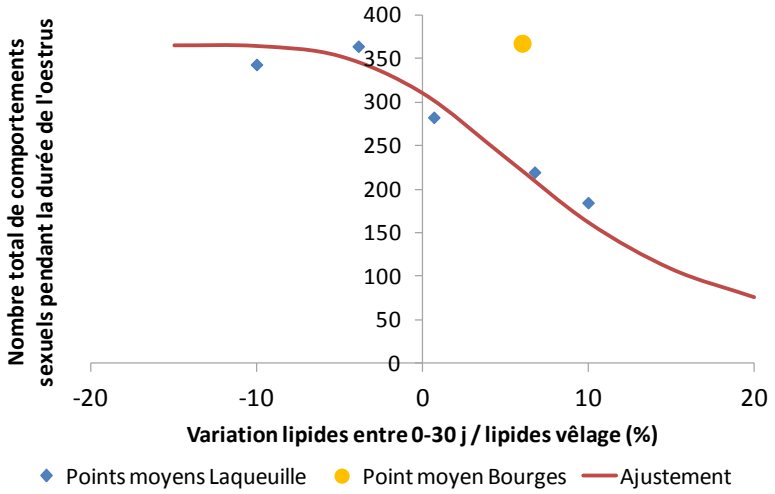


Figure 76 : Ajustement de la loi de réponse du nombre total de comportements sexuels pendant l'œstrus en fonction de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum et lorsqu'il y a présence de congénères en œstrus simultanément.

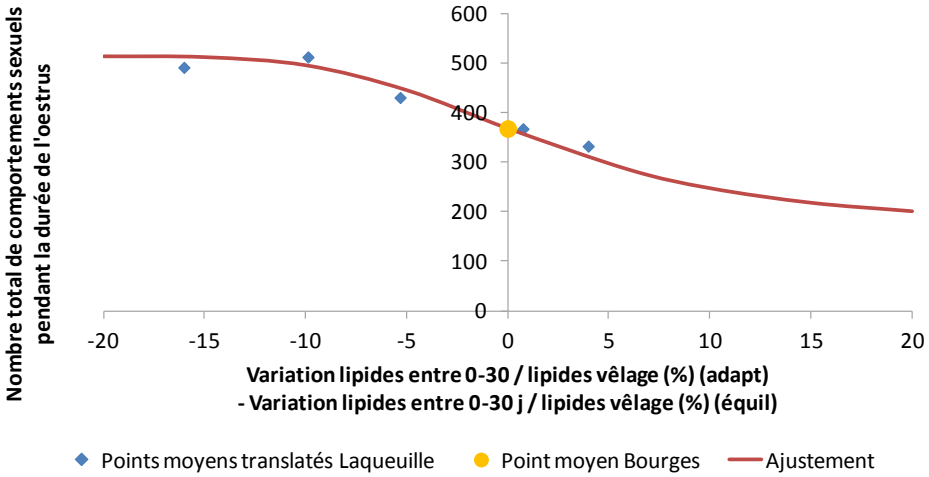


Figure 77 : Ajustement de la loi de réponse du nombre total de comportement sexuels pendant l'œstrus selon la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum en écart par rapport à Bourges et lorsqu'il y a présence de congénère en œstrus simultanément. adapt : trajectoire adaptative ; equil : trajectoire d'équilibre.

L'équation d'ajustement repositionnée par rapport aux données de Bourges devient alors la suivante (Equation 32 et Figure 77).

***Eq* 32 :** Nombre total de comportements sexuels

$$= 513 + (-340) * \frac{\left(\frac{x + 21}{21}\right)^4}{\left(\left(\frac{-340}{-145} - 1\right)^{\frac{1}{4}}\right)^4 + \left(\frac{x + 21}{21}\right)^4}$$

Avec x = (variation de lipides 0-30 j / lipides vêlage) $_{adapt}$ – (variation de lipides 0-30 / lipides vêlage) $_{equil}$ (%)

6.3.2.2.3. Récapitulatif des lois de réponse retenues en écart par rapport à la trajectoire d'équilibre

Variable de reproduction	Variable nutritionnelle	Equations
IV-cycle (primipares)	Pourcentage de lipides dans le poids vif vide au vêlage	=((59,61+7,53)*exp(-0,27 x)-7,53)+ 14
IV-cycle (multipares)	Pourcentage de lipides dans le poids vif vide au vêlage	=((59,61+7,53)*exp(-0,27 x)-7,53)-8
Durée d'œstrus	Variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage	=16+(-11)*((x+19)/15)^3/(((-11)/((-3,5)^(1/3))^3+((x+19)/(15))^3))
Nombre de comportement sexuels (absence d'œstrus simultanés)	Variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage	=254+(-251)*((x+21)/17)^3/((((-251)/(-118)-1)^(1/3))^3+(((x+21))/17)^3)
Nombre de comportements sexuels (présence d'œstrus simultanés)	Variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum en proportion de la quantité de lipides au vêlage	513+(-340)*((x+21)/21)^4/((((-340)/(-145)-1)^(1/4))^4+((x+21)/21)^4)

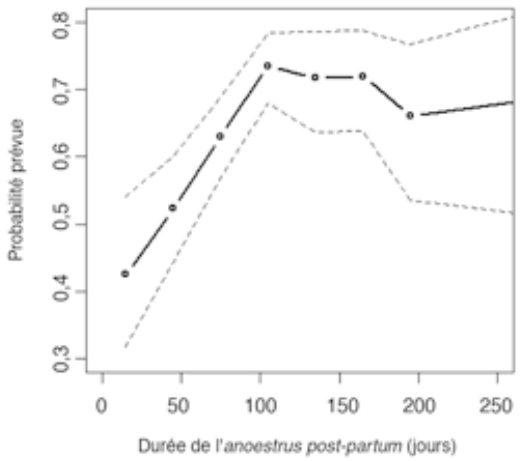


Figure 78 : Ajustement empirique de la probabilité de fécondation au premier œstrus en fonction de la durée de l'anoestrus postpartum (—●—) et intervalles de confiance à 95% (— — —) (Friggens et Labouriau, 2007).

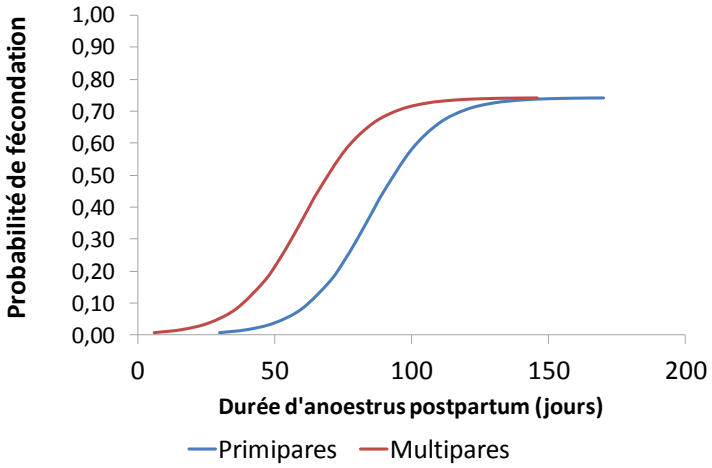


Figure 79 : Représentation de l'évolution de la probabilité de fécondation au premier œstrus selon la durée de l'anoestrus postpartum pour les primipares et multipares.

6.3.2.2.4. Lois de réponse de la probabilité de fécondation en fonction de la dynamique des réserves lipidiques

L'effet de la dynamique des réserves lipidiques sur la probabilité de fécondation est un effet indirect via les variables : durée de l'anoestrus postpartum et expression de l'œstrus qui sont toutes deux influencées par la dynamique des réserves lipidiques.

- *Probabilité de fécondation selon la durée de l'anoestrus postpartum*

Selon Friggens et Labouriau (2007), la réponse de la probabilité de fécondation à la durée de l'anoestrus postpartum est de type curvilinéaire (Figure 78).

La probabilité de fécondation au 1er œstrus en fonction de la durée d'anoestrus est décrite par Blanc et Agabriel (2008) sur des vaches primipares par l'équation 33.

$$\boldsymbol{Eq\ 33}: \text{Probabilité de fécondation (oestrus 1)} = 0{,}0006 * \frac{0{,}741}{0{,}0006 + (0{,}741 - 0{,}0006) * \exp(-0{,}084 * \text{durée anoestrus})}$$

Blanc et Agabriel (2008) ont observé une durée d'anoestrus moyenne sur les multipares inférieure de 24,1 jours à celle des primipares. Nous avons choisi d'ajuster une fonction sigmoïde (fonction logistique) pour représenter la probabilité de fécondation en fonction de la durée d'anoestrus. Les probabilités de fécondations minimales (0,0006) et maximales (0,741) rapportées par Blanc et Agabriel (2008) ont été conservées. L'équation 34 présente la loi de réponse de la probabilité de fécondation selon la durée de l'anoestrus postpartum (Figure 79) avec le paramètre α dépendant de la parité (α = 1252 pour les primipares et α= 165 pour les multipares).

$$\boldsymbol{Eq\ 34}: \text{Probabilité de fécondation (oestrus 1)} = \left(\frac{0{,}7404}{1 + \alpha * \exp(-0{,}0841 * \text{durée d}'\text{anoestrus})}\right) + 0{,}0006$$

- *Probabilité de fécondation selon l'expression de l'œstrus*

Nous avons considéré que la probabilité de fécondation dépend du niveau d'expression de l'œstrus, que nous définissons comme la combinaison de la durée et de l'intensité de l'œstrus. Nous avons choisi d'ajuster une fonction sigmoïde (fonction de Hill) pour représenter l'évolution de la probabilité de fécondation (entre 0 et 1) en fonction du niveau d'expression de l'œstrus. Un ajustement empirique a été réalisé à partir des données acquises au cours des expérimentations réalisées à Laqueuille.

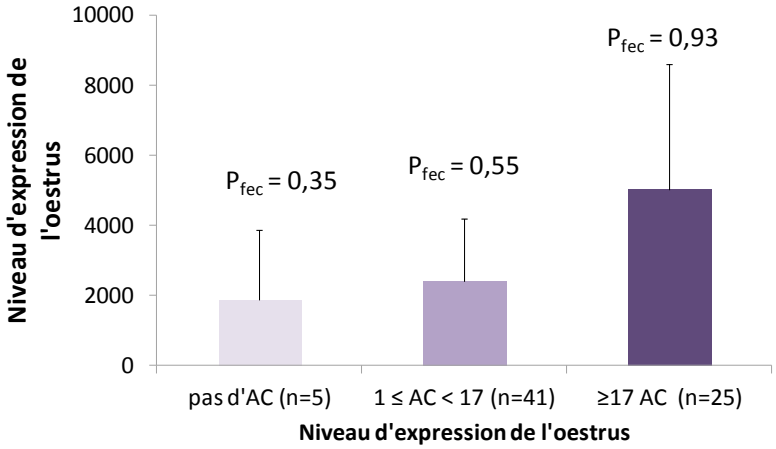


Figure 80 : Niveau moyen d'expression de l'œstrus et probabilités de fécondations (P_{fec}) associées pour les 3 classes de niveau d'expression de l'œstrus déterminées par rapport au nombre d'acceptation de chevauchement (AC) par œstrus. Les probabilités de fécondation sont estimées par la fonction de Hill retenue.

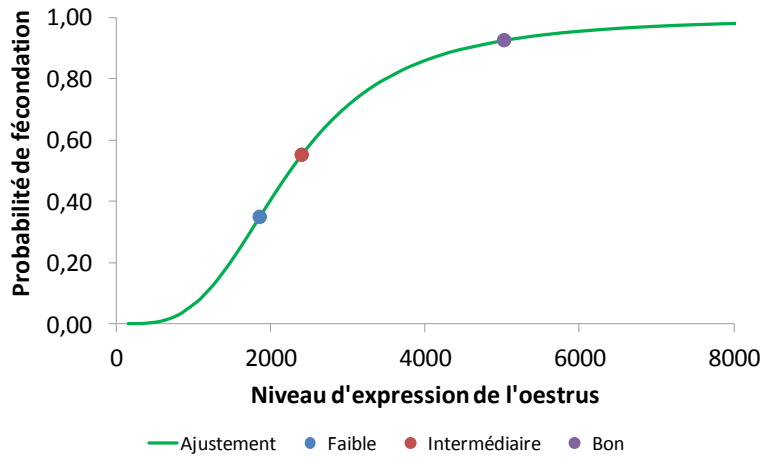


Figure 81 : Fonction de Hill permettant de représenter la réponse de la probabilité de fécondation au niveau d'expression de l'œstrus et positionnement des points moyens calculés par classe de niveau d'expression de l'œstrus

A partir de cette base de données, le niveau d'expression minimal observé est de 148. Les œstrus pour lesquels il n'y a aucune acceptation de chevauchement (n=5) ont un niveau d'expression de l'œstrus moyen de 1856 ± 2003. Chez la vache laitière, les lots de vaches exprimant uniquement des signes discrets (signes sexuels secondaires hors chevauchements) pendant l'œstrus ont des taux de gestation moyen de 28% (Cutullic et al., 2006) et 34% (Freret et al., 2011). Par conséquent, pour les vaches allaitantes qui n'ont pas exprimé d'acceptation de chevauchement, la probabilité de fécondation est fixée à 0,35. Le point moyen des vaches n'exprimant pas d'acceptation de chevauchement (1856 ; 0,35) est choisi comme point d'inflexion de la fonction de Hill. A partir de ces données, l'équation 35 décrit la réponse de la probabilité de fécondation au niveau d'expression de l'œstrus.

$\boldsymbol{Eq\ 35}$: Probabilité de fécondation

$$= \frac{\left(\frac{\text{niveau d}'\text{expression de l}'\text{oestrus} - 148}{1708}\right)^3}{\left(\left(\frac{1}{0{,}35} - 1\right)^{\frac{1}{3}}\right)^3 + \left(\frac{\text{niveau d}'\text{expression de l}'\text{oestrus} - 148}{1708}\right)^3}$$

Trois classes de niveau d'expression de l'œstrus ont été considérées en fonction du nombre d'acceptation de chevauchement. Sur l'ensemble des œstrus pour lesquels il y a des acceptations de chevauchement, le nombre moyen d'acceptation de chevauchement par œstrus est de 17 ± 17. Les trois classes sont qualifiées comme suit :

- Pas d'acceptation de chevauchement (Faible)
- Entre 1 et 16 acceptations de chevauchement (Intermédiaire)
- 17 acceptations de chevauchement et plus (Bon)

D'après l'ajustement retenu, un niveau d'expression de l'œstrus « intermédiaire » engendre une probabilité de fécondation de 0,55 ; tandis qu'un niveau « bon » niveau d'expression de l'œstrus se traduit par une probabilité de fécondation de 0,93 (Figure 80).

Ces résultats sont supérieurs à ceux rapportés chez la vache laitière (36% et 50% (Cutullic et al., 2006; Freret et al., 2011) et 45,3% et 45,9% (Freret et al., 2011) pour des niveaux d'expression intermédiaire et bon respectivement. Cependant, cette différence peut s'expliquer par une définition des classes de niveau d'expression de l'œstrus légèrement différente et par le fait que la fertilité de la vache allaitante est supérieure à celle observée chez la vache laitière.

L'ajustement de la probabilité de fécondation ainsi que les points moyens par classes de niveau d'expression de l'œstrus sont présentés sur la figure 81.

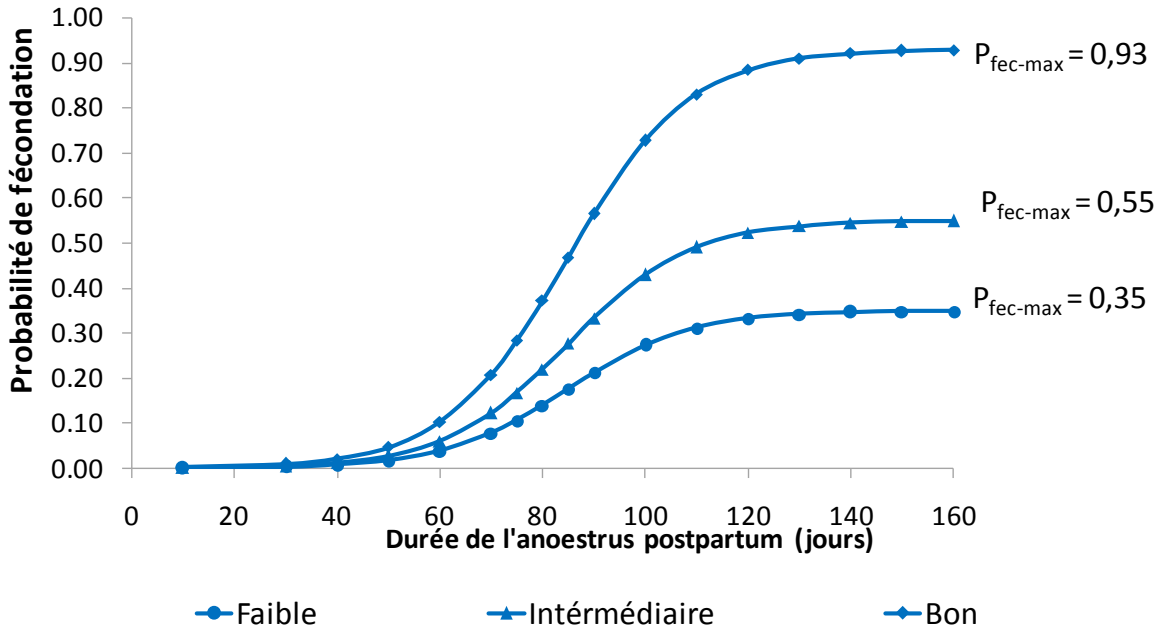


Figure 82 : Représentation des ajustements retenus pour représenter la probabilité de fécondation au premier œstrus en fonction de la durée d'anoestrus postpartum et du niveau d'expression de l'œstrus chez les primipares.

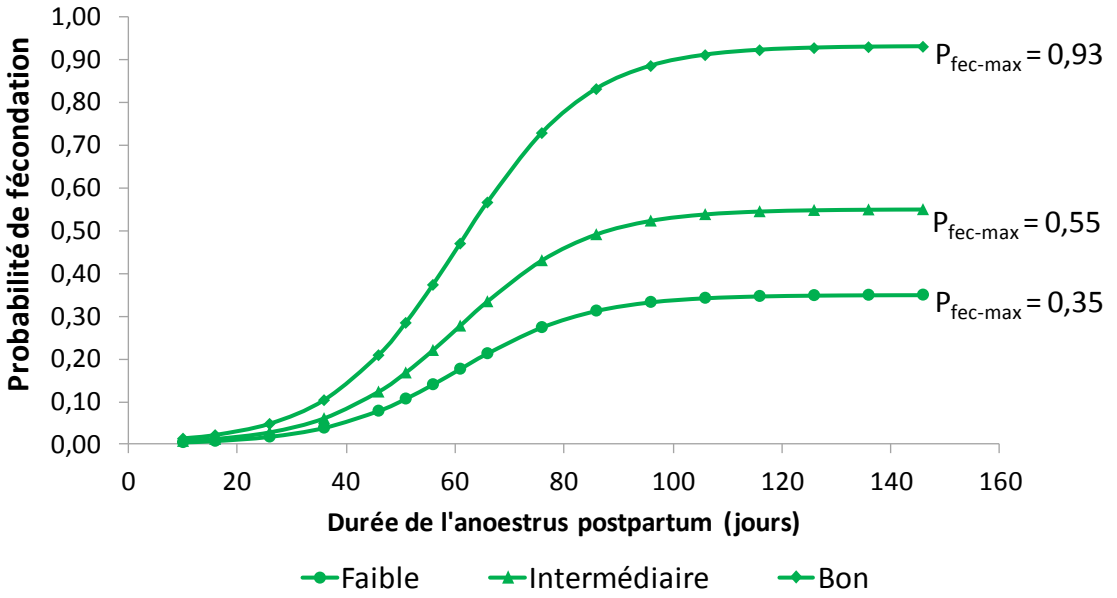


Figure 83 : Représentation des ajustements retenus pour représenter la probabilité de fécondation au premier œstrus en fonction de la durée d'anoestrus postpartum et du niveau d'expression de l'œstrus chez les multipares.

Les trois gammes d'expression de l'œstrus sont caractérisées par l'intensité d'expression de l'œstrus :

Expression de l'œstrus	Valeur de l'intensité d'expression de l'œstrus (sans unité)
Faible	<1856
Intermédiaire	1856< > 2400
Bon	2400<

Sur l'ensemble des œstrus de la base de données (n=71), le niveau d'expression moyen est de 3825 ± 2853 ce qui donne une probabilité de fécondation de 0,77. Le taux de gestation moyen observé sur les lots expérimentaux était de 77% ce qui permet de valider la cohérence de la loi de réponse établie.

- *Probabilités de fécondation finales retenues en fonction du numéro d'œstrus*

Œstrus 1 :

La probabilité de fécondation au premier œstrus dépend de la durée de l'anoestrus postpartum et du niveau d'expression de l'œstrus. On considère que le niveau d'expression de l'œstrus module la loi de réponse représentant l'effet de la durée de l'anoestrus postpartum sur la probabilité de fécondation à travers la probabilité maximale atteinte.

Ainsi, les lois de réponse finales retenues pour représenter la probabilité de fécondation au premier œstrus en fonction de la parité, la durée de l'anoestrus postpartum et le niveau d'expression de l'œstrus sont décrites par l'équation 36 et représentées sur les figures 82 et 83.

$$\boldsymbol{Eq\ 36}: \text{Probabilité de fécondation (oestrus 1)} = \left(\frac{\beta}{1 + \alpha * \exp(-0{,}0841 * \text{durée d}'\text{anoestrus})}\right) + 0{,}0006$$

Avec $\boldsymbol{\beta}$ représentant la probabilité maximale atteinte en fonction du niveau d'expression de l'œstrus et α étant le paramètre lié à la parité.

		Valeur du paramètre
Parité (α)	Primipares	1252
	Multipares	165
Expression de l'œstrus ($\boldsymbol{\beta}$)	Faible	0,35
	Intermédiaire	0,55
	Bon	0,93

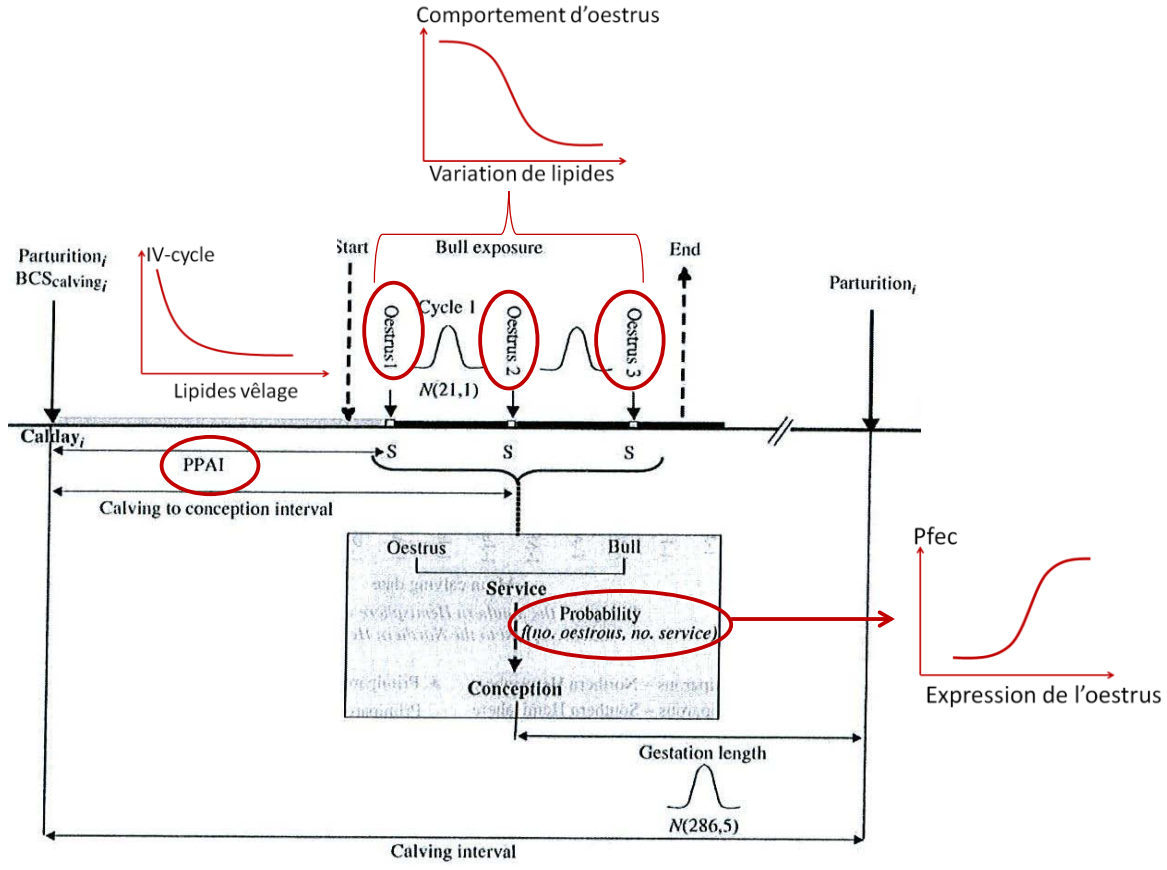


Figure 84 : Modèle d'élaboration de la performance de reproduction selon l'écart entre la trajectoire adaptative et la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Adapté de Blanc et Agabriel (2008).

Œstrus suivants :

La probabilité de fécondation dépend du numéro d'œstrus et du niveau d'expression de l'œstrus. Les probabilités de fécondation en fonction du numéro d'œstrus rapportée par Blanc et Agabriel (2008) sont considérées comme étant les probabilités maximales. Par conséquent, l'ajustement de la probabilité de fécondation selon le numéro d'œstrus et le niveau d'expression de l'œstrus est décrit par l'équation 37.

***Eq* 37 :** Probabilité de fécondation

$$= \gamma * \frac{\left(\frac{\text{niveau d}'\text{expression de l}'\text{oestrus} - 148}{1708}\right)^3}{\left(\frac{\gamma}{(0{,}35-1)^{\frac{1}{3}}}\right)^3 + \left(\frac{\text{niveau d}'\text{expression de l}'\text{oestrus} - 148}{1708}\right)^3}$$

Avec γ représentant la probabilité maximale selon le numéro de l'œstrus. Les valeurs de γ sont celles rapportées par Blanc et Agabriel (2008) pour les œstrus 2 et 3. D'après Friggens et Labouriau (2007), la probabilité de fécondation en fonction du numéro d'œstrus reste stable au-delà de l'œstrus 3. Par conséquent, la valeur γ retenue pour l'œstrus 3 est appliquée aux œstrus suivants.

Numéro d'œstrus	Valeur du paramètre γ
2	0,77
3	0,75
4	0,75
5	0,75
6	0,75

6.3.2.2.5. Elaboration de la performance de reproduction

La figure 84 représente le modèle d'élaboration de la performance de reproduction en fonction des déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre qui regroupe la formalisation des différentes lois de réponses présentées précédemment.

L'intervalle vêlage-reprise de cyclicité est influencé par l'écart entre trajectoire adaptative et trajectoire d'équilibre au moment du vêlage. L'expression de l'œstrus, caractérisée par une durée et une intensité d'œstrus est modulée par l'écart de variation de lipides postpartum entre les trajectoires adaptatives et d'équilibre. Enfin, dans notre modèle, la probabilité de fécondation dépend de la durée de l'anoestrus postpartum, du numéro d'œstrus et du niveau d'expression de l'œstrus. Cela suppose donc que la probabilité de fécondation est modulée à la fois par la quantité (à

travers l'effet de la durée de l'anoestrus postpartum) et la variation des réserves lipidiques (à travers l'effet de l'expression de l'œstrus).

→ La principale originalité de la démarche développée pour décrire ce modèle d'élaboration de la performance de reproduction en lien avec les trajectoires nutritionnelles adaptatives des animaux est de repositionner l'effet de la contrainte nutritionnelle par rapport à une situation d'équilibre. Cela se matérialise par la nécessité d'acquérir deux types de données :

- Des données en situations d'équilibre où les animaux sont nourris selon les recommandations alimentaires et où les conditions nutritionnelles sont stables et maîtrisées sur plusieurs lactations

- Des données en situation de contraintes nutritionnelles qui génèrent des déviations nutritionnelles et des écarts de réponse sur les composantes de la performance de reproduction

Les lois de réponse établies permettent de représenter l'évolution d'une composante de la performance de reproduction en fonction de la quantité de lipides au vêlage ou de la variation de lipides sur les 30 premiers jours postpartum. Ces lois de réponse ont ensuite été repositionnées par rapport aux données d'équilibre afin d'exprimer une loi de réponse en écart par rapport à la trajectoire d'équilibre. L'intégration des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative et des lois de réponse ont permis de construire le modèle informatique.

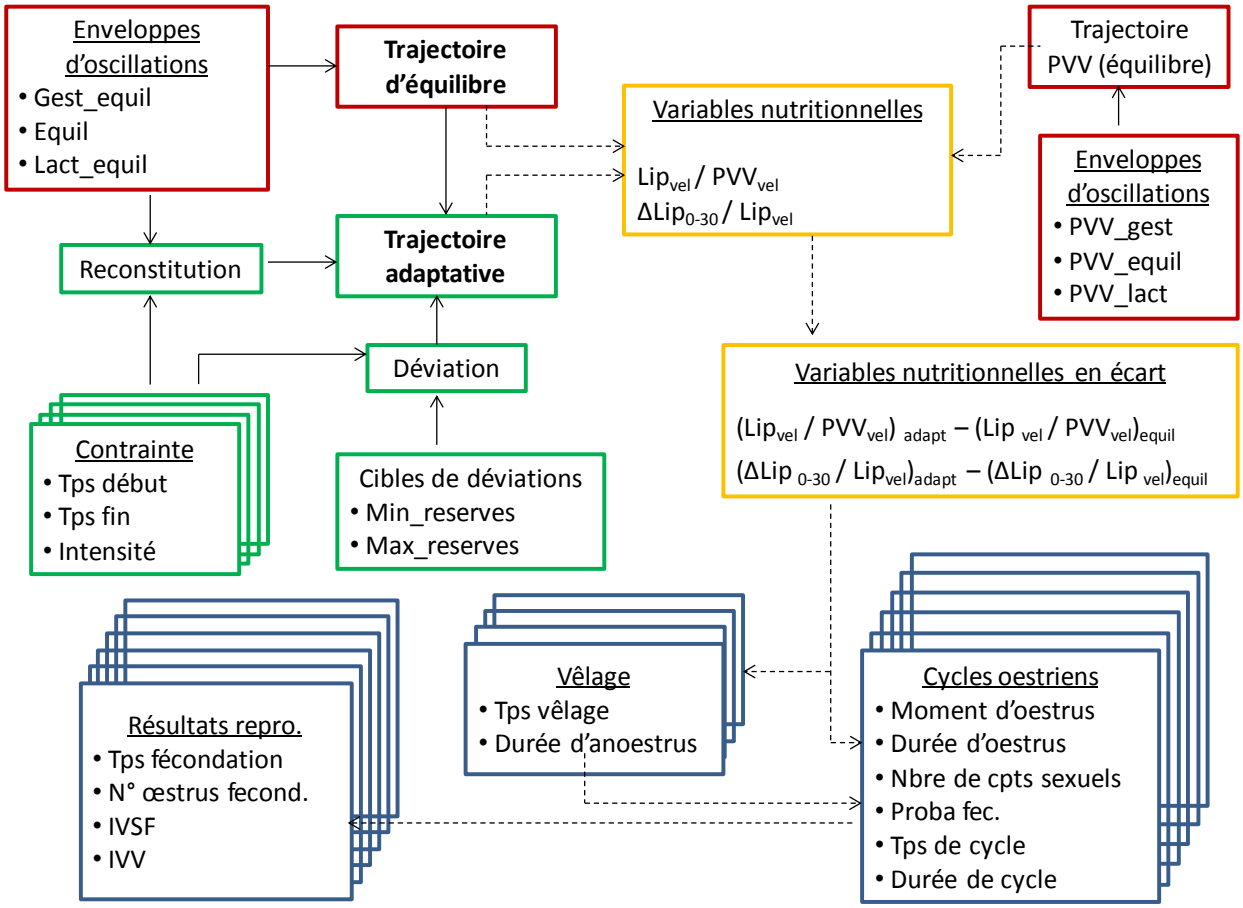


Figure 85 : Représentation schématique du modèle informatique. Rouge : Poids vif vides et lipides à l'équilibre ; Vert : contrainte et lipides induits par la contrainte ; Jaune : variables nutritionnelles calculées ; Bleu : Reproduction. Les traits pointillés représentent le calcul des variables de sorties. PVV_gest : poids vif vide en gestation ; PVV_equil : poids vif vide à l'entretien ; PVV_lact : poids vif vide en lactation ; PVVvel : poids vif vide au vêlage ; IVSF : intervalle vêlage-saillie fécondante ; IVV : intervalle vêlage – vêlage ; Lipvel : quantité de lipides au vêlage ; Δlip 0-30 : variation de lipides entre 0 et 30 jours postpartum ; gest_equil : trajectoire des lipides d'équilibre en gestation ; equil : trajectoire des lipides à l'entretien ; lact-equi : trajectoire des lipides en lactation ; min_réserves : quantité minimale de réserves lipidiques en cas de contrainte ; max-reserves : quantité maximale de réserves lipidiques en cas de contrainte

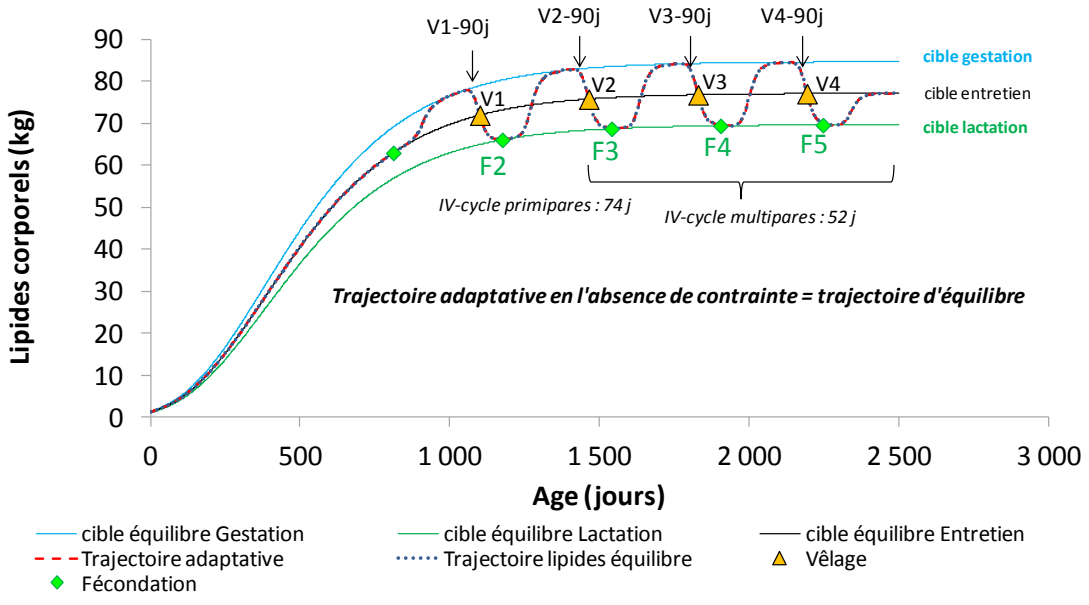


Figure 86 : Simulations des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative en situation d'absence de contrainte alimentaire. La dynamique de ces trajectoires au cours des 4 lactations résulte de la réussite de la reproduction : retour de cyclicité postpartum et réussite de la fécondation. La durée de gestation est fixée à 290 jours.

7. Analyse du comportement du modèle

7.1. Structure du modèle informatique

Le modèle informatique est constitué d'un modèle des trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative, d'un modèle d'élaboration de la performance de reproduction et d'un modèle des interrelations. La dynamique de simulation s'étend de la naissance jusqu'à la fin de la 4ème lactation et le pas de temps retenu est le jour. Le modèle de la reproduction est décomposé en 4 sous-modèles affectés chacun à une lactation. Pour chaque lactation, 6 cycles oestriens sont possibles.

Les contraintes nutritionnelles peuvent intervenir à tout moment de la vie productive de l'animal et peuvent correspondre à des sous-alimentations (intensité de contrainte <1) ou à des suralimentations (intensité de contrainte >1). Celles-ci entrainent des déviations de part et d'autre de la trajectoire d'équilibre (situation de référence pour laquelle l'intensité de contrainte = 1). Le modèle permet de simuler plusieurs contraintes successives sur l'ensemble de la carrière productive de la vache. Ces contraintes sont caractérisées par 3 paramètres : leur intensité, le temps de début d'application de la contrainte (t_{deb}) et son temps de fin (t_{fin}).

La figure 85 est une représentation simplifiée de la structure du modèle informatique.

7.2. Comportement du modèle en situation d'absence de contrainte alimentaire

Le modèle simule l'évolution des lipides corporels de la naissance à la 4ème lactation (Figure 86). En absence de contrainte alimentaire (intensité de contrainte = 1) la trajectoire d'équilibre et la trajectoire adaptative sont confondues. Les intervalles vêlage-saillie fécondante et vêlage-vêlage correspondent aux valeurs de référence observées sur les données de Bourges.

7.3. Une trajectoire adaptative différente selon le stade physiologique de la vache au moment de la contrainte

Deux contraintes nutritionnelles d'intensités 0,80 (forte sous-alimentation) et de durées égales à 90 jours ont été réalisées. La première contrainte débute à la fécondation et se positionne donc sur

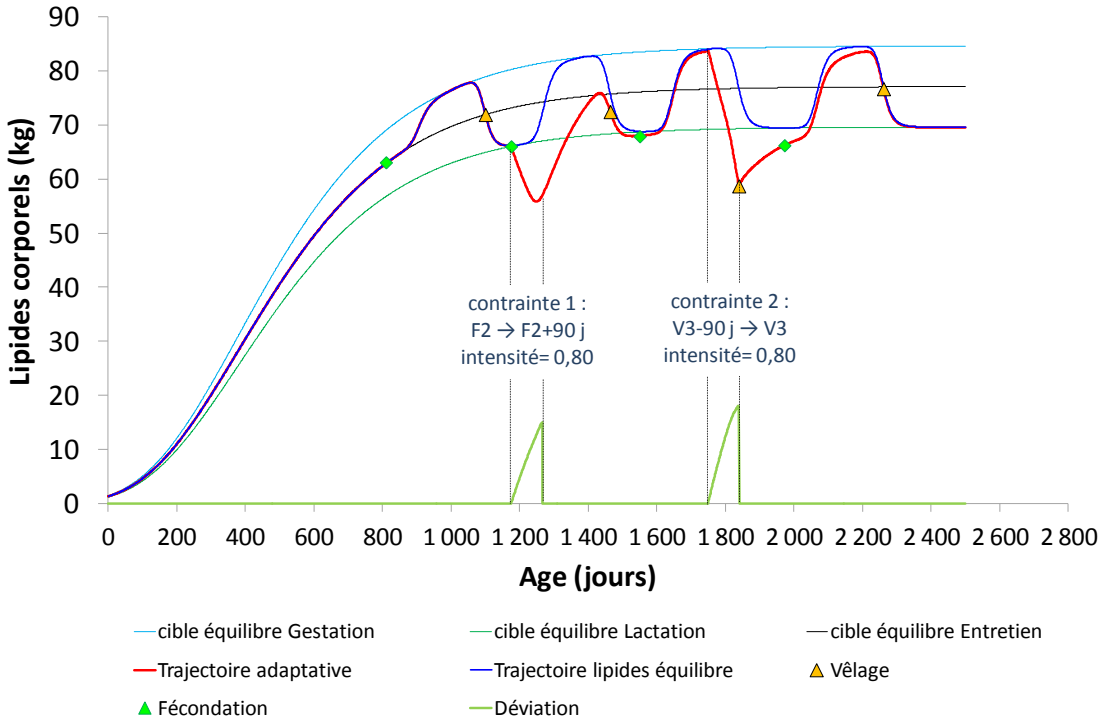


Figure 87 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par deux contraintes de mêmes durée et intensité mais réalisées en début (contrainte 1) ou fin (contrainte 2) de gestation. L'amplitude de la déviation entre la trajectoire d'équilibre et la trajectoire adaptative dépend du moment du cycle de production où se réalise la contrainte.

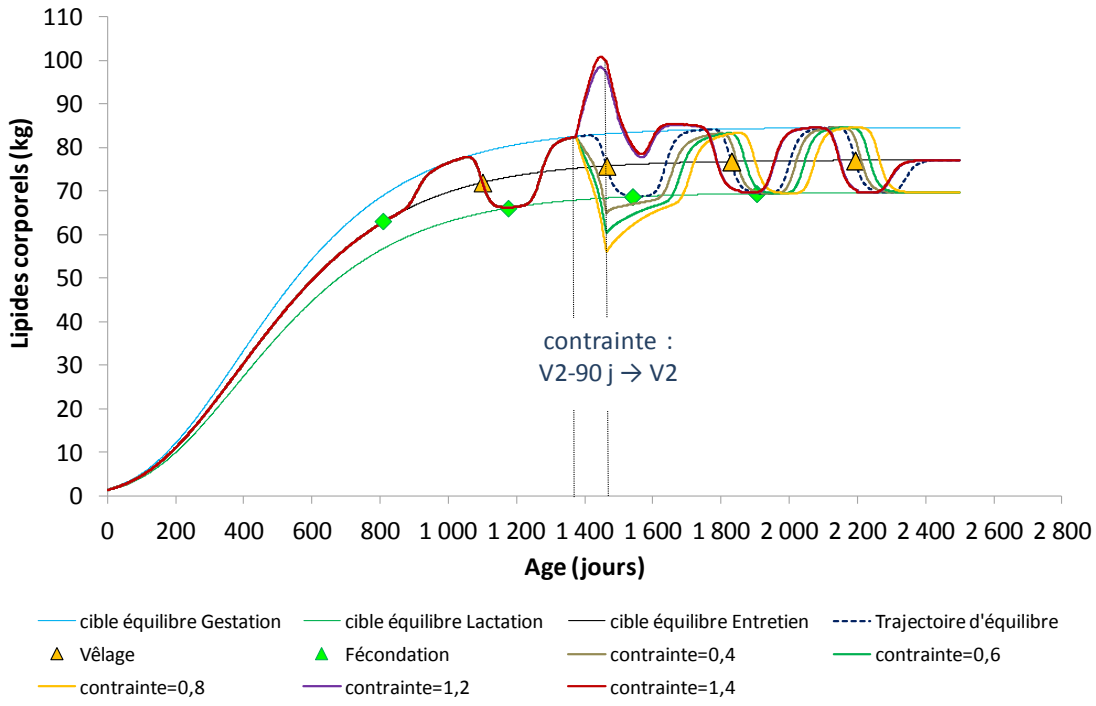


Figure 88 : Effet de l'intensité d'une contrainte alimentaire s'appliquant au cours des 90 jours précédant le second vêlage (fin de gestation) sur la dynamique des trajectoires adaptatives. La trajectoire en pointillés est celle qui correspond à la situation de référence (trajectoire d'équilibre). Les contraintes inférieures à 1 correspondent à des sous-alimentations et les contraintes supérieures à 1 correspondent à des suralimentations.

une période pendant laquelle la trajectoire téléonomique est sur une tendance de reconstitution des réserves. La seconde contrainte débute 90 jours avant le vêlage et se situe donc pendant une période où la trajectoire téléonomique est sur une tendance de mobilisation des réserves lipidiques. La trajectoire adaptative induite par ces deux contraintes est représentée sur la figure 87.

Les forces motrices de l'évolution téléonomique des réserves lipidiques sont toujours présentes en cas de contraintes nutritionnelles et modulent la déviation de la trajectoire adaptative. En effet, la déviation induite par la contrainte est plus faible lorsque la trajectoire téléonomique est sur une tendance de reconstitution des réserves (début de gestation) comparée à une situation où la contrainte s'exerce sur une tendance de mobilisation des réserves (fin de gestation).

→ Le modèle permet bien de représenter que l'effet d'une même contrainte diffère selon la tendance de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre pendant la période de contrainte.

7.4. Relations entre trajectoires nutritionnelles adaptatives et performance de reproduction

7.4.1. Conséquences d'une contrainte pendant le dernier tiers de gestation

Une contrainte a été réalisée pendant le derniers tiers de la deuxième gestation (-90 jours avant le deuxième vêlage jusqu'au deuxième vêlage). Une analyse de sensibilité a été menée afin de quantifier l'effet de l'intensité de la contrainte alimentaire sur les dynamiques des trajectoires adaptatives et la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité post-partum. Dans cette analyse, l'intensité de la contrainte a varié entre 0,4 (faible sous-alimentation) et 1,4 (forte suralimentation), la situation de référence (équilibre) étant obtenue pour une intensité de contrainte égale à 1 (Figure 88).

La contrainte ayant eu lieu 90 jours avant le deuxième vêlage, seule la durée de l'anoestrus 2 est modifiée. En effet, la contrainte appliquée en fin de gestation entraîne un écart de la quantité de lipides au vêlage par rapport à la trajectoire d'équilibre. Plus l'intensité de la sous-alimentation est élevée (de 0,4 à 0,8), plus cet écart est important et se répercute sur la durée de l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité post-partum qui s'accroit de façon exponentielle (Figure 89). Pour les situations de sur-alimentation (intensité de contrainte >1) la durée de cet intervalle tend vers un seuil minimal d'une dizaine de jours. Des reprises de cyclicité aussi précoces ne s'observent que très rarement chez la vache allaitante en raison de l'effet de l'allaitement (tétée par le veau) qui n'est pas représenté dans notre modèle. A la fin de la contrainte, les trajectoires adaptatives sont attirées vers la

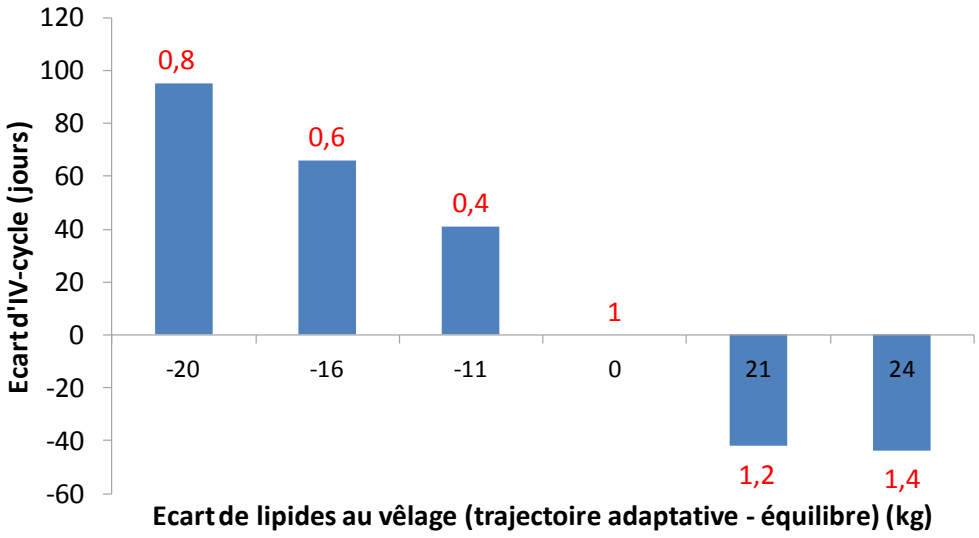


Figure 89 : Relation entre l'écart de lipides au vêlage obtenu entre la trajectoire adaptative et la trajectoire d'équilibre et l'écart de durée de l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité (IV-cycle) postpartum engendré. En rouge : intensité de contrainte.

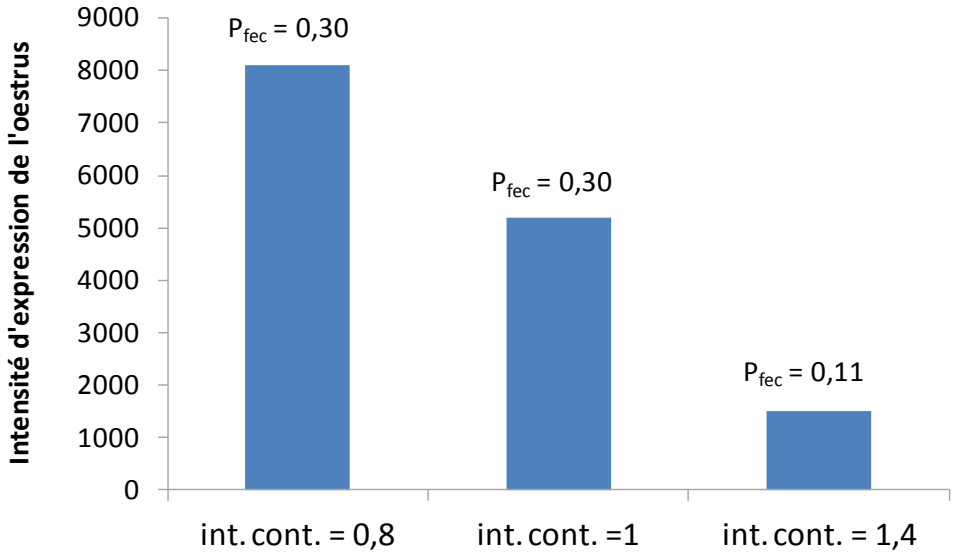


Figure 90 : Intensités d'expression de l'œstrus et probabilités de fécondation (P_{fec}) associées pour différentes intensités de contraintes (int.cont.) et une durée d'anoestrus postpartum de 52 jours.

trajectoire d'équilibre mais avec un décalage dans le temps qui est dû aux effets de la contrainte alimentaire sur la reprise de cyclicité post-partum (variabilité de l'intervalle vêlage-saillie fécondante en deuxième lactation). Par conséquent, les performances de reproduction prédites sur les lactations suivantes ne sont plus affectées.

La relation entre l'écart de lipides au vêlage induit par différents niveaux d'intensité de contrainte testés et l'écart engendré sur la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum par rapport à la situation d'équilibre (intensité de contrainte = 1) est représentée sur la figure 89.

Ce résultat indique que pour une sous-alimentation forte (intensité de contrainte = 0,8), le modèle prédit un écart de -20 kg de lipides par rapport à une situation sans contrainte (intensité de contrainte = 1). Cet écart de lipides entraîne un allongement de 95 jours de la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité post-partum. Dans les données expérimentales obtenues à Laqueuille en 2009 (pas de restriction prepartum) et en 2010 (restriction nutritionnelle pendant le derniers tiers de gestation), l'écart de lipides au vêlage entre les vaches correctement alimentées et les vaches restreintes en fin de gestation était de -44 kg. Cet écart a entraîné un allongement de la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité de 26 jours.

→ Ces résultats soulignent la capacité du modèle à représenter la variation de la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité post-partum induite par une déviation de la trajectoire d'équilibre au moment du vêlage. Par contre, la quantification de la déviation de la trajectoire d'équilibre et des conséquences sur la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité post-partum ne permet pas de retrouver les ordres de grandeur des données expérimentales. Dans le modèle, un écart de lipides plus faible que les données expérimentales engendre un allongement de l'anoestrus postpartum plus élevé, indiquant la nécessité de mieux calibrer la loi de réponse utilisée.

7.4.2. Conséquences d'une contrainte de 120 jours en début de lactation sur la performance de reproduction

L'effet d'une contrainte de longue durée (120 jours) appliquée en période post-partum sur les composantes de la performance de reproduction a également fait l'objet d'une analyse de sensibilité. L'intensité d'expression de l'œstrus (produit entre la durée de l'œstrus et le nombre total de comportements sexuels), associée à chacune des situations de contrainte alimentaire (sous-alimentation intense : 0,8 *vs* sur-alimentation importante : 1,4) que nous avons testé de part et d'autre de la situation d'équilibre (intensité contrainte = 1) est représentée sur la figure 90. Dans chacun de ces 3 cas, la durée de l'intervalle vêlage – reprise de cyclicité post-partum reste la même (52 jours), ce qui est normal puisque la quantité de lipides au vêlage est identique (la contrainte ne

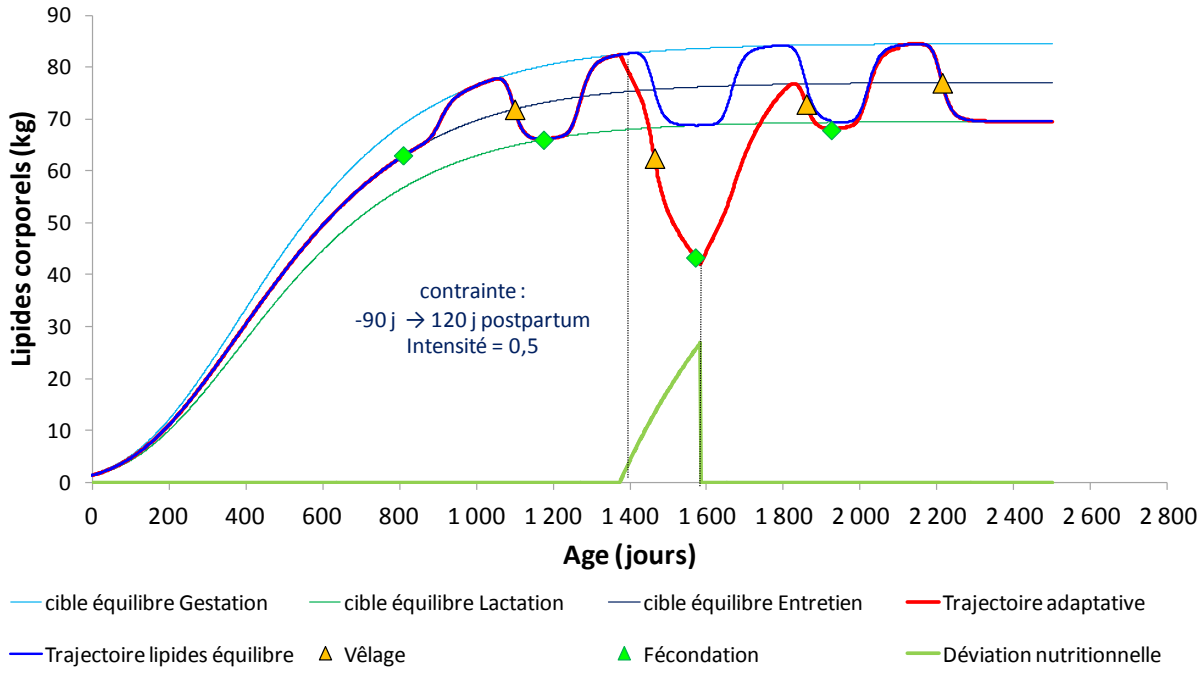


Figure 91 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par une contrainte d'intensité 0,5 réalisée entre -90 jours et +120 jours postpartum.

débute qu'au moment du vêlage). En revanche la probabilité de fécondation au premier œstrus varie selon les trois situations simulées (Figure 90). L'expression de l'œstrus est améliorée suite à une sous-alimentation réalisée en période postpartum (effet de la variation des lipides dans les 30 jours post-partum sur l'expression de l'œstrus). Les probabilités de fécondation au premier œstrus sont relativement faibles, même lorsque l'intensité d'expression de l'œstrus est élevée (cas d'une intensité de contrainte de 0,8). Cela s'explique par une durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum relativement courte (52 jours).

Lorsque la durée de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité est modifiée, les probabilités de fécondation varient également. Pour une bonne expression de l'œstrus (intensité de contrainte = 0,8), l'allongement de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum de 52 à 70 jours, entraîne une amélioration de la probabilité de fécondation qui passe de 0,30 à 0,64.

→ Ces résultats soulignent l'aptitude du modèle à rendre compte d'une part de l'impact d'une contrainte nutritionnelle postpartum sur l'intensité d'expression de l'œstrus et d'autre part du fait que la probabilité de fécondation au premier œstrus dépend à la fois de la durée de l'anoestrus postpartum et de l'intensité d'expression de l'œstrus.

7.4.3. Conséquences d'une contrainte combinée fin de gestation (90 j) et début de lactation (120 j)

La trajectoire adaptative induite par une contrainte d'intensité 0,5 réalisée en fin de gestation (derniers tiers de gestation) et en début de lactation (120 premiers jours postpartum) est représentée sur la figure 91.

Cette situation réunit les conditions pour avoir une probabilité de fécondation élevée. En effet, la restriction nutritionnelle prepartum allonge la durée de l'anoestrus et la restriction nutritionnelle postpartum améliore l'expression de l'œstrus. Par conséquent, la probabilité de fécondation au premier œstrus est de 0,91, contre 0,30 en l'absence de contrainte. Cependant, en raison de l'allongement de la durée d'anoestrus postpartum, la fécondation est plus tardive puisqu'elle a lieu à 105 jours postpartum au lieu de 75 jours postpartum en l'absence de contrainte.

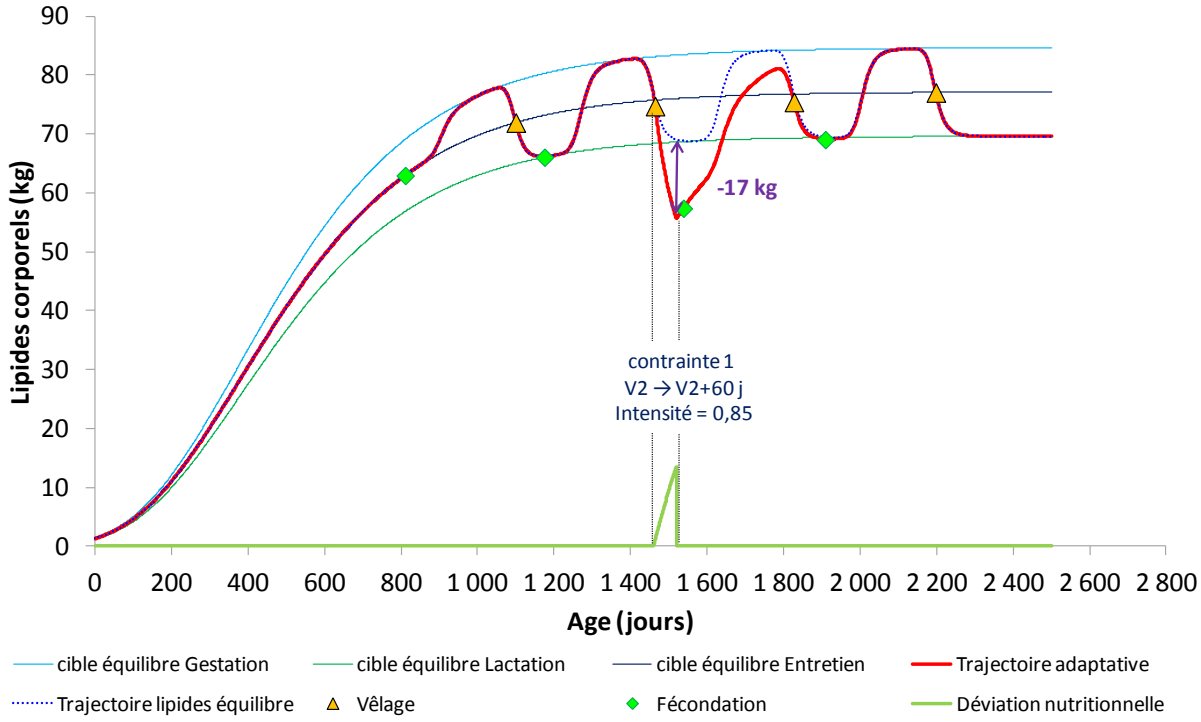


Figure 92 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par une sous-alimentation intense (0,85) mais de courte durée (60 jours) réalisée en début de deuxième lactation.

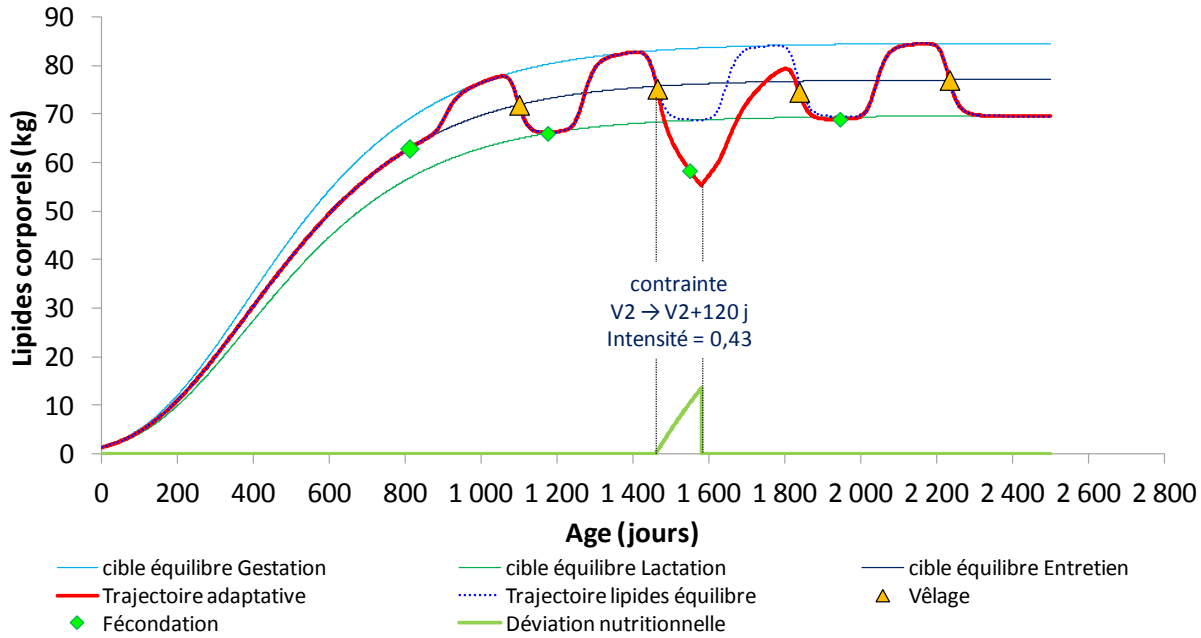


Figure 93 : Représentation de la trajectoire adaptative induite par une contrainte longue (120 jours) et d'intensité modérée (0,43) réalisée en début de deuxième lactation.

→ Ce résultat met en évidence la capacité du modèle à représenter la compensation qu'il existe entre les composantes de la performance de reproduction à deux niveaux :

- ***l'allongement de la durée d'anoestrus permet une amélioration de la probabilité de fécondation au 1er œstrus.***
- ***une même restriction nutritionnelle peut dégrader une composante de la performance de reproduction (durée de reprise de cyclicité post-partum) et en améliorer une autre (expression de l'œstrus) ce qui aboutit finalement à une probabilité de fécondation élevée (0,91).***

7.5. Evaluation des conséquences associées à différents profils de perturbations nutritionnelles

- *Sous-alimentation intense mais de courte durée*

Une contrainte nutritionnelle d'intensité 0,85 (forte sous-alimentation) a été réalisée entre le vêlage et 60 j postpartum. Cette contrainte entraîne une variation de lipides de -17 kg par rapport à la situation de la trajectoire d'équilibre, une durée d'anoestrus de 73 jours et un IVSF de 74 jours. Dans ce cas, la fécondation s'opère au 1er œstrus (Figure 92).

- *Sous alimentation longue mais modérée*

Une contrainte d'intensité 0,43 (faible sous-alimentation) réalisée entre le deuxième vêlage et 120 jours postpartum engendre une variation de lipides de -17 kg, une durée d'anoestrus de 61 jours et un IVSF de 85 jours, ce qui signifie que la fécondation n'a lieu que sur le 2ème œstrus (Figure 93).

→ La comparaison de ces deux exemples met en évidence, que le modèle permet de représenter les effets sur la performance de reproduction :

- ***D'une même variation de lipides induite par deux types de contraintes différentes (courte et intense vs longue et modérée),***
- ***que la variation de la performance de reproduction induite par une contrainte alimentaire peut être différente selon le type de contrainte, malgré une variation de lipides identique.***

Cette potentialité du modèle pourrait permettre de tester les conséquences de différentes stratégies nutritionnelles sur la performance de reproduction.

→ Ces quelques résultats mettent en évidence la capacité du modèle à représenter l'impact de contraintes nutritionnelles variées sur la trajectoire nutritionnelle d'équilibre et sur les différentes composantes de la performance de reproduction. Il s'agit bien d'un modèle des interrelations entre trajectoires nutritionnelles et performance de reproduction qui rend non seulement compte des effets de déviations nutritionnelles sur l'occurrence des évènements associés à l'élaboration de la performance de reproduction (reprise de cyclicité post-partum, expression de l'œstrus, fécondation) mais aussi de l'impact de ces évènements sur le devenir de la dynamique des trajectoires nutritionnelles. Bien que la représentation des hypothèses retenues pour construire le modèle semble cohérente, la quantification des effets (lois de réponse) mériterait d'être améliorée afin d'obtenir des résultats plus cohérents avec ceux observés sur les jeux de données expérimentaux.

PARTIE 3 :

DISCUSSION GENERALE

8. Discussion générale

8.1. Analyse des résultats du travail de thèse au regard des enjeux identifiés

L'enjeu finalisé de ce travail est d'étudier la réponse reproductive des femelles à des périodes de restrictions nutritionnelles. Ce travail permettra de tester si les pratiques actuelles d'élevage et notamment les pratiques d'alimentation, de reproduction et les décisions de réforme sont toujours pertinentes dans des contextes économiques et climatiques changeants. Ce travail doit servir de support à une analyse de la sensibilité des trajectoires productives des vaches allaitantes conduites dans des systèmes bas intrants et exposées à des aléas nutritionnels à différents moments de leur cycle de production. A plus long terme il permettra d'initier une réflexion sur les leviers (pratiques d'élevage notamment) susceptibles d'être mis en œuvre pour que les élevages allaitants puissent maintenir des objectifs de productivité, de pérennité et de viabilité économique des exploitations dans un contexte changeant. Cette réflexion repose notamment sur la prédiction des trajectoires adaptatives des femelles reproductrices, de leur diversité au sein d'un troupeau et de la façon dont cette diversité peut contribuer à la résilience du troupeau (pérennité) en situation de contraintes alimentaires fortes et/ou répétées.

D'un point de vue scientifique, l'enjeu de ce travail est de proposer une représentation conceptuelle des interrelations entre les fonctions de nutrition et de reproduction et de construire un modèle informatique permettant de simuler la réponse reproductive des femelles soumises à différentes conditions de satisfaction de leurs besoins nutritionnels. Ce travail a eu pour but de tester, à l'échelle de l'animal et sur le long terme, la sensibilité des différentes composantes de la performance de reproduction à la dynamique des réserves lipidiques. La représentation conceptuelle a cherché à intégrer certaines connaissances disponibles afin d'adopter une représentation simplifiée de ces interrelations, qui soit pertinente à l'échelle globale à laquelle nous avons souhaité nous positionner, à savoir la carrière de l'animal. Pour cela, un premier enjeu a été de proposer une représentation de la dynamique d'évolution des réserves lipidiques d'une vache allaitante et de pouvoir quantifier ses effets (niveau de réserves, amplitudes et vitesse de variation) sur son aptitude à se reproduire. Une telle approche est à notre connaissance innovante en ce qui concerne la vache allaitante. Plutôt que de quantifier l'effet d'une restriction alimentaire sur la performance de reproduction de façon absolue, nous avons repris le cadre conceptuel proposé par Friggens et al. (2011) pour la vache laitière, qui s'appuie sur une approche téléonomique, et qui permet de raisonner l'effet d'une

contrainte alimentaire sur les fonctions de survie, de lactation et de reproduction d'un individu en écart par rapport à une trajectoire nutritionnelle d'équilibre, qui correspond à la trajectoire suivie par l'animal en absence de contrainte. L'enjeu a donc été d'apprécier l'impact d'une déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Cela a notamment nécessité de mettre en évidence quelles sont les variables de la trajectoire des lipides corporels (niveau, vitesse de variation, amplitude) pertinentes à intégrer dans le modèle du fait de leur influence sur chacune des composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Ces influences ont dû être explicitées en tant que génératrices de délais ou d'échecs de la reproduction (absence de cyclicité ou échec de fécondation). Une représentation conceptuelle des effets de la combinaison d'un niveau et d'une variation de lipides sur la probabilité de reprise de cyclicité a été développée par Friggens (2003) chez la vache laitière. Notre travail a permis d'élargir cette représentation aux autres composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction et de proposer une quantification de ces effets afin d'aboutir à une représentation simplifiée des interrelations entre les fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante. Cette représentation ne s'appuie pas sur l'explicitation des mécanismes biologiques impliqués dans la régulation nutritionnelle de la fonction de reproduction. Au contraire, l'approche retenue est de type boîte noire (empirique et conceptuelle). Elle se justifie dans la mesure où un de nos objectifs de modélisation était de tester la possibilité de représenter une cohérence entre deux dynamiques interdépendantes, l'une qui est décrite par l'occurrence des évènements associés à la réussite de la reproduction et qui sont à l'origine des deux principales fonctions d'homéorhèse que sont la gestation puis la lactation, et la seconde, qui rend compte de l'évolution au cours du temps du compartiment support de ces fonctions d'homéorhèse, à savoir les réserves lipidiques. Une approche par modélisation a été adoptée afin d'intégrer les connaissances disponibles sur ces dynamiques et de pouvoir les étudier sur le long terme dans des situations contrastées de satisfaction des besoins nutritionnels.

Le modèle ainsi construit peut être considéré comme un outil de recherche permettant d'étudier quels sont les impacts des déviations de la trajectoire des réserves lipidiques d'équilibre sur les différentes composantes du processus d'élaboration de la performance de reproduction. Ce travail a montré qu'il est possible de construire une trajectoire téléonomique des réserves lipidiques pour la vache allaitante à l'échelle de la carrière productive et de la moduler selon les perturbations nutritionnelles subies. La principale hypothèse que nous avons mobilisée dans ce sens est que la dynamique des réserves lipidiques résulte d'un double pattern. Le premier dépend du rôle support qu'exercent les réserves adipeuses dans la réalisation des fonctions d'homéorhèse et qui, de ce fait

induit une dynamique propre des réserves associée à l'enchainement des stades physiologiques de la femelle, même si l'environnement nutritionnel n'est pas contraignant. Le second pattern provient du rôle des réserves lipidiques comme support de l'adaptation lorsque les femelles sont soumises à des environnements nutritionnels contraignants. Ce pattern est donc dépendant des conditions extérieures.

Nous avons par ailleurs montré qu'il est pertinent dans une telle approche de caractériser quelles sont les variables nutritionnelles qui ont un effet majeur sur chacune des composantes de la performance de reproduction et quels types de réponse elles induisent. Notre travail expérimental a notamment mis en évidence la nécessité de ne pas se limiter au seul effet des réserves lipidiques sur la reprise de cyclicité postpartum. Il apparait en effet nécessaire de considérer aussi les variables nutritionnelles susceptibles de moduler la probabilité de fécondation et notamment l'expression de l'œstrus.

Enfin, l'élaboration de ce modèle nous a conduit à nous questionner sur les seuils d'adaptation des vaches allaitantes aux restrictions alimentaires. De tels seuils ne sont pas faciles à explorer dans les fermes expérimentales car risquent d'avoir des conséquences importantes sur l'organisation du troupeau, son renouvellement, le calendrier des périodes de vêlage, etc…. L'intérêt du modèle que nous avons élaboré est qu'il permet non seulement d'explorer à partir de quels niveaux de déviation des réserves lipidiques la femelle risque de ne plus se reproduire, mais aussi d'étudier les effets différenciés, sur la performance de reproduction, de profils de déviations nutritionnelles contrastés (contrainte courte mais intense *vs* contrainte longue et modérée) aboutissant à un même écart de quantité de lipides en fin de contrainte.

8.2. Une intégration de connaissances permise par la démarche de modélisation

8.2.1. Une trajectoire adaptative construite sur le principe d'additivité entre une composante génétique et une composante environnementale

La démarche mise en œuvre a permis de construire une trajectoire téléonomique des réserves lipidiques chez la vache allaitante puis de représenter les effets d'une variation des apports nutritionnels comme une déviation relative à un niveau de performance qui serait celui atteint dans un environnement non limitant. A l'arrêt de la contrainte nutritionnelle, nous avons retenu le principe de niveaux de réserves lipidiques cibles décrits par Friggens (2003) et Garnsworthy et Topps

(1982), et l'augmentation de l'ingestion (INRA, 2007) et de l'efficacité biologique décrits par Hoch et al. (2003) pour justifier la dynamique de reconstitution des réserves lipidiques vers le niveau d'équilibre. Par cette représentation, nous avons essayé de décomposer le processus adaptatif de la vache soumise à une contrainte nutritionnelle, en représentant la déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre durant la contrainte, puis un retour vers cette trajectoire (cible) à l'arrêt de la contrainte. Beilharz et Nitter (1998) rapportent que le phénotype résulte de l'expression additive d'un génotype et d'une déviation induite par l'environnement. Cette proposition appliquée à des systèmes biologiques dynamiques amène à considérer la trajectoire adaptative comme la somme d'une trajectoire téléonomique et d'une déviation induite par une perturbation de l'environnement telle qu'une contrainte nutritionnelle. C'est ce principe d'additivité qui a été retenu pour construire la trajectoire adaptative et qui est correctement représenté par le modèle puisqu'une même contrainte nutritionnelle n'induit pas la même déviation selon la dynamique d'évolution de la trajectoire téléonomique au moment de la contrainte.

Cette représentation de deux trajectoires nutritionnelles distinctes met en évidence la dynamique des réserves lipidiques liées à l'animal à travers les mécanismes d'homéorhèse (trajectoire téléonomique) et celle induite par l'environnement à travers la déviation de la trajectoire téléonomique (trajectoire adaptative).

8.2.2. Une représentation des interrelations entre les fonctions de nutrition et de reproduction en dynamique et sur le long terme

Selon l'abondance des ressources, l'énergie disponible pour les différentes fonctions peut être modulée et avoir des répercussions sur la réussite de la reproduction (Lika et Kooijmann, 2003). La réponse reproductive peut être retardée (délai) ou ne plus se produire (échec de reproduction). Ce mécanisme d'adaptation est assez générique et se retrouve sur d'autres espèces. A titre d'exemple on peut citer Kaitala et al. (1997) dont les travaux montrent que la souris et le campagnol sous des conditions environnementales difficiles peuvent ajuster leur reproduction selon le risque pour leur propre survie et celle de leur fœtus. La démarche mise en œuvre a permis d'identifier les variables nutritionnelles qui influencent les différentes composantes de la performance de reproduction et comment elles modulent la réponse reproductive des femelles. L'intégration de ces résultats permet à la fois de tester la sensibilité des différentes composantes de la performance de reproduction en cas de contraintes nutritionnelles diverses (durée et intensité, stade physiologique de la femelle) mais aussi de mettre en évidence une compensation entre les composantes de la performance de reproduction qui sont dégradées ou améliorées en cas de contraintes nutritionnelles.

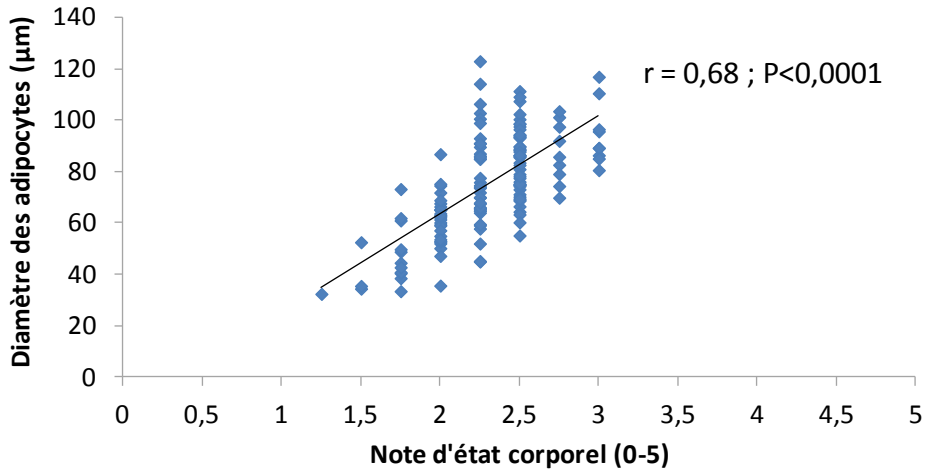


Figure 94 : Relation linéaire entre la note d'état corporel et le diamètre des adipocytes sur les données expérimentales de Laqueuille des années 2009 et 2010 (primipares et multipares) pour les prélèvements d'adipocytes réalisés au vêlage, à la mise à l'herbe et à la fin de l'étude expérimentale. r : coefficient de corrélation de Pearson.

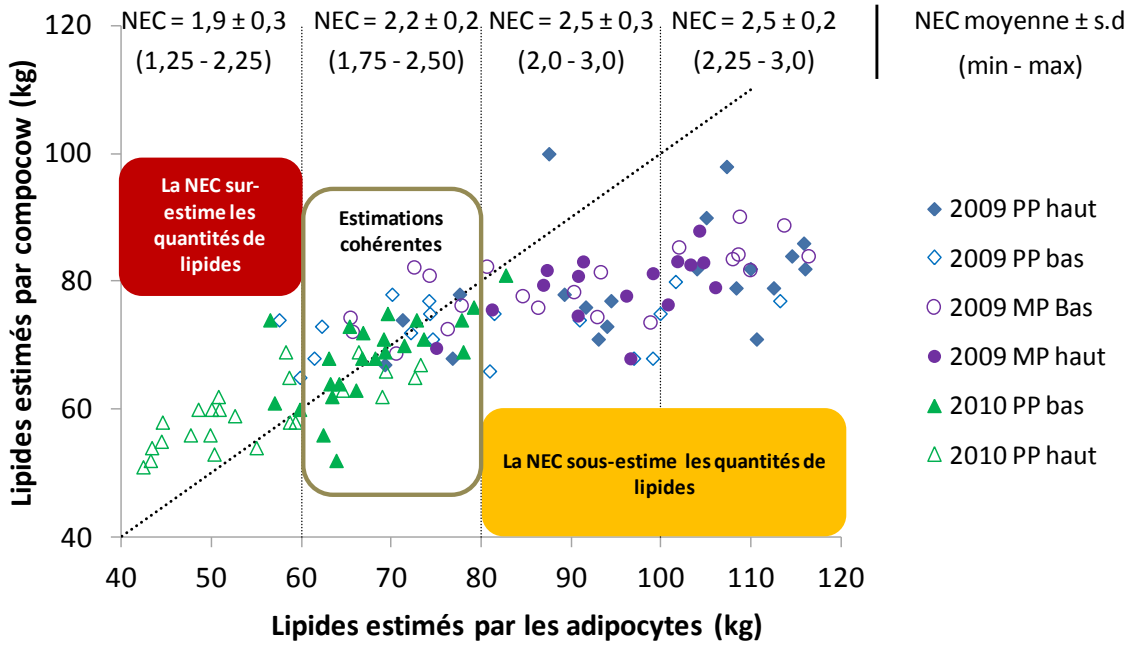


Figure 95 : Relation entre les données individuelles de lipides estimées par le modèle *Compocow* et par les adipocytes. PP : primipares ; MP : multipares : Haut : Besoins+2UFL ; Bas : Besoins-3UFL ; NEC : note d'état corporel.

Par ailleurs, l'originalité de ce travail réside également dans la représentation des interrelations. Les modèles de la reproduction existants intègrent généralement l'effet de la nutrition sur la reproduction mais non l'inverse (Blanc et Agabriel, 2008; Brun-Lafleur, 2011). Retenir la fécondation comme force motrice de l'initiation de la reconstitution des réserves corporelles (Friggens et al., 2004) permet de représenter l'effet de la reproduction sur l'évolution ultérieure des réserves lipidiques. Une des applications du modèle serait donc de tester si le décalage de reconstitution des réserves induit par le retard de la reproduction (lui-même induit par une contrainte nutritionnelle) impacte la capacité d'adaptation de la femelle aux contraintes suivantes et par conséquent la capacité d'adaptation sur le long terme.

8.3. Limites associées aux hypothèses retenues dans la démarche de modélisation

8.3.1. Un manque de fiabilité dans l'estimation des lipides à partir de la note d'état

La note d'état corporel (NEC) est un indicateur du niveau des réserves corporelles mais cette mesure a une composante subjective qu'il n'est pas possible d'introduire correctement dans les modèles (Villalba et al., 2006). Nous avons donc choisi de valider les estimations de lipides issues des NEC à l'aide d'une méthode plus fine (mesure du diamètre des adipocytes du tissu adipeux sous-cutané). Sur les données expérimentales de Laqueuille, la relation linéaire théorique (Garcia et Agabriel 2007) entre le diamètre des adipocytes et la NEC est vérifiée puisqu'il y a une corrélation significative entre les deux variables (Figure 94). Cependant une variabilité relativement importante est observée pour les NEC situées entre 2,25 et 2,5.

La mesure du diamètre des adipocytes du tissu adipeux sous-cutané étant une méthode invasive, elle ne peut être appliquée pour apprécier finement la dynamique des réserves lipidiques car cela supposerait de faire des biopsies répétées. La NEC reste actuellement la méthode la plus accessible pour des estimations fréquentes et celle pour laquelle la littérature offre le plus de références. Toutefois, dans le cadre de la construction d'un modèle de trajectoires nutritionnelles basé sur la représentation de la dynamique des quantités de lipides corporels, les notations doivent être fréquentes et réalisées sur le long terme. L'utilisation du modèle *Compocow* (Garcia et Agabriel, 2008), a été explorée afin d'estimer la quantité des réserves lipidiques du tissu adipeux sous-cutané sur la base de couples (poids , NEC) disponibles. Là encore, plusieurs difficultés ont été relevées. L'une d'entre elles concerne les écarts de cohérence entre les lipides estimés par le modèle *Compocow* et par les adipocytes (Figure 95).

La confrontation des quantités de lipides estimées par la méthode des adipocytes et par le modèle *Compocow* montre clairement qu'en dessous de 60 kg de lipides estimés par les adipocytes, les valeurs prédites par le modèle *Compocow* sont plus élevées. Au contraire, à partir de 80 kg de lipides estimés par les adipocytes, les quantités de lipides prédites par *Compocow* sont sous-estimées. De tels biais peuvent être attribués aux NEC (données de base servant aux calculs dans *Compocow*) qui restent faibles tandis que le diamètre des adipocytes augmente. Ce résultat rend compte de l'imprécision qui peut parfois être associée à la notation d'état corporel, notamment lorsque les notateurs diffèrent dans la façon d'utiliser l'ensemble de la gamme de notation. Le manque de précision constaté dans l'estimation des lipides à partir de la NEC soulève l'intérêt de poursuivre les efforts sur la mise au point de méthodes d'estimation des réserves lipidiques qui soient non invasives, précises, sensibles aux variations du tissu adipeux et pouvant être réalisées fréquemment (par exemple l'échographie).

La seconde difficulté à laquelle nous nous sommes heurtés est que la plupart des jeux de données disponibles sur un nombre important d'animaux et sur du long terme n'ont pas été construits à des fins de modélisation. Ainsi, sur le jeu de données de Bourges, les couples de données (poids, NEC) réalisés à un même stade physiologique permettant d'estimer les lipides corporels à l'aide de *Compocow* sont peu fréquents. Ainsi, sur les 72 femelles qui constituaient la base de données initiale de Bourges, seules 17 ont pu être retenues au final pour construire la trajectoire d'équilibre. Notre expérience souligne la difficulté de l'accès à des jeux de données où la fréquence des mesures zootechniques est importante sur des animaux placés dans un environnement nutritionnel non contraignant, stable et maîtrisé (environnement qui correspond en fait à une situation non expérimentale).

8.3.2. Des choix de formalisme restant à valider car basés sur des données présentant une grande variabilité interindividuelle

Pour les lois de réponses associant expression du comportement d'œstrus et variation des lipides en période postpartum, l'effectif réduit ainsi que la forte variabilité individuelle observée nous ont amenés à travailler à partir de points moyens. Les données utilisées n'ont pas toujours permis de confirmer le formalisme retenu. Les ajustements mathématiques ont donc été « forcés » pour correspondre aux représentations choisies à dire d'experts, ce qui peut remettre en cause leur précision et leur généricité. Les lois de réponse pour les variables de comportement ont donc été ajustées manuellement en fixant les paramètres. Il semble important de souligner que la réponse du

comportement d'œstrus à des variations de réserves lipidiques reste encore mal connue, difficile à représenter et à quantifier. Elle constitue donc un champ de connaissances à renforcer.

La probabilité de fécondation a été représentée comme dépendante de l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité postpartum et de l'expression de l'œstrus pour le premier œstrus et du numéro d'œstrus et de l'expression d'œstrus pour les suivants. Ainsi, dans notre modèle, l'amélioration de l'œstrus, induite par une diminution des quantités de lipides corporels en période postpartum, s'accompagne d'une augmentation de la probabilité de fécondation. Cependant, d'un point de vue physiologique, la restriction nutritionnelle peut avoir un effet négatif sur la croissance et la qualité du follicule dominant. En effet, plusieurs auteurs rapportent que lors d'une restriction alimentaire, le diamètre du follicule dominant est diminué du fait d'une baisse de la fréquence des pulses de LH (Lucy et al., 1992; Perry et al., 1991). Chez la vache allaitante, une restriction modérée (60% à 70% des recommandations alimentaires) mais prolongée entraîne une réduction de la croissance et de la persistance du follicule dominant (Diskin et al., 2003), pouvant aller jusqu'à une suppression totale de sa maturation (Perry et al., 1991). Par conséquent, en raisonnant ainsi, on arrive à une situation difficile à interpréter dans la mesure où la restriction nutritionnelle a un effet positif sur l'expression de l'œstrus alors même que les quantités d'œstradiol sont susceptibles d'être affectées du fait de l'effet négatif de la restriction sur la croissance folliculaire (Diskin et al., 2003). Ce constat nous amène à nous réinterroger sur la formalisation de la relation entre dynamique des réserves lipidiques et expression de l'œstrus ainsi que sur le lien direct que nous avons introduit dans le modèle entre niveau d'expression de l'œstrus et probabilité de fécondation. Une alternative pourrait être de considérer d'une part l'effet de la dynamique des réserves lipidiques sur l'expression de l'œstrus et d'autre part, un effet direct de cette dynamique sur la qualité de l'ovocyte (traduisant l'effet de la restriction énergétique sur la croissance du follicule dominant). Cela supposerait d'introduire une fonction de risque de mortalité embryonnaire précoce. Mais là encore, un tel développement apparaît très délicat en raison du manque de données disponibles. Il supposerait par ailleurs de rentrer davantage dans une explication et une formalisation des mécanismes physiologiques impliqués dans les interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction, ce qui n'a pas été le choix retenu initialement dans notre approche.

8.3.3. Les limites de la capacité d'adaptation des femelles à des contraintes nutritionnelles

Le fait de raisonner en écart par rapport à une situation d'équilibre permet de tester les limites en termes de capacité d'adaptation des femelles à des contraintes nutritionnelles. Bien que les niveaux alimentaires réalisés à Laqueuille aient été suffisants pour induire des réponses reproductives différentes entre les lots, ils n'ont pas permis d'atteindre des situations de rupture de la fonction de reproduction. Il est difficile d'acquérir des données pour quantifier ces situations de rupture. Il n'a donc pas été possible de quantifier les seuils d'écart de quantité de réserves lipidiques et de leurs variations entre les trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative à partir desquels les composantes de la performance de reproduction ne se réalisent plus. Par conséquent, il reste encore difficile d'apprécier la limite de la capacité d'adaptation de la fonction de reproduction aux contraintes nutritionnelles chez la vache allaitante.

Par contre, le modèle permet de comparer la performance de reproduction induite par une contrainte courte et intense par rapport à une contrainte longue et modérée. Les résultats obtenus suggèrent qu'une restriction longue et modérée peut être tout aussi préjudiciable à la performance de reproduction qu'une contrainte courte et intense. Les résultats sont à confirmer sur d'autres jeux de simulations combinant durée et intensité de contraintes avec le stade physiologique de la femelle au moment de la contrainte. Néanmoins, de telles simulations pourraient permettre de tester l'efficacité relative de différentes stratégies d'alimentation lorsque les disponibilités alimentaires sont limitantes afin de voir quelle conduite permet de maintenir au mieux la productivité des femelles.

8.4. Les perspectives d'améliorations

8.4.1. Elargir le domaine de validité du modèle

Les contraintes nutritionnelles réalisées à Laqueuille ont induit des proportions de lipides dans le poids vifs vide au vêlage variant entre 11% et 16%. La variation de lipides observée sur les 30 premiers jours postpartum était comprise entre -11% et +12% de la quantité de lipides au vêlage. Dans ces plages de variation nous avons pu ajuster les lois de réponse définies dans le modèle conceptuel. Le domaine de validité de ces lois de réponse reste donc limité à ces gammes de variations de pourcentage de lipides dans le poids vif vide. Par ailleurs, notre modèle n'intègre pas du tout les effets d'une mobilisation protéique sur la performance de reproduction.

8.4.2. Le lien entre intensité de contrainte et recommandations alimentaires

Dans le modèle tel qu'il est construit actuellement, l'intensité de la contrainte n'a aucune correspondance pratique relative à la conduite de l'alimentation. Elle ne permet qu'un positionnement relatif par rapport à la situation d'équilibre qui est celle d'une vache alimentée selon les recommandations. Il serait intéressant, plutôt que de définir une intensité de contrainte arbitraire, de la raisonner comme un niveau de satisfaction des besoins définis selon les recommandations alimentaires (INRA, 2007). La trajectoire nutritionnelle d'équilibre, représentant la dynamique des réserves lipidiques d'un animal nourrit selon les recommandations alimentaires sert de point de référence pour lequel l'intensité de la contrainte vaut 1, c'est-à-dire que les apports énergétiques couvrent 100% des recommandations alimentaires. Raisonner la contrainte comme un taux de couverture des recommandations permettrait de faire le lien avec la conduite nutritionnelle des vaches et de mieux interpréter les trajectoires adaptatives et les performances de reproduction simulées par le modèle en lien avec des situations observées sur le terrain.

Par ailleurs, un effort supplémentaire est à envisager pour affiner la calibration du modèle et en particulier, le paramètre qui définit la vitesse de déviation de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre. Celui-ci a été fixé manuellement. Il permet bien de représenter des différences de déviations lorsque la contrainte est plus ou moins forte, mais aucune donnée expérimentale n'a été utilisée pour calibrer précisément l'effet de l'intensité de contrainte sur la variation de réserves lipidiques induite.

8.4.3. Prendre en compte la dynamique dans la construction des variables nutritionnelles retenues.

Les variables nutritionnelles retenues pour quantifier les effets des réserves lipidiques sur la performance de reproduction ne tiennent pas compte de la dynamique passée des réserves lipidiques. Par exemple, l'effet de la quantité de réserves lipidiques au vêlage sur l'intervalle vêlage-reprise de cyclicité n'intègre pas la mémoire que pourrait avoir le système de la dynamique des réserves lipidiques subie avant le vêlage (dynamique de mobilisation, de reconstitution ou de stabilité dû à l'environnement nutritionnel prepartum) qui a abouti à cette quantité. On suppose par cette représentation que quelle que soit la dynamique des réserves en gestation, l'effet de l'écart entre trajectoires nutritionnelle d'équilibre et adaptative au moment du vêlage est un effet quantitatif strict. Cependant, si cet écart est créé par un amaigrissement, un maintien ou une constitution de réserves, l'effet sur la composante de la performance de reproduction pourrait être

différent. De la même manière, pour les composantes de la performance de reproduction qui dépendent d'une variation des réserves lipidiques, la manière dont se construit cette variation pourrait influencer la réponse reproductive de la composante de la performance de reproduction considérée. Le modèle que nous avons développé est un support de l'exploration de telles hypothèses car il est possible, à partir de la connaissance des quantités de lipides à chaque instant, de qualifier le profil des variations de lipides à l'aide de variables dérivées (vitesse de mobilisation par exemple).

8.5.Les potentialités du modèle en tant qu'outil de recherche

8.5.1. Tester l'intérêt de constituer des lots d'animaux présentant une diversité de potentiels adaptatifs

La représentation de la trajectoire téléonomique des réserves lipidiques et de ses déviations pourrait permettre de tester la réponse reproductive de vaches ayant des potentiels d'adaptation différents. Selon le type génétique, la priorité relative entre fonctions biologiques et la flexibilité des réserves lipidiques sont différentes (D'hour et al., 1995; Jenkins et Ferrell, 1994). Partant de ces observations, une utilisation de notre modèle pourrait s'envisager à une échelle troupeau dans laquelle des lots d'animaux pourraient être comparés selon qu'ils sont composés d'individus présentant des trajectoires téléonomiques homogènes *vs* diversifiées et des capacités à répondre à des épisodes de sous alimentation plus ou moins hétérogènes. Une telle approche pourrait servir de support à des réflexions portant sur l'hétérogénéité des trajectoires adaptatives au sein du lot pour contribuer à la résilience du troupeau en situation d'aléas (Blanc et al., 2010).

8.5.2. La prise en compte des décisions de l'éleveur à travers la conduite de la reproduction

Le modèle pourrait intégrer des informations relatives à la conduite de la reproduction (durée de la période de reproduction, conduite du veau et fréquence des tétées, politique de réforme) afin de pouvoir tester si l'effet d'un scénario de contraintes alimentaires sur la performance de reproduction du troupeau diffère selon le type de conduite. Les effets retenus dans le modèle de Blanc et Agabriel (2008) tels que l'exposition au taureau et la date de vêlage pourraient également être décrits dans ce nouveau modèle. Intégrer la conduite de la reproduction dans le modèle à travers notamment la durée de la période de reproduction et les règles de décisions associées aux réformes, permettrait d'entamer une réflexion sur la pertinence de maintenir une conduite de la reproduction telle qu'elle est majoritairement pratiquée dans les systèmes allaitants de montagne (vêlages groupés de fin

d'hiver, réforme des vaches vides) dans un contexte changeant où les périodes de contraintes nutritionnelles peuvent survenir à n'importe quel moment. Le modèle permettrait de tester, les conséquences sur la performance de reproduction en cas de maintien de cette conduite mais aussi de tester à même contrainte nutritionnelle, si une conduite différente (notamment en vêlage étalés) permettrait d'atteindre un niveau de résilience supérieur (maintien de la productivité des femelles et la pérennité du troupeau). Une conduite en vêlages étalés permet en effet d'avoir des animaux à des stades physiologiques différents, ce qui induit, en situations de contraintes nutritionnelles des conséquences différentes sur la fonction de reproduction des individus et la performance globale du troupeau par rapport à une conduite en vêlages groupés. De la même manière, la réforme systématique en cas de non fécondation pourrait être remise en question si le fait d'accepter le décalage de la reproduction permet une moindre dégradation de la performance de reproduction à l'échelle de la carrière et du troupeau. Par ailleurs, compte tenu de la variabilité des réponses individuelles observées en situation non contraignante et de l'hétérogénéité de la réponse adaptative des femelles à des contraintes nutritionnelles, raisonner la reproduction de manière stricte et uniforme risque de devenir limitant dans un contexte où le potentiel d'adaptation des vaches sera plus fortement sollicité.

8.5.3. La sensibilité de la réponse reproductive au cumul de contraintes nutritionnelle

L'adaptation des femelles à une contrainte peut se faire sur une échelle de temps plus ou moins longue (Chilliard et al., 1998a) et peut avoir des conséquences sur la suite de sa carrière. L'étude de la réponse reproductive des femelles doit ainsi idéalement se faire sur l'ensemble de la carrière productive. La représentation sur 4 lactations que nous avons retenue répond à cette préoccupation car la vie productive des vaches ne dépasse que rarement cette durée. Cependant, notre raisonnement sur plusieurs lactations successives est basé sur des données qui ont été acquises en situation de contrainte nutritionnelle sur des lactations isolées. Dans notre représentation, les contraintes nutritionnelles ont un effet propre qui va se cumuler en cas de contraintes successives. A chaque fois qu'une contrainte se produit, elle influence la trajectoire nutritionnelle et les composantes de la reproduction comme s'il s'agissait d'une contrainte unique. Le cumul des contraintes au cours du temps et ses conséquences sont peu ou mal étudiés mais nous pouvons proposer deux hypothèses :

- en cas de contraintes répétées, toute la trajectoire téléonomique de la femelle est modifiée. Le niveau des réserves lipidiques d'équilibre s'adapte comme le reste du format de l'animal. C'est ce que suggèrent les données acquises par Dozias et Agabriel (2006) obtenues sur des vaches Charolaises subissant des sous-alimentations hivernales répétées sur plusieurs lactations successives. Dans cette hypothèse, l'effet d'une contrainte nutritionnelle ne serait pas sensible à la répétition de ces contraintes dans le temps.

- en cas de contraintes répétées, la trajectoire téléonomique est maintenue (niveau génétique absolu) mais la réponse de l'animal à une contrainte répétée est sensible à ce cumul. Dans ce cas l'hypothèse est que la répétition des contraintes entraîne une adaptation de la femelle et induit des réponses moins prononcées au fur et à mesure de l'enchaînement des contraintes.

L'acquisition de données expérimentales sur le long terme avec des contraintes nutritionnelles répétées serait intéressante afin de tester ces hypothèses mais nécessiterait des choix en termes de règles de réforme importants pour l'interprétation. Il serait en effet certainement difficile d'identifier si la réponse observée d'un animal découle d'une modification de la trajectoire téléonomique ou d'une sensibilité modifiée à la contrainte, mais l'utilisation du modèle pourrait permettre de tester de telles hypothèses et d'aider à l'interprétation des trajectoires phénotypiques observées. Une première approche dans ce sens pourrait être tentée en réalisant une validation externe du modèle sur des jeux de données tels que ceux obtenus par Ezanno (2005) sur des vaches N'Dama élevées dans des systèmes pastoraux Sénégalais et qui sont régulièrement soumises à des périodes de restriction alimentaire intenses au moment de la saison sèche.

CONCLUSION

Ce travail de thèse a permis de proposer une représentation conceptuelle des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante et de les quantifier à partir de données expérimentales acquises sur des vaches Charolaises. Cela a permis le développement d'un modèle informatique permettant de réaliser des simulations afin de tester la sensibilité de la réponse reproductive des femelles aux déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre.

Les concepts de trajectoires nutritionnelles d'équilibre et adaptative développés chez la vache laitière ont été remobilisés et adaptés à la vache allaitante. La construction de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre, bien qu'elle mériterait d'être confirmée sur un plus grand nombre d'animaux, montre que la dynamique téléonomique des réserves lipidiques chez la vache allaitante est différente de celle observée chez la vache laitière, en raison notamment de la différence de niveau de production. Nous suggérons que la mobilisation des réserves lipidiques débute 90 jours avant le vêlage et que la reconstitution des réserves est initiée par la fécondation. Les représentations entre quantités, variations de réserves lipidiques et probabilité de reprise de cyclicité développée chez la vache laitière ont été analysées et élargies à d'autres composantes de la performance de reproduction. La quantification des interrelations entre réserves lipidiques et performance de reproduction nous a permis de confirmer l'effet de la quantité de lipides au vêlage sur la durée de l'anoestrus postpartum et l'effet de la variation postpartum des réserves lipidiques sur le comportement d'œstrus. Une étude expérimentale originale a été mise en œuvre pour tester l'impact du niveau alimentaire sur le comportement d'œstrus. Nous avons montré que chez la vache allaitante l'expression de l'œstrus est améliorée par une restriction nutritionnelle postpartum. Ce résultat est cependant sensible aux conditions d'élevage et notamment à la probabilité de présence d'une autre vache en œstrus. Ce résultat reste cependant à préciser compte-tenu du nombre limité d'animaux inclus dans le dispositif expérimental, de la forte variabilité individuelle et des avis controversés dans la littérature. Ces résultats nous ont permis de formaliser la réponse reproductive des femelles à des trajectoires de réserves lipidiques. L'ensemble des représentations et des quantifications proposées semblent cohérentes entre elles, comme le souligne la représentation des trajectoires et l'enchaînement des cycles de reproduction proposés dans le modèle informatique. Les premières analyses de sensibilité ont permis de simuler des contraintes nutritionnelles à n'importe quel moment du cycle (gestation, lactation) et sur l'ensemble de la carrière productive (4 lactations). Ce travail nécessitera d'être poursuivi pour mieux tester le comportement du modèle et le valider sur des données externes, tout en sachant que celles-ci sont difficiles à obtenir en dehors d'une unité expérimentale.

Notre raisonnement en écart par rapport à une situation d'équilibre ou « trajectoire téléonomique des réserves lipidiques », et la formalisation des relations entre trajectoires adaptatives et variables de la reproduction, constituent une approche novatrice des relations entre fonctions de nutrition et de reproduction chez la vache allaitante. Les prochaines améliorations de notre modèle devront permettre de tester les limites de capacité d'adaptation des femelles, c'est-à-dire de pouvoir quantifier à partir de quels niveaux de déviations de la trajectoire nutritionnelle d'équilibre il y a une rupture de la fonction de reproduction et de pouvoir tester différentes stratégies en termes de conduite de la reproduction. Notre approche par couplage de modèles permet enfin d'envisager de nouveaux outils de simulation de la performance des troupeaux dans lesquels les vaches seraient simulées individuellement (modèles individu centrés). De tels simulateurs permettront de tester des milieux changeants et de prévoir les meilleures stratégies pour y faire face sans dégrader la performance de reproduction des troupeaux.

REFERENCES

Références

Abdalla A., Louvandini H., Bueno I., Vitti D., Meirelles C. et Gennari S., 1999. Constraints to milk production in grazing dairy cows in Brazil and management strategies for improving their productivity. Preventive Veterinary Medicine. 38: 217-230.

Agabriel J., Giraud J.M. et Petit M., 1986. Détermination de la note d'état d'engraissement en élevage bovin allaitant. Bull. Tech. CRZV Theix, INRA. 66: 43-50.

Agabriel J. et Petit M., 1987. Recommandations alimentaires pour les vaches allaitantes. Bull. Tech. CRZV Theix, INRA. 70: 153-166.

Agabriel J., Grenet J. et Petit M., 1992. Etat corporel et intervalle entre vêlages chez la vache allaitante : Bilan de deux années d'enquêtes en exploitation. INRA Productions animales. 5: 355-369.

Agreste. 2010a. Milieu et environnement. P 9-13

Agreste. 2010b. Produits agroalimentaires.p 123-143.

Agreste. 2011. Les charges. Les dossiers 12: 19-25.

Alejandrino A., Asaad C., Malabayabas O., De Vera, B., Herrera A., Deocaris M., Ignacio C. et Palo L., 1999. Constraints on dairy cattle productivity at the smallholder level in the philippines. Preventive Veterinary Medicine. 38: 167-178.

Álvarez-Rodríguez J., Palacio J. et Sanz A., 2010. Effects of nursing frequency and parity on the productive, metabolic and reproductive parameters of beef cows. Livestock Science. 129: 111-121.

Atti N. et Bocquier F., 1999. Adaptation des brebis barbarine à l'alternance sous-nutrition-réalimentation: Effets sur les tissus adipeux. Annales Zootechnie. 48: 189-198.

Azzam S., Kinder J. et Nielsen M., 1990. Modelling reproductive management systems for beef cattle. Agricultural systems. 34: 103-122.

Bauman D. et Currie W., 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: A review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. J. Dairy Sci. 63: 1514-1529.

Beilharz R., Nitter G., 1998. The missing E : The role of the environment in evolution and animal breeding. J. Anim.Breed.Genet. 115: 439-453.

Bereskin B. et Touchberry R., 1967. Some effects of pregnancy on body weight and paunch girth1. J. Dairy Sci. 50: 220-224.

Bernardet S., 2009. Manifestation comportementale de vaches charolaises en période œstrale, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes.83 p

Blanc F., Bocquier F., Agabriel J., D'hour P. et 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.

Blanc F., Bocquier F., Agabriel J., D'hour P. et Chilliard Y., 2006. Adaptative abilities of the females and sustainability of ruminant livestock systems : A review. Anim. Res. 55: 489-510.

Blanc F. et Agabriel J., 2008. Modelling the reproductive efficiency in a beef cow herd : Effect of calving date, bull exposure and body condition score at calving on the calving - conception interval and calving distribution. J. Agri. Sci. 146: 143-161.

Blanc F., Bocquier F., Agabriel J., D'hour P. et Chilliard Y. 2008. La composante animale de la flexibilité des systèmes d'élevage. In: C. E. Dedieu B., Leclerc B., Moulin CH. et Tichit M. (ed.) L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores. p 73-94, Versailles.

Blanc F., Dumont B., Brunschwig G., Bocquier F. et Agabriel J., 2010. Robustesse, flexibilité, plasticité : Des processus adaptatifs révélés dans les systèmes d'élevage extensifs de ruminants. INRA Prod. Anim. 23: 65-80.

Blanc F., Paccard P., Gatien J., De La Torre A., Ponsart C., Egal D., Krauss D., Delval E. et Agabriel J., 2010. Caractérisation de l'œstrus chez la vache allaitante: Quantification des manifestations comportementales et facteurs de variations. Renc. Rech. Ruminants 17: 121-124.

Blasco Perez-Aramendia I., 1991. Influencia de diversos factores de explotacion sobre las caracteristicas reproductivas del periodo post-parto en ganado vacuno de montana, Facultad de veterinaria, Zaragoza. 130 p.

Bodin L., Bolet G., Garcia M., Garreau H., Larzul C. et Dadid I., 2010. Robustesse et canalisation : Vision de généticiens. INRA Prod. Anim. 23: 11-22.

Bonnet M., Gruffat D. et Hocquette J.F., 2010. Métabolisme lipidique des tissues musculaires et adipeux. In: Quae (ed.) Muscle et viande de ruminant. p 79-88.

Brun-Lafleur L., 2011. Modélisation du fonctionnement d'un troupeau laitier pour anticiper les conséquences de son pilotage. Thèse de doctorat, Agro-campus Ouest, Rennes. 280 p.

Butler W. et Smith R., 1989. Interrelationships between energy balance and postpartum reproductive function in dairy cattle. J. Dairy Sci. 72: 767-783.

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

Cavestany D., Vinoles C., Crowe M., La Manna A. et Mendoza A., 2009. Effect of prepartum diet on postpartum ovarian activity in holstein cows in a pasture-based dairy system. Animal Reproduction Science 114: 1-13.

Chilliard Y., 1987. Revue bibliographique: Variations quantitatives et métabolisme des lipides dans les tissus adipeux et le foie au cours du cycle gestation-lactation. Reprod. Nutr. Dévelop. 27: 327-398.

Chilliard Y., 1989. Particularités du métabolisme des lipides et du métabolisme énergétique chez le dromadaire. Options Méditerranéennes 2: 101-110.

Chilliard Y. et Ollier A., 1994. Alimentation lipidique et métabolisme du tissu adipeux chez les ruminants. Comparaison avec le porc et les rongeurs. INRA Prod. Anim. 7: 293-308.

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

Chilliard Y., Doreau M. et Bocquier F., 1998b. Les adaptations à la sous-nutrition chez les herbivores. Cahier de nutrition et de diététique 33: 217-224.

Chilliard Y., Ferlay A., Faulconnier Y., Bonnet M., Rouel J. et Bocquier F., 2000. Adipose tissue metabolism and its role in adaptations to undernutrition in ruminants. Proceedings of the Nutrition Society 59: 127-134.

Ciccioli N., Wettemann R., Spicer L., Lents C., White F. et Keisler D., 2003. Influence of body condition at calving and postpartum nutrition on endocrine function and reproductive performance of primiparous beef cows. J. Anim Sci. 81: 3107-3120.

COPEIAA. 2007. Perspectives pour l'agriculture française et la PAC. La documentation française, Paris. 123p.

Coulon J.B., Lescourret F., Faye B., Landais E., Troccon J.L. et Pérochon L., 1993. Description de la base de données "Lascar", un outil pour l'étude des carrières des vaches laitières. INRA Prod. Anim. 6: 151-160.

Coulon J.B., Pérochon L. et Lescourret F., 1995. Modelling the effect of the stage of pregnancy on dairy cows's milk yield. Animal Science 60: 401-408.

Cournut S., 2001. Le fonctionnement des systèmes biologiques pilotés : Simulation à évènements discrets d'un troupeau ovin conduit en trois agnelages en deux ans. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon I. 492 p.

Coutard J.P., Menard M., Benoteau G., Lucas F., Henry J.M., Chaigneau F., et Raimbault B., 2007. Reproduction des troupeaux allaitants dans les pays de la loire: Facteurs de variation des performances. Renc. Rech. Ruminants 14: 359-362.

Cutullic E., Delaby L., Causer D. et Disenhaus C. 2006. Facteurs de variation de la détection des chaleurs chez la vache laitière conduite en vêlages groupés. Renc. Rech. Ruminants 13: 269-272.

Cutullic E., 2010. Concurrence entre lactation et reproduction chez la vache laitière. Thèse de doctorat, Université de Caen Basse-Normandie, Caen. 170 p.

Cutullic E., Delaby L., Gallard Y. et Dienhaus C., 2010. L'effet de la stratégie d'alimentation sur la reproduction des vaches laitières varie selon la race et les différentes phases du cycle de reproduction. Renc. Rech. Ruminants 17: 149-152.

Cutullic E., Delaby L., Gallard Y. et Dienhaus C., 2011. Dairy cows' reproductive response to feeding level differs according to the reproductive stage and the breed. animal 5: 731-740.

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

Denham S., Larsen R., Boucher J., et Adams E., 1991. Structure and behaviour of a deterministic model of reproductive performance in beef cattle. Agricultural systems. 35: 21-36.

DeRouen S., Franke D., Morrison D., Wyatt W., Coombs D., White T., Humes P. et Greene B., 1994. Prepartum body condition and weight influences on reproductive performance of first-calf beef cows. J. Anim Sci. 72: 1119-1125.

Dillon P., Buckley F., O'Connor P., Hegarty D. et Rath M., 2003. A comparison of different dairy cow breeds on a seasonal grass-based system of milk production: 1. Milk production, live weight, body condition score and dm intake. Livestock Production Science 83: 21-33.

Diskin M., Mackey D., Roche J., et Sreenan J., 2003. Effects of nutrition and metabolic status on circulating hormones and ovarian follicle development in cattle. Animal Reproduction Science 78: 345-370.

Dozias D. et Agabriel J., 2006. Croissance des génisses des troupeaux allaitants et performances ultérieures. In: Journées nationales des GTV, Dijon

Dunn T., Ingalls J., Zimmerman D. et Wiltbank J., 1969. Reproductive performance of 2-year-old hereford and angus heifers as influenced by pre- and post-calving energy intake. J. Anim Sci. 29: 719-726.

Dunn T. et Kaltenbach C., 1980. Nutrition and the postpartum interval of the ewe, sow and cow. J. Anim Sci. 51: 29-39.

Dunn T. et Moss G., 1992. Effects of nutrient deficiencies and excesses on reproductive efficiency of livestock. J. Anim Sci. 70: 1580-1593.

Eddebbarh A., 1989. Systèmes extensifs d'élevage bovin laitier en méditerranée. Options Méditérranéennes - Serie Séminaires 6: 123-133.

Ezanno P., 2002. Modélisation de la relation entre l'état des réserves corporelles et la productivité des troupeaux bovins. Cas des n'dama en milieu agro-pastoral extensif de zone tropicale humide (kolda, sénégal). Thèse de doctorat, Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier, Montpellier. 66 p.

Ezanno P., Ickowicz A. et 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.

Ezanno P., 2005. Dynamics of a tropical cattle herd in a variable environment: A modelling approach in order to identify the target period and animals on which concentrating management efforts to improve productivity. Ecological Modelling 188: 470-482.

FAO. 2009a. La situation des marchés des produits agricoles. Flambée des prix et crises alimentaires - expériences et enseignements. FAO, Rome.66 p.

FAO. 2009b. La situation mondiale de l'alimentation et de l'agriculture, Rome.202 p.

Fauvergue X., et Tentelier C., 2008. Flexibilité adaptative: Biologie évolutive, théorie des jeux et psychologie. In: C. E. Dedieu B., Leclerc B., Moulin CH. et Tichit M. (ed.) L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptations des exploitations d'herbivores. p 37-57, Versailles.

Flores R., Looper M., Rorie R., Lamb, M., Reiter S., Hallford D., Kreider D. et Rosenkrans C., 2007. Influence of body condition and bovine somatotropin on estrous behavior, reproductive performance, and concentrations of serum somatotropin and plasma fatty acids in postpartum brahman-influenced cows. J. Anim Sci. 85: 1318-1329.

Freetly H., Nienaber J. et Brown-Brandl T., 2006. Partitioning of energy during lactation of primiparous beef cows. J. Anim Sci. 84: 2157-2162.

Freret S., Salvetti P., Gatien J., Humblot P. et Ponsart C., 2011. Facteurs de variation de la fertilité en première ia chez les vaches prim'hostein. Renc. Rech. Ruminants 18: 89-92.

Friggens N.C., 2003. Body lipid reserves and the reproductive cycle : Towards a better understanding Livestock Production Science No. 83. p 219-236.

Friggens N.C., Ingvartsen K. et Emmans G., 2004. Prediction of body lipid change in pregnancy and lactation. J. Dairy Sci. 87: 988-1000.

Friggens N.C et Badsberg J., 2007. The effect of breed and parity on curves of body condition during lactation estimated using a non-linear function. Animal 1: 565-574.

Friggens N.C., Berg P., Theilgaard P., Korsgaard I., Ingvartsen K., L.Ã¸vendahl P. et Jensen, J., 2007. Breed and parity effects on energy balance profiles through lactation: Evidence of genetically driven body energy change. Journal of dairy science 90: 5291-5305.

Friggens N.C et Labouriau R., 2007. Effet du numéro d'œstrus et du nombre de jours après le vêlage sur la probabilité de conception chez les vaches laitières. Renc. Rech. Ruminants 14: 367-370.

Friggens N.C et Newbold J., 2007. Towards a biological basis for predicting nutrient partitioning : The dairy cow as an example. Animal 1: 87-97.

Friggens N.C et Labouriau R., 2010. Probability of pregnancy as affected by estrus number and days to first estrus in dairy cows of three breeds and parities. Animal Reproduction Science 118:155-162

Friggens N.C, Sauvant D. et Martin O., 2010. Vers des définitions opérationnelles de la robustesse s'appuyant sur des faits biologiques: L'exemple de la nutrition. INRA Prod. Anim. 23: 43-52.

Friggens N.C, Brun-Lafleur L., Faverdin P., Sauvant D et Martin O., 2011. Advances in predicting nutrient partitioning in the dairy cow: Recognizing the central role of genotype and its expression through time. Animal FirstView: 1-13.

Garcia F. et Agabriel J., 2007. Recommandations alimentaires pour les vaches de réformes à l'engrais. Développement d'un modèle d'estimation de la composition du gain de poids et des besoins associés. INRA Prod. Anim. 20: 137-150.

Garcia F. et Agabriel J., 2008. Compocow : A predictive model to estimate variations in body composition and the energy requirements of cull cows during finishing. J. Agri. Sci. 146: 251-265.

Garnsworthy P. et Topps J., 1982. The effect of body condition of dairy cows at calving on their food intake and performance when given complete diets. Anim. Prod. 35: 113-119.

Geoffroy A., 2010. Expression comportementale de l'œstrus chez des vaches allaitantes charolaises soumises à différents niveaux alimentaires postpartum. Thèse vétérinaire, Faculté de médecine de Nantes, Nantes. 218 p.

GIEC. 2007. Bilan 2007 des changements climatiques : Rapport de synthèse, Valence. 22 p.

Hanigan M., Bateman H., Fadel J et McNamara J., 2006. Metabolic models of ruminant metabolism: Recent improvements and current status. J. Dairy Sci. 89: E52-64.

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

Houghton P., Lemenager R., Horstman L., Hendrix K. et Moss G., 1990. Effects of body composition, pre- and postpartum energy level and early weaning on reproductive performance of beef cows and preweaning calf gain. J. Anim Sci. 68: 1438-1446.

Hurnik J. et King G., 1987. Estrous behavior in confined beef cows. J. Anim Sci. 65: 431-438.

Ingrand S. et Agabriel J., 1997. Typology of the evolution of intake by charolais cows around calving. Animal Science 63: 361-371.

Ingvartsen K. et Friggens N., 2005. To what extent do variabilities in hormones, metabolites and energy intake explain variability in milk yield? Domestic Animal Endocrinology 29: 294-304.

INRA. 2007. Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux - valeurs des aliments. Quae.

Jarrige R., Petit M., Tissier M et Gueguen L., 1980. Reproduction, gestation et lactation. In alimentation des ruminants. 2ème ed. INRA.

Jenkins T. et Ferrell C., 1994. Productivity through weaning of nine breeds of cattle under varying feed availabilities: I. Initial evaluation. Journal of Animal Science 72: 2787-2797.

Jenkins T. et Ferrell C., 2004. Preweaning efficiency for mature cows of breed crosses from tropically adapted bos indicus and bos taurus and unadapted bos taurus breeds. Journal of Animal Science 82: 1876-1881.

Kafi M., Mirzaei A., Tamadon A. et Saeb M., 2012. Factors affecting the occurence of postpartum prolonged luteal activity in clinically healthy high-producing dairy cows. Theriogenology 77: 421-429.

Kaitala V., Mappes T. et Ylonen H., 1997. Delayed female reproduction in equilibrium and chaotic populations. Evolutionary Ecology 11: 105-126.

Kerbrat S. et Disenhaus C., 2004. A proposition for an updated behavioural characterisation of the oestrus period in dairy cows. Applied Animal Behaviour Science 87: 223-238.

Khireddine B., Grimard B., Ponter A., Ponsart C., Boudjenah H., Mialot J.P., Sauvant D. et Humblot, P. 1998. Influence of flushing on lh secretion, follicular growth and the response to estrus synchronization treatment in suckled beef cows. Theriogenology 49: 1409-1423.

Lake S., Scholljegerdes E., Atkinson R., Nayigihugu V., Paisley S., Rule D., Moss G., Robinson T. et Hess B., 2005. Body condition score at parturition and postpartum supplemental fat effects on cow and calf performance. J. Anim Sci. 83: 2908-2917.

Lalman D., Keisler D., Williams J., Scholljegerdes E. et Mallett D., 1997. Influence of postpartum weight and body condition change on duration of anestrus by undernourished suckled beef heifers. J. Anim Sci. 75: 2003-2008.

Lasseur J. et Landais E., 1992. Mieux valoriser l'information contenue dans les carnets d'agnelage pour évaluer des performances et des carrières de reproduction en élevage ovin-viande. INRA Prod. Anim. 5: 43-58.

Ledoux D., Gatien J., Grimard B., Deloche MC., Fritz S., Lefebvre R., Humblot P. et Ponsart C 2011. Phénotypage des échecs de gestation entre 0 et 90 jours après 1ère insémination postpartum en race holstein et relations avec l'index de fertilité postpartum des pères utilisés. Renc. Rech. Ruminants 18: 339-342.

Lents C., White F., Ciccioli N., Wettemann R., Spicer L., et Lalman D., 2008. Effects of body condition score at parturition and postpartum protein supplementation on estrous behavior and size of the dominant follicle in beef cows. Journal of Animal Science 86: 2549-2556.

Lika K. et Kooijman S., 2003. Life history implications of allocation to growth versus reproduction in dynamic energy budgets. Bulletin of Mathematical Biology 65: 809-834.

Looper M., Lents C. et Wettemann R., 2003. Body condition at parturition and postpartum weight changes do not influence the incidence of short-lived corpora lutea in postpartum beef cows. J. Anim Sci. 81: 2390-2394.

Lopez-Gatius, et al., 2003. Effects of body condition score and score change on the reproductive performance of dairy cows:
a meta-analysis. Theriogenology 59, 801–812.

Lucy M., Savio J., Badinga L., De La Sota R. et Thatcher W., 1992. Factors that affect ovarian follicular dynamics in cattle. J. Anim Sci. 70: 3615-3626.

Macdonald K.,Verkerk G., Thorrold B.,Pryce J., Penno, J., McNaughton L., Burton L., Lancaster J., Williamson J. et Holmes C.,2008. A comparison of three strains of holstein-friesian grazed on pasture and managed under different feed allowances. J. Dairy Sci. 91: 1693-1707.

Martin O. et Sauvant D., 2010a. A teleonomic model describing performance (body, milk and intake) during growth and over repeated reproductive cycles throughout the lifespan of dairy cattle. 1. Trajectories of life function priorities and genetic scaling. Animal 4: 2030-2047.

Martin O. et Sauvant D., 2010b. A teleonomic model describing performance (body, milk and intake) during growth and over repeated reproductive cycles throughout the lifespan of dairy cattle. 2. Voluntary intake and energy partitioning. animal 4: 2048-2056.

McNamara J., 1995. Role and regulation of metabolism in adipose tissue during lactation. The Journal of Nutritional Biochemistry 6: 120-129.

Moreau J., Ruget F., Ferrand M., Souverain F., Poissons S., Lannuzel F. Lacroix B.,2008. Prospective autour du changement climatique: Adaptation de systèmes fourragers. Renc. Rech. Ruminants 15: 193-200.

Mosnier C., 2009. Adaptation des élevages de bovins allaitants aux aléas de prix et de climat: Approche par modélisation. Thèse de doctorat, Ecole doctorale ABIES, Paris. 182 p.

Moulin C., Blanc F., Ezanno P. et Bocquier F., 2004. Modelling as a tool for teaching of livestock dynamics. Anim. Res. 53: 439-450.

Nugent R. et Jenkins T., 1992. Effects of alternative lamb production systems, maternal line, and culling strategy on flock age structure. Journal of Animal Science 70: 2285-2295.

Oltenacu P., Milligan R., Rounsaville T. et Foote R., 1980. Modelling reproduction in a herd of dairy cattle. Agricultural Systems 5: 193-205.

Opsomer G., Gröhn Y., Hertl J., Coryn M., Deluyker H. et de Kruif, A. 2000. Risk factors for post partum ovarian dysfunction in high producing dairy cows in belgium: A field study. Theriogenology 53: 841-857.

Osoro K et Wright I., 1992. The effect of body condition, live weight, breed, age, calf performance, and calving date on reproductive performance of spring-calving beef cows. J. Anim Sci. 70: 1661-1666.

Peck S., 2004. Simulation as experiment: A philosophical reassessment for biological modeling. Trends in Ecology & Evolution 19: 530-534.

Perry R., Corah L., Cochran R., Beal W., Stevenson J., Minton J., Simms D., Brethour J.,1991. Influence of dietary energy on follicular development, serum gonadotropins, and first postpartum ovulation in suckled beef cows. J. Anim Sci. 69: 3762-3773.

Petit M et Gueguen L., 1980. Vaches nourrices. In: Alimentation des ruminants. 2ème ed. INRA.

Petit M., 1988. Alimentation des vaches allaitantes In: Alimentation des bovins, ovins et caprins. p 159-184. INRA, Paris.

Petit M., Jarrige R., Russel A et Wright I., 1992. Feeding and nutrition of the suckler cow. In: R. Jarrige and C. Béranger (eds.) Beef cattle production Elsevier, Amsterdam - London - New York - Tokyo. No. 9. p 191-208.

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

Petit M., Agabriel J., D'hour P. et Garel J., 1994. Quelques caractéristiques des races bovines allaitantes de type rustique. INRA Prod. Anim. 7: 235-243.

Pleasants A., 1997. Use of a stochastic model of a calving distribution for beef cows for formulating optimal natural mating strategies. Animal Science 64: 413-421.

Pointereau P., Bochu J. et Doublet S., 2007. Characterization and elements for a definition and analysis of low input farming systems. In: Low input farming systems: an opportunity to develop sustainable agriculture, Ranco, 2-5 July 2007. p 28-32.

Pomar C., Harris D., Savoie P. et Minvielle F., 1991. Computer simulation model of swine production systems: Iii. A dynamic herd simulation model including reproduction. Journal of Animal Science 69: 2822-2836.

Poux X., 2008. Low input farming systems in europe: What is at stake ? In: K. Biala, J. Terres, P. Pointereau and M. Paracchini (eds.) Low input farming systems : an opportunity to develop sustainable agriculture. Biala K., Terres JM., Pointereau P. and Paracchini ML, Ranco.

Puillet L., 2010. Modéliser la variabilité biologique en réponse aux pratiques de conduite. Application au troupeau caprin laitier. Thèse de doctorat, ABIES, Paris.251 p.

Puillet L., Martin O., Sauvant D. et Tichit M., 2010. An individual-based model simulating goat response variability and long-term herd performance. Animal 4: 2084-2098.

Raubenheimer D., Simpson D. et Tait H., 2012. Match and mismatch: Conservation physiology, nutritional ecology and the timescales of the biological adaptation. Phil. Trans. R. Soc. 367: 1628-1646.

Renquist B., Oltjen J., Sainz R. et Calvert C., 2006. Relationship between body condition score and production of multiparous beef cows. Livestock Science 104: 147-155.

Richards M., Spitzer J. et Warner M., 1986. Effect of varying levels of postpartum nutrition and body condition at calving on subsequent reproductive performance in beef cattle. J. Anim Sci. 62: 300-306.

Robelin J. et Daenicke R., 1980. Variations of net energy requirements for cattle growth with liveweight, liveweight gain, breed and sex. Ann. Zootech 29: 99-118.

Robelin J., 1986. Composition corporelle des bovins: Évolution au cours du développement et différences entre races. Thèse de doctorat, Clermont - Ferrand II, Clermont-Ferrand. 401 p.

Robelin J. et Agabriel J., 1986. Estimation de l'état d'engraissement des bovins vivants à partir de la taille des cellules adipeuses. Bulletin Technique, Centre de Recherches Zootechniques et Vétérinaires de Theix: 37-41.401 p.

Robelin J. et Casteilla L., 1990. Différentiation, croissance et développement du tissu adipeux. INRA Prod. Anim. 3: 243-252.

Roche J., Friggens N., Kay J., Fisher M., Stafford K. et Berry D., 2009. Invited review: Body condition score and its association with dairy cow productivity, health, and welfare. Journal of Dairy Science 92: 5769-5801.

Rusche W., Cochran R., Corah L., Stevenson J., Harmon D., Brandt R. et Minton J.,1993. Influence of source and amount of dietary protein on performance, blood metabolites, and reproductive function of primiparous beef cows. J. Anim Sci. 71: 557-563.

Sanders J. et Cartwright T., 1979. A general cattle production systems model i: Structure of the model. Agricultural Systems 4: 217-227.

Sanz A., Bernués A., Villalba D., Casasús I. et Revilla R., 2004. Influence of management and nutrition on postpartum interval in brown swiss and pirenaica cows. Livestock Production Science 86: 179-191.

Sauvant D., 1992. La modélisation systémique en nutrition. Reprod. Nutr. Dev. 32: 217-230.

Sauvant D., 2005. La modélisation de la réponse des porcs aux pratiques alimentaires et d'élevage. In: Journées de la recherche porcine. p 283-290.

Sauvant D. et Martin O., 2010. Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité...Les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage: Définitions systémique et biologique des différents concepts. INRA Prod. Anim. 23: 5-10.

Scaramuzzi R., Brown H. et Dupont J., 2010. Nutritional and metabolic mechanisms in the ovary and their role in mediating the effects of diet on folliculogenesis: A perspective. Reproduction in Domestic Animals 45: 32-41.

Scaramuzzi R., Baird D., Campbell B., Driancourt M.A., Dupont J., Fortune J., Gilchrist R., Martin G., McNatty K., McNeilly A., Monget P., Monniaux P., Vinoles C. et Webb R., 2011. Regulation of folliculogenesis and the determination of ovulation rate in ruminants. Reproduction, Fertility and Development 23: 444-467.

Selk G., Wettemann R., Lusby K., Oltjen J., Mobley S., Rasby R.et Garmendia J., 1988. Relationships among weight change, body condition and reproductive performance of range beef cows. J. Anim Sci. 66: 3153-3159.

Sinclair K. et Agabriel J., 1998. The adaptation of domestic ruminants to environmental contraints under extensive conditions. Ann. Zootech 47: 347-358.

Taga H., 2011. Ontogénèse des tissus adipeux chez le fœtus bovin : Identification des processus cellulaires et moléculaires sous-jacents à l'adipogénèse. Thèse de doctorat, Agrocampus Ouest, Clermont-Ferrand. 187 p.

Tess M. et Kolstad B., 2000. Simulation of cow-calf production systems in a range environment: I. Model development. Journal of Animal Science 78: 1159-1169.

Thornley J. et France J., 2007. Mathematical models in agriculture. Quantitative methods for the plant, animal and ecological sciences. 2nd ed. CABI, Oxon.

Tichit M., Ingrand S., Moulin CH., Cournut S., Lasseur J. et Dedieu B., 2008. Capacités d'adaptation du troupeau: La diversité des trajectoires productives est-elle un atout ? In: C. E. Dedieu B., Leclerc B., Moulin CH. et Tichit M. (ed.) L'élevage en mouvement. Flexibilité et adaptation des exploitations d'herbivores. p 119-133. Ed. Quae, Versailles.

Varpe Ø., Jørgensen C., Tarling G. et Fiksen Ø., 2009. The adaptive value of energy storage and capital breeding in seasonal environments. Oikos 118: 363-370.

Vetharaniam I., Peterson A., McNatty K. et Soboleva T., 2010. Modelling female reproductive function in farmed animals. Animal Reproduction Science 122: 164-173.

Villa-Godoy A., Hughes T., Emery R., Stanisiewski E. et Fogwell R., 1990. Influence of energy balance and body condition on estrus and estrous cycles in holstein heifers. J. Dairy Sci. 73: 2759-2765.

Villalba D., CasasÃºs I., Sanz A., BernuÃ©s A., Estany J. et Revilla R., 2006. Stochastic simulation of mountain beef cattle systems. Agricultural Systems 89: 414-434.

Wagner J., Lusby K., Oltjen J., Rakestraw J.,Wettemann R. et Walters L.,1988. Carcass composition in mature hereford cows: Estimation and effect on daily metabolizable energy requirement during winter. Journal of Animal Science 66: 603-612.

Whittier J., Clanton D. et Deutscher G., 1988. Effect of varying weight gain during the last trimester of gestation on productivity of beef heifers. Animal Production 47: 53-57.

Wiltbank J., Rowden W., Ingalls J., Geegoey K. et Koch R.,1962. Effect of energy level on reproductive phenomena of mature hereford cows. J. Anim Sci. 21: 219-225.

Wiltbank J., Rowden W., Ingalls J et Zimmerman D., 1964. Influence of post-partum energy level on reproductive performance of hereford cows restricted in energy intake prior to calving. J. Anim Sci. 23: 1049-1053.Woelders, H., M. Pas, A. Bannink, R. F. Veerkamp, and M. A. Smits. 2011. Systems biology in animal sciences. Animal 5: 1036-1047.

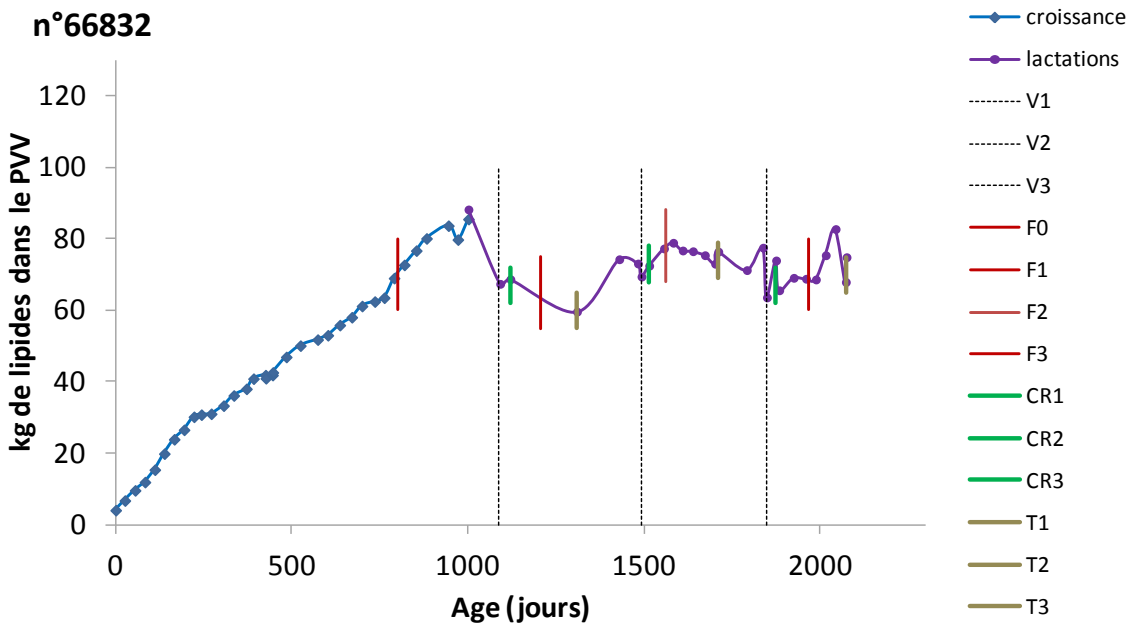
Woelders, H., M. Pas, A. Bannink, R. F. Veerkamp and M. A. Smits (2011). Systems biology in animal sciences. Animal 5(7): 1036-1047.

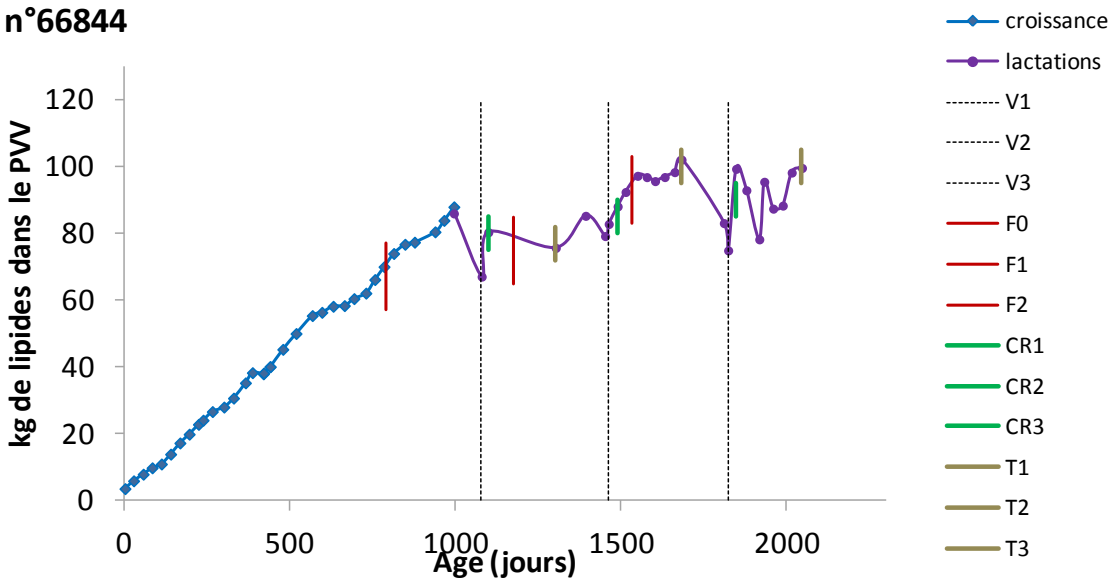
Wright I., Rhind S., Russel A., Whyte T., McBean A. et McMillen S., 1987. Effects of body condition, food intake and temporary calf separation on the duration of the post-partum anoestrous period and associated lh, fsh and prolactin concentrations in beef cows. Animal Production 45: 395-402.

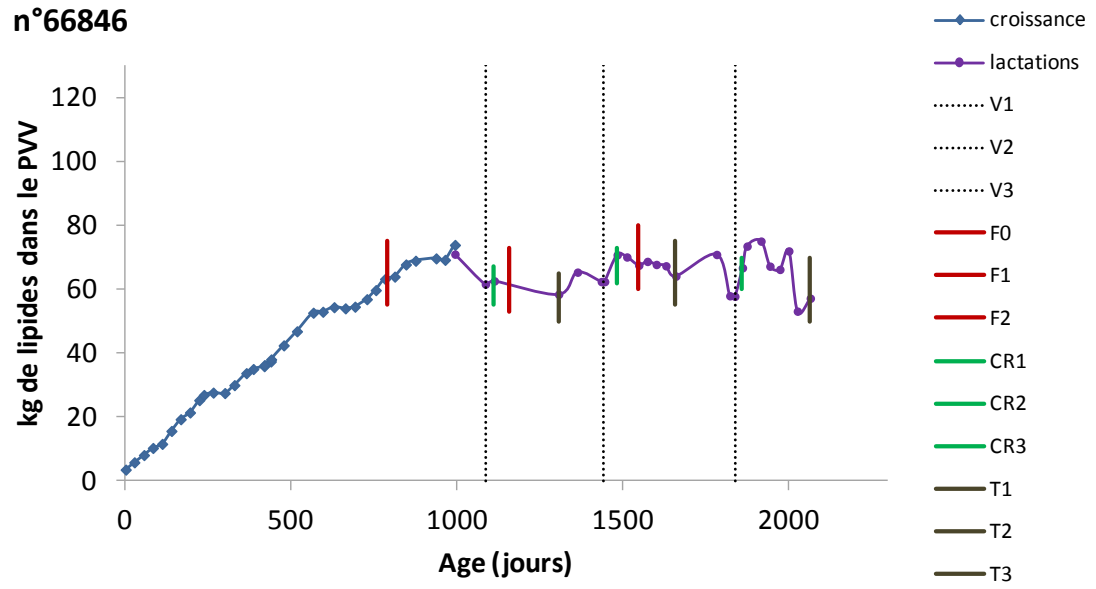
Wright I., Rhind S., Whyte T. et Smith A., 1992. Effects of body condition at calving and feeding level after calving on LH profiles and the duration of the postpartum anoestrus period in beef cows. Animal Production 55: 41-46.

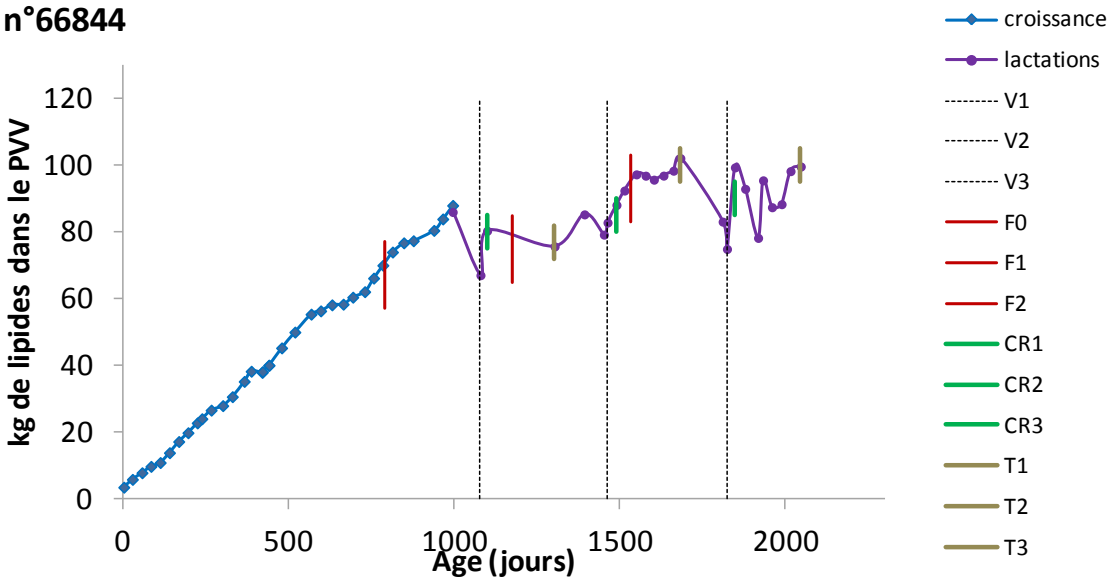
ANNEXES

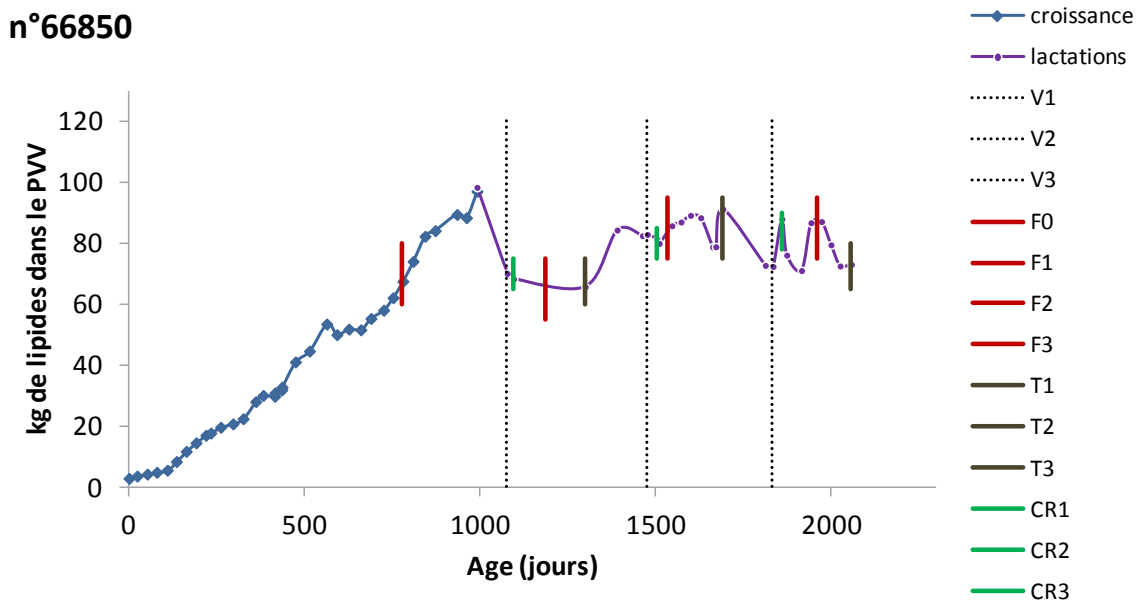
Annexe 1: Trajectoires de lipides des 17 animaux de la base de données de l'UE de Bourges

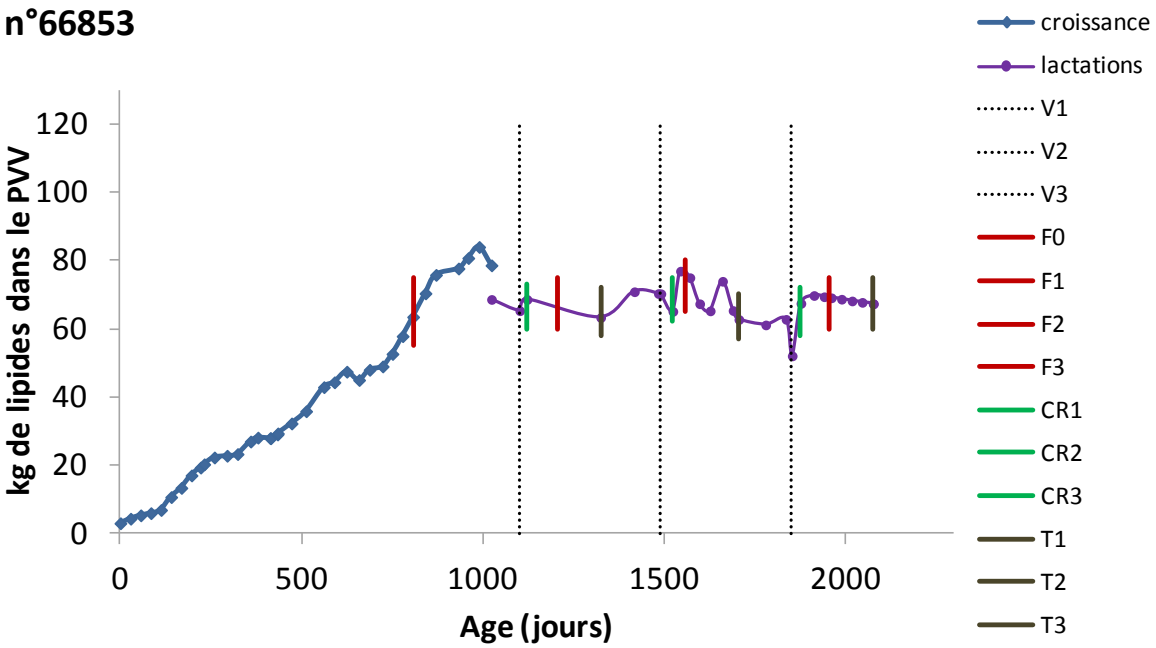




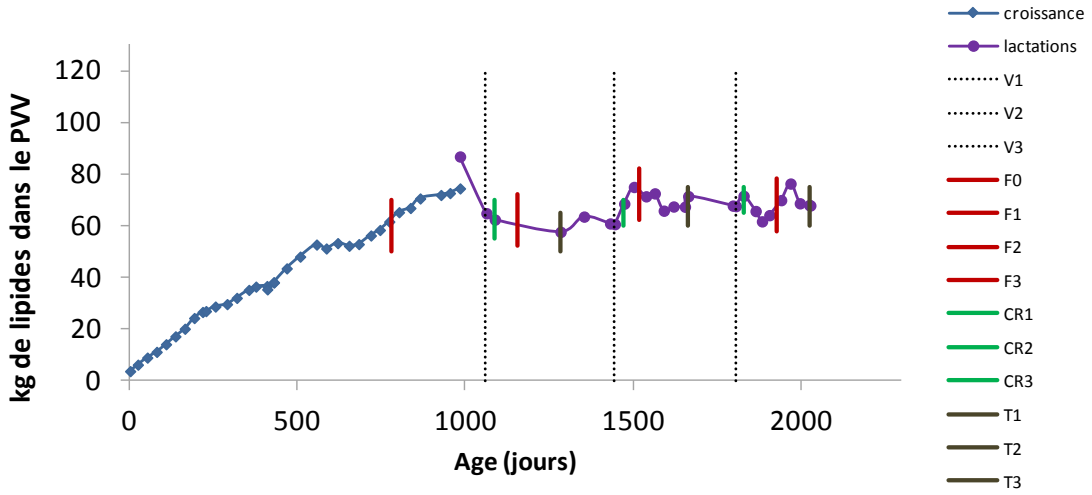

n°66846
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
CR1
CR2
CR3
T1
T2
T3


n°66844
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
CR1
CR2
CR3
T1
T2
T3

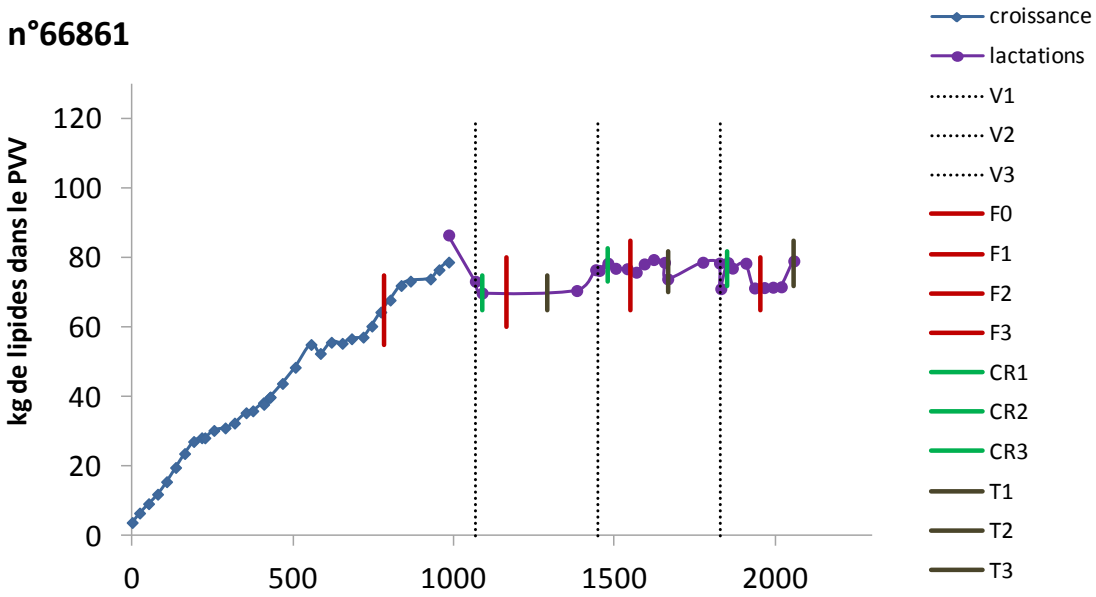

n°66850
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
F3
T1
T2
T3
CR1
CR2
CR3

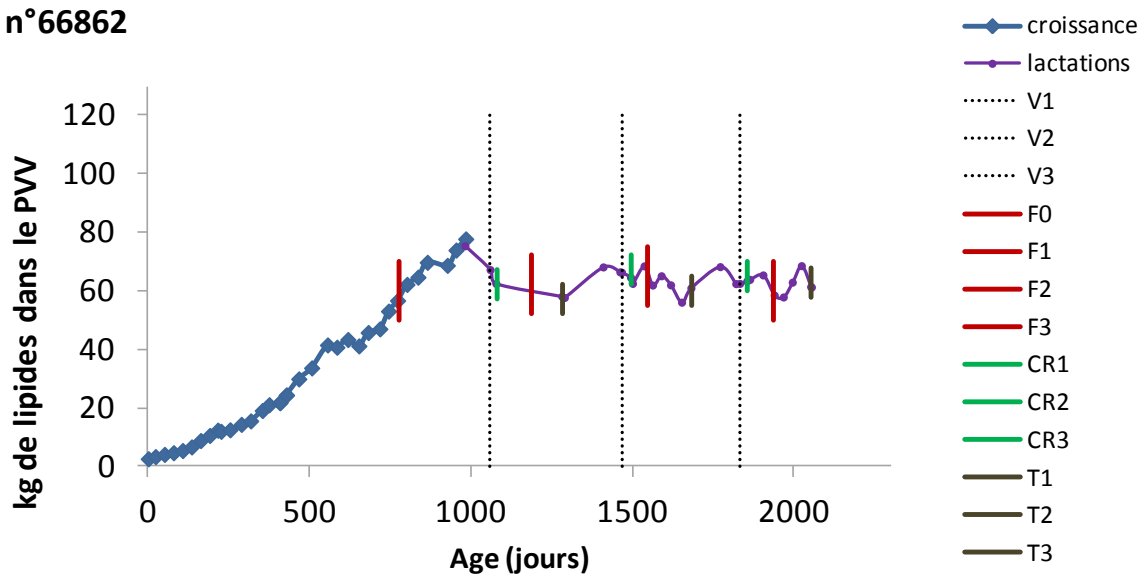

n°66853
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
F3
CR1
CR2
CR3
T1
T2
T3

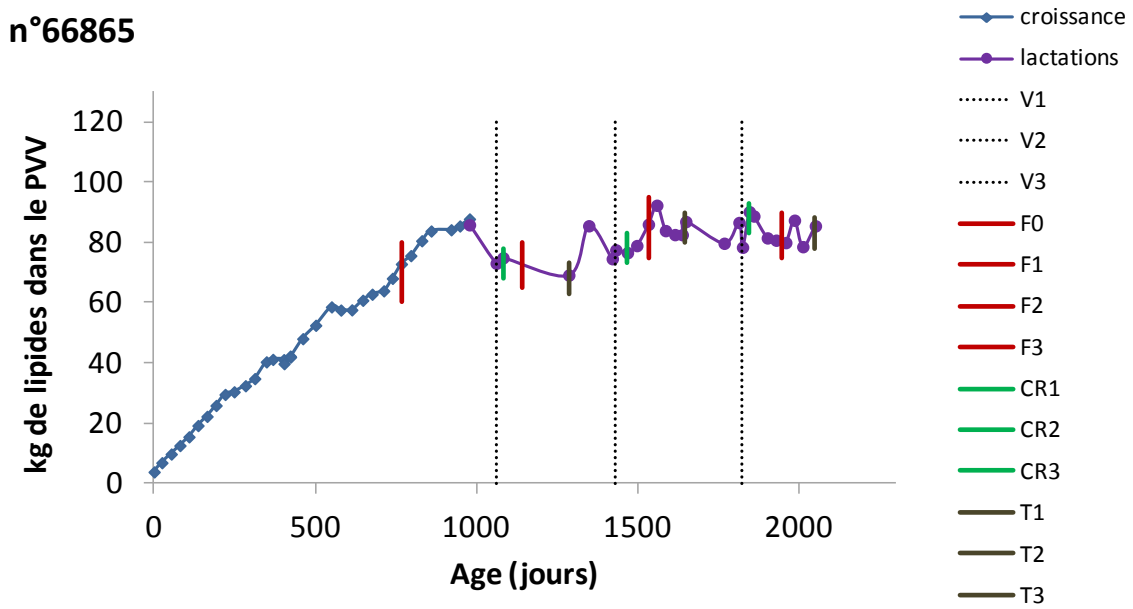
n°66859



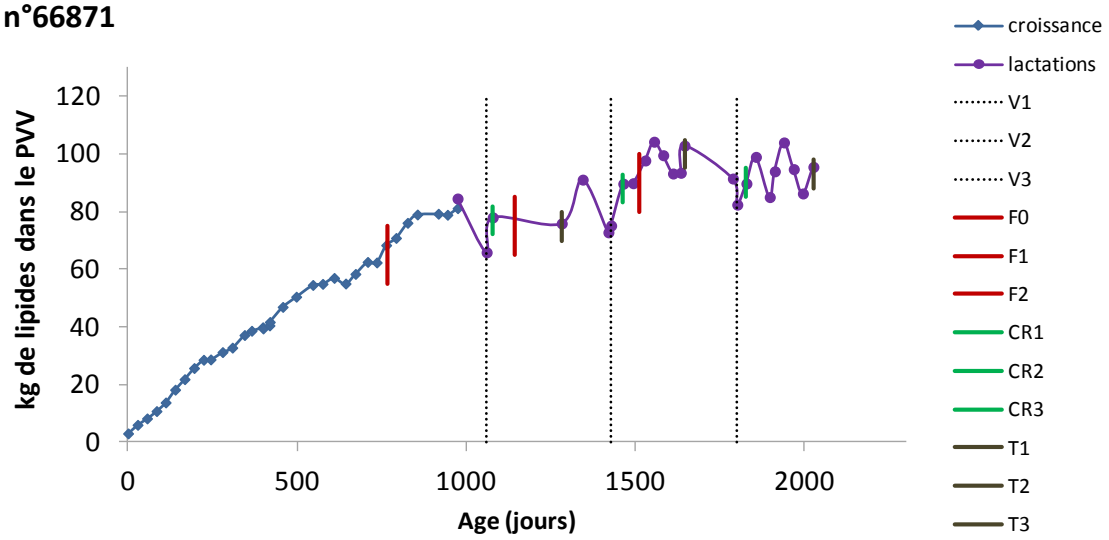
n°66861



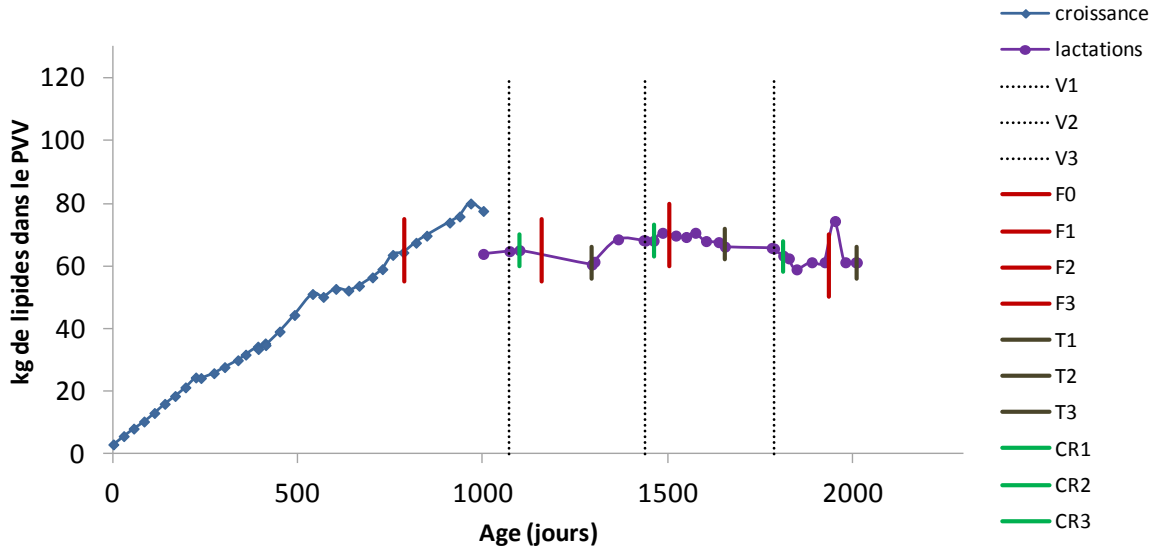

n°66862
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
F3
CR1
CR2
CR3
T1
T2
T3


n°66865
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
F3
CR1
CR2
CR3
T1
T2
T3

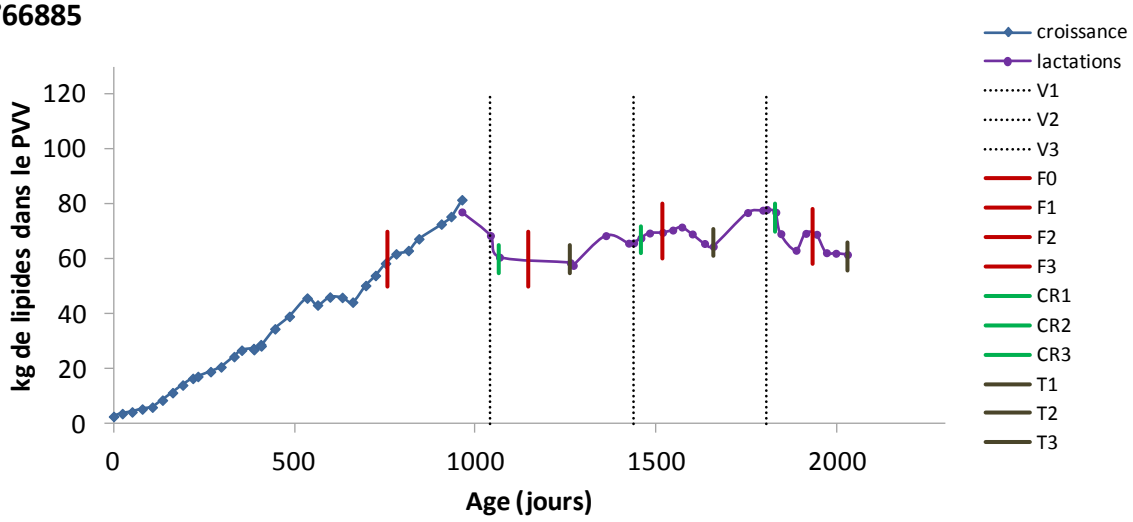
n°66871



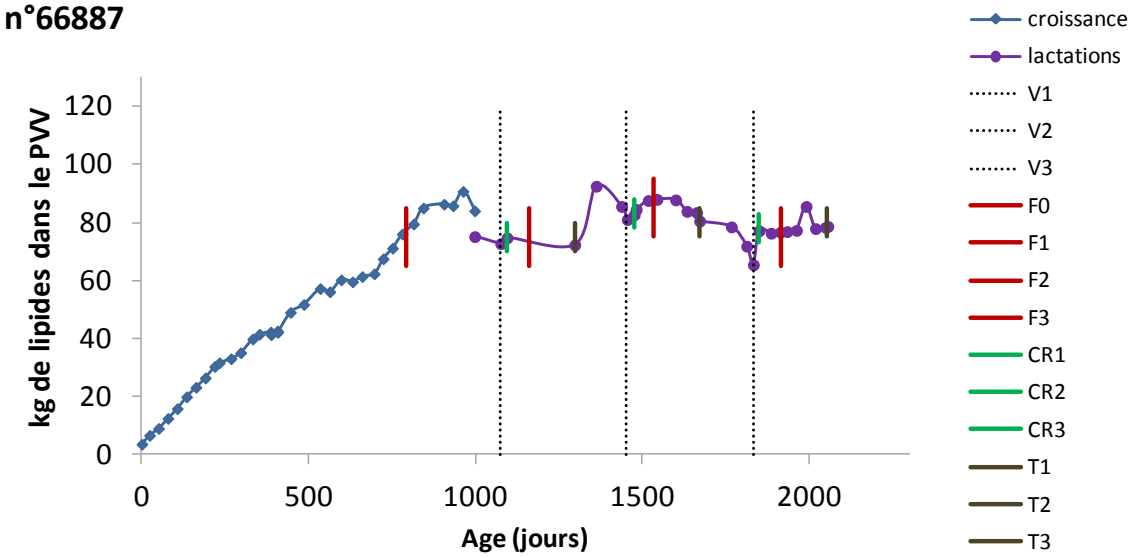
n°66882

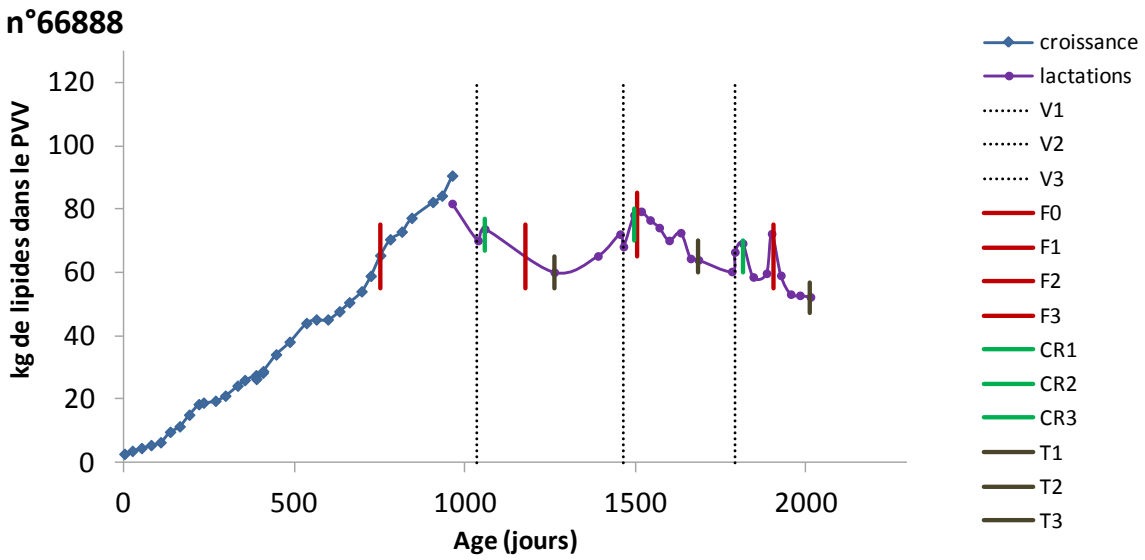


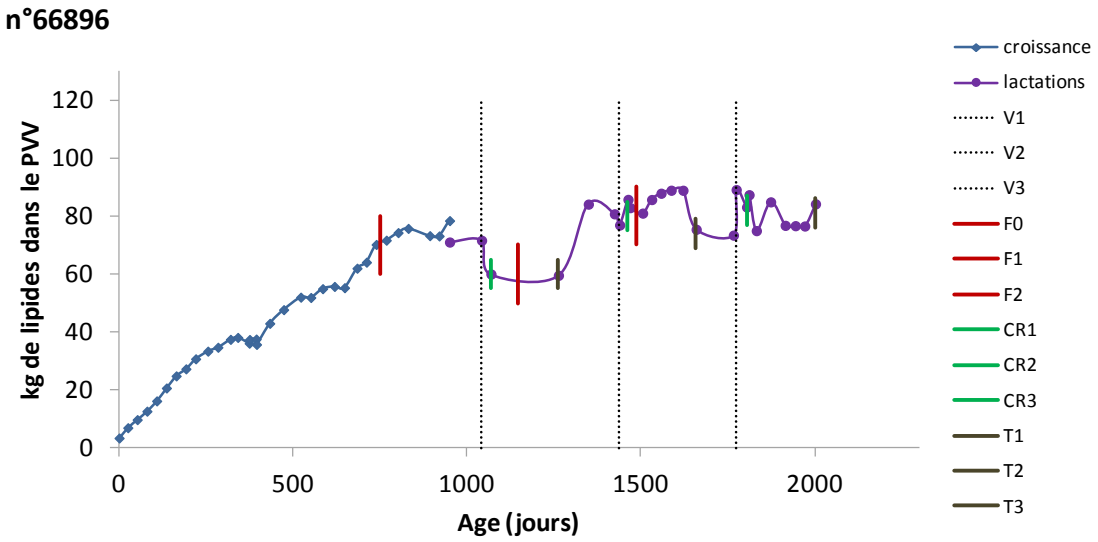
n°66885



n°66887




n°66888
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
F3
CR1
CR2
CR3
T1
T2
T3


n°66896
kg de lipides dans le PVV
120
100
80
60
40
20
0
0
500
1000
1500
2000
Age (jours)
croissance
lactations
V1
V2
V3
F0
F1
F2
CR1
CR2
CR3
T1
T2
T3

Annexe 2: Publication

Subcutaneous body lipids affect cyclicity and estrus behavior in primiparous Charolais cows

E. Recoules[a,b], A. De La Torre[a,b], J. Agabriel[a,b], D. Egal[c] and F. Blanc[b,a,*]

[a]*INRA, UMR 1213 Herbivores, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France*

[b]*Clermont Université, VetAgro Sup, UMR 1213 Herbivores, BP 10448, F-63000 Clermont-Ferrand, France*

[c]*INRA, UE 1296, Unité Expérimentale des Monts d'Auvergne, F-63820 Laqueuille, France*

[*] Corresponding author. Tel. : +33 4 73 98 69 50

E-mail address : fabienne.blanc@vetagro-sup.fr

ABSTRACT

Conception rate and the intercalving interval of beef cows are known to be influenced by body reserves at calving and their postpartum changes. However, few studies have focused on the impact of body reserve dynamics on both postpartum cyclicity and estrus expression. Two successive similar experiments (Year 1: n = 14; Year 2: n = 16) were carried out on primiparous Charolais cows to quantify the effects of adipose cell diameter at calving (ACDca) and their postpartum changes (ACDch) on cyclicity and estrus behavior. Cows were managed to calve with body condition score (BCS, scale 0-5) of 2.5 (Year 1) and 1.5 (Year 2). After calving cows were assigned to a Low *vs.* a High energy level diet until turn out. Within years ACDca was similar between Low and High groups whereas calving to turn out changes of body weight (BW), BCS and adipose cell diameter differed (P <0.0001). Calving to resumption of luteal activity interval was negatively correlated with ACDca (P = 0.001). Estrus duration (interval between first and last standing to be mounted (STBM)) was longer in Low than in High groups (P = 0.02). Number of STMB and activity were higher in Low than in High cows. Adipose cell diameter at calving and postpartum changes had distinct effects on the components of the reproductive performance, emphasizing the need to consider both amounts and changes of body lipids to predict relationships between nutrition and reproduction in cows.

Key words**:** Beef cow, Body lipids, Estrus, Feed restriction, Reproduction

1. Introduction

As economic and climatic conditions become more variable it is expected that beef cattle production systems will experience more frequent periods of feed restriction. These could also become longer and more severe. This would have an impact on the reproductive performance of females and consequently on the economic viability of farms. Effects of nutrition on the cow reproductive performance can be studied through the physiological mechanisms by which the nutrients influence reproduction (Scaramuzzi et al., 2010) or by considering the whole animal. This latter approach often tries to predict reproductive performance according to management rules by the use of modeling. These models often consider that reproductive success results from a dynamic process that includes successive stages, each of them corresponding to a specific reproductive status (open not cycling, open cycling, pregnant) that cows experience over time (Blanc and Agabriel, 2008). Based on such a representation of the reproductive efficiency, a question arises about how to account for the

influence of body reserves at each of these stages. In dairy cows, Friggens (2003) described the combined effects of body lipids and postpartum body lipid changes on the likelihood of onset of ovarian activity after calving. To extend this conceptual framework to beef cows and to other stages of the reproductive process (cyclicity, estrus behavior, fertilization, embryo survival) a quantification of the effects of body lipids and their postpartum changes on each of these stages is needed.

Previous studies in beef cows showed that low body lipid amount at calving lengthened the postpartum anoestrus period (Richards et al., 1986) and body lipid amount at start of mating influence likelihood of conception (Petit et al., 1992). With regard to the effects of body lipid levels and their postpartum changes on estrus behavior, few data are available in beef cattle. Previous studies reported that estrus duration was affected neither by the postpartum body weight gain (Ciccioli et al., 2003) nor by the body condition at start of mating (Flores et al., 2007). In contrast, in dairy cows the effects of body lipid amount and changes on reproductive performance were largely studied (Butler and Smith, 1989; Roche, 2006) and it is accepted that intake level and milk yield influence estrus behavior (Cutullic et al., 2009; Villa-Godoy et al., 1990). Further investigations regarding the effects of body lipid changes on the different reproductive stages are needed in beef cattle and particularly in cases where body lipid mobilization is induced by feeding restriction.

The objectives of this study were to quantify the effects of body lipid amount at calving and postpartum body lipid changes on ovarian cyclicity and estrus behavior in Charolais cows. We hypothesized that the interval from calving to resumption of luteal activity becomes longer with decreased body lipid amount at calving. We also tested if postpartum body lipid mobilization influences estrus expression. These two aspects are important for predicting how females cope with underfeeding/refeeding dynamics. The present study focused on primiparous cows for which reproduction is more sensitive to nutrition (Meikle et al., 2004).

2. Materials and methods

Two successive experiments were carried out in winters 2009 and 2010 at the INRA experimental station in Laqueuille (Auvergne, mountain conditions). All the scientists working on this study were licensed to perform experiments on animals. Procedures involving

the use of animals were approved by the regional ethics committee (approval number A 63.189.04.).

2.1.1 Experimental design

Primiparous Charolais cows (Year 1: n = 14; Year 2: n = 16) were managed in a winter calving system. Both experiments followed the same experimental design divided into 2 successive periods: The prepartum period (P1) started at the beginning of October and was used to create and stabilize expected body condition score (BCS) at calving. Cows were randomly allocated to two groups (Low and High) with similar body weight (BW) and expected calving date. From the beginning of October to November 18, 2009 (Year 1) or December 14, 2010 (Year 2), cows from both groups were maintained on the same high hill pasture and were managed similarly to reached a BCS of 2.5 (Year 1) and 1.5 (Year 2). From November 18, 2009 (Year 1) and December 14, 2010 (Year 2) cows were housed in groups in pens with a concrete feeding area and a straw area to stabilize BCS until calving. Feeding management of Low and High groups was similar over this period. Calving dates were respectively January 6, 2009 (± 15 d) (Low) *vs.* January 7, 2009 (± 18 d) (High) in Year 1 and January 10, 2010 (± 11 d) (Low) *vs.* January 10, 2010 (± 10 d) (High) in Year 2 (mean ± s.d). After calving the second period (P2) started. Low and High groups were respectively assigned to their energy level diet from calving until mid-may (131 ± 16 d postpartum in Year 1 and 129 ± 10 d postpartum in Year 2 (mean ± s.d; fig.1)). During this period, calves were housed in a separate pen near to their dams enabling visual and olfactory contacts. Suckling was allowed only twice a day (at 08:00 h and 16:00 h). Milk production was measured every two weeks by the weigh-suckle-weigh method (Le Neindre, 1973). Cows were allowed to mate by natural service during P2 but only from the third estrus detected by visual observations.

2.2 Feeding and treatment

At the beginning of P1, cows were maintained on pasture during 48 d (Year 1) or 74 d (Year 2) and then were housed. During the indoor periods (end of P1 and the whole P2), animals were individually fed concentrate and group fed hay once a day. Animals were tied up during one hour for feeding in the morning (08:00 h) and then had free access to the trough for eating

the remaining hay. The same pasture hay and concentrate were used throughout P1 and P2. Concentrate energy content was 7.5 MJ/kg dry matter (DM) and composition of hay is presented in Table 1. Hay and concentrate DM intakes as well as net energy supplied by diets during P1 and P2 are presented in Table 2. Individual DM intake was estimated as the total DM intake of the group divided by number of animals. The diets were balanced for nitrogen supply (INRA, 2007). The experimental design is summarized in fig. 1.

2.3 Calving difficulty and body reserves

Calving difficulty was assessed on a 5-points scale from 1 (calving without any assistance) to 5 (caesarean done by a veterinarian).

During P1, cows were weighed once (Year 1) or twice (Year 2) a month. Live body weights were corrected for the weight of fetus and annexes (Petit and Agabriel, 1989). During P2, cows were weighed once (Year 1) or twice (Year 2) a week at 13:00 h. Body condition was scored by two independent evaluators once (Year 1) or twice (Year 2) a month during P1 and P2. Subcutaneous adipose tissue was collected by biopsy in the rump after local anesthesia (4-mL of Lidocaïne®) (Robelin and Agabriel, 1986). After collection, adipose cell diameter was measured using the method described by Robelin (1981) and Robelin and Agabriel (1986). As this method is invasive, subcutaneous adipose tissues were only collected at calving (start of P2) and at turn out (end of P2).

2.4 Blood samples

Blood samples (4-mL) were collected twice a week during P2 at 08:00 h before feeding by venipuncture of the median caudal vein into evacuated tubes containing either EDTA (one sample per week) or heparin (two samples per week). Samples were immediately centrifuged (2,000 x g, 20 min, room temperature) and plasma was recovered and stored at -20°C. In order to validate body lipid dynamics, the EDTA-samples were used to measure plasma non esterified fatty acids (NEFA) concentration by an enzymatic colorimetric method (Kit NEFA-HR(2) WAKO – Unipath SA, (De La Torre et al., 2010) with an inter-assay CV of 6.54%. To study cyclicity, the heparin-samples were used to quantify plasma progesterone (P4) by enzyme immunoassay with an intra-assay CV of 7.43% (Year 1); 6.12% (Year 2) and an inter-assay CV of 7.97% (Year 1); 7.39% (Year 2). Linear interpolation was made between

P4 measurements to estimate daily P4 values. Within year, two thresholds (P4.1 and P4.2) were defined to determine the day of start and end of a luteal activity and were 1.2 ng/mL and 2.7 ng/mL (Year 1) and 1.7 ng/mL and 3.1 ng/mL (Year 2) respectively. These thresholds and the duration of ovarian cycles were defined according to the method of Cutullic et al. (2011). Normal cycle duration was considered to be between 17 and 27 d as proposed by Disenhaus et al. (2008). The first and second cycles of normal duration were identified as cycle no. 1 and cycle no. 2 respectively. Short cycles occurring before cycle no. 1 were names cycle no. 0. Only two cycles no. 3 were recorded during P2 and were thus removed from the data. Only cycles that ended before the end of P2 and for which we could calculate duration were included in the data.

2.5 Estrus behavior

During P2, each group of cows was continuously observed using a video camera system. During the hours of darkness artificial lighting was used with a lower intensity than daylight. Cows were numbered individually on the flanks and back with a water-based color paint to allow individual recognition. In addition, visual observations were carried out three times a day (07:00 h, 13:00 h and 16:00 h) for 10 min in Year 1 and (06:00 h, 13:00 h and 16:00 h) for 15 min in Year 2 to record all expressed sexual behaviors. These visual observations were always done by the same person. Progesterone profiles combined with visual observations were used to determine the day of estrus and select the estrous video sequences to analyze. These video sequences were first watched to record every STBM event. This allowed calculating for each estrus of each cow the mean date and time of STBM. A period of 36 h centered on this mean time was analyzed thoroughly using the Observer® software. If no STBM was recorded during estrus, the mean time between first and last mountings was used to select the 36 h period to analyze. In addition, a 36 h period selected during luteal phase was also analyzed for each estrus of each cow in order to characterize the basal level of behavioral expression and to compare it to the estrus level. The 36 h luteal periods were chosen as periods with no cows within the group in estrus and with the same start and end hours as for the estrus period. Over both these two 36 h periods, social and sexual behaviors given and received by the estrous cow were coded, registered and then analyzed. Three behavioral classes were considered: i) social ii) secondary sexual and iii) primary sexual behaviors (Table 3). Data were compiled to get the total number of each behavior expressed per 30 min

intervals over the two 36 h periods. Estrus duration was calculated using the interval between the first and last STBM over the 36 h period including estrus. Intensity and activity variables were defined on the period during which the number of secondary sexual behaviors was significantly higher than the expression level observed during luteal phase (SEC_DUR) as described by Blanc et al. (2010). Estrus intensity was described by i) the total number of sexual behaviors in proportion to total behaviors (TS/TB), ii) mounting behaviors (mountings and STBM) in proportion to total sexual behaviors (M/TS) and iii) the number of STBM per estrus. Activity was studied using the free time spent standing in proportion to SEC_DUR (FTS/SEC_DUR). Free time was defined as the time during which the cow was not tied up for feeding or data collection. In dairy cows, Roelofs et al. (2010) observed that estrus behavior was affected by the number of cows in estrus simultaneously (NCES). Thus, for each estrus of each cow, NCES was recorded and coded as 0 when no other cow was in estrus or 1 when one cow or more was in estrus in the same time. As estrus number could affect total sexual expression (Blanc et al., 2010), it was included in the analyses. Estrus no. 1 and estrus no. 2 preceded the first and second ovarian cycles of normal duration respectively. During P2, estrus no. 3 was exhibited by only three cows and was thus removed from the data.

2.6 Statistical analyses

SAS (SAS, 2010) was used to perform statistical analyses. Effects of postpartum nutritional treatment, year of experiment and the interaction on body reserves, calving difficulty, calves' birth weight and milk production were tested using PROC GLM. The interaction between nutritional treatment and year of experiment was removed from the model when non significant. The effect of the postpartum nutritional treatment on mean plasma concentration of NEFA over P2 was tested with PROC MIXED including nutritional treatment, year of experiment, and the interaction as fixed effects and weeks postpartum as a repeated effect (Littell et al., 1998). The effects of ACDca, ACDch, year of experiment and ACDca*ACDch on the calving to resumption of luteal activity interval were tested using PROC REG with backward elimination. The effects of ACDca, ACDch, year of experiment, ovarian cycle number and ACDca*ACDch on ovarian cycle duration were tested using PROC GLM with a post hoc comparison test. The effect of the postpartum nutritional treatment on occurrence of cycle no. 0 was tested with Fisher's exact test. The effects of ACDca, ACDch, year of experiment, NCES, estrus number, ACDca*ACDch and ACDch*NCES on behavioral criteria were tested with a PROC REG using a backward elimination. For models using backward

elimination, factors with *P*-value above 0.10 were removed from the model except for ACDca and ACDch that were always kept in the model whatever the *P*-value. For each model, the distribution of residuals was tested using the Shapiro-Wilk test. For estrus duration and number of STBM, a log10+1 transformation was required to have normally distributed residuals. Correlations were tested using the Spearman correlation coefficient. Data are presented as mean ± standard error.

3. Results

3.1 Body reserves dynamics

At calving, BW, BCS and ACDca were significantly affected by the year of the experiment. Average differences between Low and High groups were 9 kg for BW, 0.10 for BCS and 2 µm for adipose cell diameter. At the end of P2, BW, BCS and adipose cell diameter were significantly influenced by both the postpartum nutritional treatment and the year of experiment (Table 4). At the end of P2, average differences between Low and High groups were 87 kg for BW, 0.5 for BCS and 20 µm for adipose cell diameter. Within year, changes in BW, BCS and ACDch during P2 were significantly influenced by the postpartum nutritional treatment. BCS change also differed between years of experiment (Table 4). Whatever the year, ACDch was not correlated with ACDca (Year 1: r = -0.46, *P* = 0.11; Year 2: r = -0.0029, *P* = 0.99)

Variations of plasma NEFA concentrations over P2 are reported in fig.2. Mean plasma concentrations of NEFA over P2 (Year 1: 0.29 ± 0.12 ng/mL (Low) *vs.* 0.09 ± 0.01 ng/mL (High); Year 2: 0.24 ± 0.01 ng/mL (Low) *vs.* 0.11 ± 0.01 ng/mL (High) were affected by the postpartum nutritional treatment (*P* = 0.001) but not by the year of experiment (*P* = 0.65).

3.2 Calving difficulty, calves birth weights and milk production

Average calving difficulty was 2 ± 0.2. A score of 2 means slight assistance and it was not influenced by the postpartum nutritional treatment (*P* = 0.73) or by the year of experiment (*P* = 0.76). Average calf birth weight (43 ± 1 kg) was influenced neither by the postpartum nutritional treatment (*P* = 0.78) nor by the year of experiment (*P* = 0.55). On average, milk production during P2 was lower in Low groups (6.8 ± 0.14 kg (Low) *vs.* 7.6 ± 0.12 kg (High),

P = 0.04). There was a significant interaction between nutritional treatment and year of experiment, with a difference between Low and High groups which was greater in Year 2 (Year 1: 7.8 ± 0.24 kg (Low) *vs.* 7.1 ± 0.42 kg (High) and Year 2 : 6.0 ± 0.29 kg (Low) *vs.* 7.8 ± 0.27 kg (High) , *P* = 0.0004).

3.3 Ovarian cyclicity

In both years, resumption of luteal activity occurred before the end of P2 for all cows. Mean calving to resumption of luteal activity interval (92 ± 6 d (Low) *vs.* 88 ± 5 d (High)) significantly decreased with ACDca (*P* = 0.0004, fig.3). Below an ACDca of 80 µm, a decrease in adipose cell diameter of 10 µm triggered an increase in calving to resumption of luteal activity interval of 11 d. Above an ACDca of 80 µm increasing adipose cell diameter had a very low impact on calving to resumption of luteal activity interval (fig.3.). Calving to resumption of luteal activity interval was also increased with decreasing adipose cell diameter during P2 (*P* = 0.02) and it tended to be correlated to ACDch when expressed in proportion of ACDca (r = -0.34; *P* = 0.07).

During P2, 47 ovarian cycles (8 cycles no. 0; 25 cycles no. 1 and 14 cycles no. 2) were recorded. The frequency of cows showing cycle no. 0 was not influenced by the postpartum nutritional treatment (3/14 (Low) vs. 5/15 (High), P = 0.68). Ovarian cycle duration did not differ between cycle no. 1 (19 ± 0.4 d) and cycle no. 2 (19 ± 0.5 d, P = 1.0) but was significantly lower in cycles no. 0 (8 ± 0.60 d, P < 0.0001).

3.4 Estrus behavior

Over P2, 49 estruses (26 estruses no. 1 and 23 estruses no. 2) were recorded in total. Estrus duration was 4 ± 2 h longer in Low than in High cows and number of STBM per estrus was two times higher in Low than in High cows. Both criteria were influenced by ACDch. Estrus duration was negatively correlated with ACDch (Table 5) and with ACDch in proportion of ACDca (r = -0.30; *P* = 0.05). Number of STBM per estrus was negatively correlated with ACDch (Table 5) and with ACDch in proportion of ACDca (r = -0.35, *P* = 0.02). Mounting behaviors when considered in proportion to the total sexual behaviors (M/TS) were influenced by ACDca and estrus number (Table 5). M/TS were 30 ± 2% (estrus no. 1) *vs.* 24 ± 2%

(estrus no. 2) and it was positively correlated with ACDca but only for estrus no. 1 (fig. 4). Total numbers of sexual behaviors expressed during estrus (TS/TB) were influenced neither by ACDca nor by ACDch. Difference in TS/TB between Low and High groups was higher in Year 2 than in Year 1 (Table 5). Free time spent standing (FTS/SEC_DUR) was significantly influenced by both ACDca and ACDch. FTS/SEC_DUR significantly decreased with ACDca (Table 5).

4. Discussion

This papers aims to use the conceptual framework developed by Friggens (2003) for testing combined effects of body lipid amount at calving and postpartum changes on the reproductive response of Charolais cows. For this, effects of adipose cell diameter at calving and their postpartum dynamics were quantified on resumption of luteal activity, length and regularity of ovarian cycles and length and intensity of estruses.

Adipose tissue buffers differences between energy supply and needs, either by storing energy excess (lipogenesis) in adipose cells or by mobilizing stored lipids (triglycerides) to supply energy (Robelin and Casteilla, 1990). Among all adipose tissues, subcutaneous adipose tissue is the most flexible in cows, as it has the ability to increase or decrease quite easily compared to other adipose tissues (Petit et al., 1992). Measuring the diameter of subcutaneous adipose cells is a good way to assess body lipid amount and change in cows (Robelin and Agabriel, 1986). In this experiment, postpartum change in adiposity between Low and High cows was driven by the postpartum nutritional treatment. It was confirmed by a significant difference in mean plasma NEFA concentrations between Low and High groups, with Low cows experiencing a greater subcutaneous body lipid mobilization. Indeed, plasma NEFA concentrations generally reflect changes in energy balance (Pedernera et al., 2008) and lipid mobilization (Lake et al., 2006). The amount of subcutaneous body lipids at a specific time of reproductive cycle is generally seen as indicating the future vulnerability of females to variability in nutrient supply, whereas the rate of subcutaneous body lipid mobilization indexes the current nutritional situation. The ability of cows to buffer future environmental constraints is linked to their amount of subcutaneous body lipids. Females with low subcutaneous body lipids will have a lower ability to cope with a constraining environment

(Friggens, 2003). Schneider (2004) suggested that a limited energy supply could modify the energy partitioning between functions to prioritize individual survival at the expense of other functions such as growth or reproduction. To study the robustness of females towards a constraining nutritional environment it is thus necessary to consider the consequences of both static (amount) and dynamic (change) aspects of subcutaneous body lipids (Friggens et al., 2011).

In our study, calving to resumption of luteal activity interval was negatively correlated with the adipose cell diameter at calving. This is in agreement with Lalman et al. (1997) who indicated that a lower body condition at calving lengthened the anoestrus period. Friggens (2003) suggested that, females that experienced a low body lipid amount at calving would not have sufficient reserves to buffer future environmental constraint and so investing in a new reproduction cycle may be risky. A coping strategy is then to invest in a new reproduction cycle but with slower rhythms (Blanc et al., 2006). Ciccioli et al. (2003) indicated that an increase in nutrient intake after calving shortened the calving to resumption of luteal activity interval whatever the body condition at calving when varying between 4 and 5 on a 1-9 scale. In our study, calving to resumption of luteal activity interval tended to be negatively correlated with the postpartum adipose cell diameter change when expressed as a proportion of adipose cell diameter at calving. Consequently, postpartum body lipid mobilization will have a greater effect on calving to resumption of luteal activity in thin cows at calving. This is in agreement with Wright et al. (1992) who reported that the length of the postpartum anoestrus period was affected by the postpartum feeding level but only in cows calving in thin condition. One hypothesis to explain this is that negative energy balance induces a decrease in IGF-I concentration (Velazquez et al., 2008). As, IGF-I and estradiol concentrations are positively correlated, a decrease in IGF-I concentration might trigger reduced steroidogenesis and final follicle maturation (Beam and Butler, 1998) and so lengthen the resumption of luteal activity.

In our study, occurrence of short cycles and mean ovarian cycle duration were not affected by subcutaneous body lipids at calving or by body lipid mobilization. This is consistent with Ciccioli et al. (2003) who reported that occurrence of short cycle duration before cycle no. 1 was not affected by the postpartum nutritional treatment. Richards et al. (1989) reported that an important loss of BW and BCS induced by low nutrient intake affects ovarian activity in cyclic beef cows and may suppress ovulation. Failure in ovulation may be caused by a lower number of large follicles in cows fed a low energy level diet (Ponsart et al., 2000) or by a

decrease in growth rate and maximal diameter of the dominant follicle (Diskin et al., 2003). In dairy cows, greater postpartum body condition loss increases the likelihood of occurrence of prolonged luteal phases (Kafi et al., 2012). This suggests that nutritional treatment tested in the present study was not restrictive enough to induce alterations of cyclicity and to affect cycle duration.

In our study longer estruses and a higher number of STBM per estrus were observed in Low cows. These results are consistent with those reported in dairy cows (Villa-Godoy et al., 1990) but not with those found in beef cows. Indeed, Flores et al. (2007) reported that beef cows in low body condition (BCS = 4 on a 1-9 scale) at start of breeding had shorter estrus duration than cows with a body condition score of 6. In non lactating, non pregnant beef cows going from a body condition score of 5.5 to 3.5 (on 1-9 scale), estrus expression was inhibited (Richards et al., 1989). In our study, increasing adipose cell diameter at calving was associated with increased mounting behaviors at first estrus. The decrease in mounting behaviors observed in thin cows at calving was previously observed by Flores et al. (2007) who reported that thin cows at start of breeding (BCS = 4 on a 1-9 scale) received a lower number of mounts during the first 30 d of breeding than cows in better body condition (BCS = 6).

The overall increase in estrus expression related to a postpartum body lipid mobilization was previously reported in dairy cows (Cutullic et al., 2011) and was partly associated with milk yield (Cutullic et al., 2012). A 5 h higher estrus duration was observed in high (46 kg/cow/d) compared to low (34 kg/cow/day) milk producers (Lopez et al., 2004). In high yielding dairy cows, it seems that a higher feed consumption brings about an increased metabolism which leads to a greater clearance of steroid hormones (Sangsritavong et al., 2002). This may explain a lower plasma concentration in estradiol (Boer et al., 2009; Lopez et al., 2004) and so a decrease in estrus expression. Wiltbank et al. (2006) proposed a physiological model to represent effects of high milk yield on dairy cows fertility. In this model, high milk yield is supposed to increase metabolism of steroid hormones and this affects many aspects of normal reproduction. However, this model might not fit to beef cattle as these physiological mechanisms mainly rely on high milk production. In our study, despite milk yield significantly differed between Low and High groups, these levels were both much lower than in dairy cows. Consequently, we considered that the hypothesis involving the level of milk production to explain the effect of Low treatment on estrus behavior could not be relevant for our Charolais cows. As our results highlight an influence of postpartum body lipids change

on estrus expression, we are more likely to suggest another mechanism involving signals related to adiposity and leptinemia (Chilliard et al., 2005). Leptin was observed to have a direct influence on ovarian activity. Spicer (2001) showed that an increase in leptin concentration inhibits steroidogenesis of granulosa and theca cells and consequently decreases estradiol synthesis. In our study we can hypothesize that High cows may have a higher leptinemia and a lower estradiol synthesis, which could have led to a reduced estrus expression. As in a recent review by Scaramuzzi et al. (2011) undernutrition is reported to increase the number of small and medium follicles and consequently to decrease follicular estradiol synthesis. It seems necessary to investigate how subcutaneous body lipids influence follicle growth and subsequent estradiol synthesis to better understand the effect of nutrition on estrus behavior in beef cows. Another way to explain improved estrus expression in Low than in High cows could be that High cows spent less time for behavioral interaction with fellowships because they spent less time standing. Thus, further investigations are needed to understand the mechanisms involved in the relationship between lipid mobilization and estrus expression in beef cows.

In conclusion, this study showed that calving to resumption of luteal activity interval was affected by adipose cell diameter at calving and tended to be negatively correlated with adipose cell diameter change during the postpartum period as expressed in proportion of adipose cell diameter at calving. Body lipid mobilization during the postpartum period increased estrus duration and the number of standings to be mounted per estrus. These results showed that both physiological and behavioral components of the reproductive performance could be affected either by the amount of body lipids, the body lipid change over time or both. This highlights the importance of taking into account the effect of the body lipid dynamics when considering the adaptative response of cows to nutritional constraints. This study positions itself in the conceptual framework described by Friggens (2003) but our results put forward that this framework has to be extend to other components than the interval from calving to resumption of luteal activity. Other criteria such as estrus behavior have to be added in the model. Being able to predict reproductive performance of beef cows according to management decisions will require identifying the nutritional variables that affect each component of the reproductive process and quantifying their effects. Modeling will then be a successful approach to study combined effects of body lipid changes and duration of this change on fertility of females managed in varying nutritional environments.

Acknowledgements

Authors would like to acknowledge staff from the experimental farm of INRA Laqueuille for animal care and data collection, and A. Geoffroy and E. Dujour for video analysis. Authors wish to thank Dr. N.C Friggens for reviewing. Authors are grateful for the financial support of the Auvergne region and the European Regional Development Fund.

References

Beam, S. and Butler W. R., 1998. Energy balance, metabolic hormones, and early postpartum follicular development in dairy cows fed prilled lipid. J. Dairy Sci. 81, 121-131.

Blanc, F., Bocquier, F., Agabriel, J., D'hour, P., Chilliard, Y., 2006. Adaptative abilities of the females and sustainability of ruminant livestock systems : A review. Anim. Res. 55, 489-510.

Blanc, F., Agabriel, J., 2008. Modelling the reproductive efficiency in a beef cows herd: effect of calving date, bull exposure and body condition at calving on the calving – conception interval and calving distribution. J. Agric. Sci. 146, 143-161.

Blanc , F., Paccard, P., Gatien, J., De La Torre, A., Ponsart, C., Egal, D., Krauss, D., Delval, E., Agabriel, J., 2010. Caractérisation de l'œstrus chez la vache allaitante: Quantification des manifestations comportementales et facteurs de variations. Renc. Rech. Ruminants 17, 121-124.

Boer, H., Veerkamp, R., Beerda, B., Woelders, H., 2009. Estrous behavior in dairy cows: Identification of underlying mechanisms and gene functions. Animal 4, 446-453.

Butler, W., and Smith, R., 1989. Interrelationships between energy balance and postpartum reproductive function in dairy cattle. J. Dairy Sci. 72, 767-783.

Chilliard, Y., Delavaud, C., Bonnet, M., 2005. Leptin expression in ruminants: Nutritional and physiological regulations in relation with energy metabolism. Domest. Anim. Endocrinol. 29, 3-22.

Ciccioli, N., Wetteman, R., Spicer, L., Lents, C., White, F., Keisler, D., 2003. Influence of body condition at calving and postpartum nutrition on endocrine function and reproductive performance of primiparous beef cows. J. Anim Sci. 81, 3107-3120.

Cutullic, E., Delaby, L., Causeur, D., Michel, G., Disenhaus, C., 2009. Hierarchy of factors affecting behavioural signs used for oestrus detection of holstein and normande dairy cows in a seasonal calving system. Anim. Reprod. Sci. 113, 22-37.

Cutullic, E., Delaby, L., Gallard, Y., Disenhaus, C., 2011. Dairy cows' reproductive response to feeding level differs according to the reproductive stage and the breed. Animal 5, 731-740.

Cutullic, E., Delaby, L., Gallard, Y., Disenhaus, C., 2012. Towards a better understanding of the respective effects of milk yield and body condition dynamics on reproduction in holstein dairy cows. Animal 6, 476-487.

De La Torre, A., Blanc, F., Egal, D., Agabriel , J., 2010. Dynamique post-partum de l'évolution des réserves corporelles de la vache allaitante charolaise selon sa parité et l'alimentation hivernale. Renc. Rech. Ruminants 17, 289-292.

Disenhaus, C., Cutullic, E., Blanc, F., Gatien, J., Agabriel, J., Hetreau, T., Michel, G., Paccard, P., Badinand, F., Egal, D., Ponsart, C., 2008. Caractéristiques comparées de la cyclicité après vêlage de différentes races bovines. Renc. Rech. Ruminants 15, 383-386.

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

Flores, R., Looper, M., Rorie, R., Lamb, M., Reiter, S., Hallford, D., Kreider, D., Rosenkrans, C., 2007. Influence of body condition and bovine somatotropin on estrous behavior, reproductive performance, and concentrations of serum somatotropin and plasma fatty acids in postpartum brahman-influenced cows. J. Anim Sci. 85, 1318-1329.

Friggens, N., 2003. Body lipid reserves and the reproductive cycle: Towards a better understanding. Livest. Prod. Sci. 83, 219-236.

Friggens, N., Brun-Lafleur, L., Faverdin, P., Sauvant, D., Martin, O., 2011. Advances in predicting nutrient partitioning in the dairy cow: Recognizing the central role of genotype and its expression through time. Animal FirstView, 1-13.

INRA, 2007. Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux - valeurs des aliments, Quae (Ed), Versailles.

Kafi, M., Mirzaei, A., Tamadon, A., Saeb, M., 2012. Factors affecting the occurrence of postpartum prlonged luteal activity in clinically healthy high-producing dairy cows. Theriogenology 77, 421-429.

Lake, S., Scholljegerdes, E., Nayijihugu, V., Murrieta, C., Atkinson, R., Rule, D., Robinson, T., Hess, B., 2006. Effects of body condition score at parturition and postpartum supplemental fat on adipose tissue lipogenic activity of lactating beef cows. J. Anim Sci. 84, 397-404.

Lalman, D., Keisler, D., Williams, J., Scholljegerdes, E., Mallett, D., 1997. Influence of postpartum weight and body condition change on duration of anestrus by undernourished suckled beef heifers. J. Anim Sci. 75, 2003-2008.

Le Neindre, P., 1973. Observations sur l'estimation de la production laitière des vaches allaitantes par pesée du veau avant et après la tétée. Ann. Zootech. 22, 413-422.

Littell, R., Henry, P., Ammerman, C., 1998. Statistical analysis of repeated measures data using sas procedures. J. Anim. Sci. 76, 1216-1231.

Lopez, H., Satter, L., Wiltbank, M., 2004. Relationship between level of milk production and estrous behavior of lactating dairy cows. Anim. Reprod. Sci. 81, 209-223.

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

Pedernera, M., Garcia, S., Horagadoga, A., Barchia, I., Fulkerson, W., 2008. Energy balance and reproduction on dairy cows fed to achieve low or high milk production on a pasture-based system. J. Dairy Sci. 91, 3896-3907.

Petit, M., Agabriel, J., 1989. Beef cows, in: Jarrige, R. (Ed), Ruminant nutrition – Recommended allowances and feed tables, John Libbey Eurotext, Paris-London-Rome, 93-108.

Petit, M., Jarrige, R., Russel, A., Wright, I., 1992. Feeding and nutrition of the suckler cow, in: R. Jarrige and C. Béranger (eds.), Beef cattle production No. 9. Elsevier, Amsterdam - London - New York – Tokyo, p 191-208.

Ponsart, C., Khireddine, B., Ponter, A., Humblot, P., Mialot, J., Grimard, B. 2000. Influence of the type of energy supply on lh secretion, follicular growth and response to estrus synchronization treatment in feed-restricted suckler beef cows. Theriogenology 54, 1373-1387.

Richards, M., Spitzer, J., Warner, M., 1986. Effect of varying levels of postpartum nutrition and body condition at calving on subsequent reproductive performance in beef cattle. J. Anim Sci. 62, 300-306.

Richards, M., Wettemann, R., Schoenemann, H., 1989. Nutritional anestrus in beef cows: Body weight change, body condition, luteinizing hormone in serum and ovarian activity. J. Anim Sci. 67, 1520-1526.

Robelin, J., 1981. Cellularity of bovine adipose tissues: Developmental changes from 15 to 65 percent mature weight. J. Lipid Res. 22, 452-457.

Robelin, J., Agabriel, J., 1986. Estimation of the fatness of live cattle from the size of their fat cells. Bulletin Technique, Centre de Recherches Zootechniques et Vétérinaires de Theix, 37-41.

Robelin, J., Casteilla, L., 1990. Différentiation, croissance et développement du tissu adipeux. INRA Prod. Anim. 3, 243-252.

Roche, J., 2006. The effect of nutritional management of the dairy cow on reproductive efficiency. Anim. Reprod. Sci. 96, 282-296.

Roelofs, J., Lopez-Gatius, F., Hunter, R., Van Eerdenburg, F., Hanzen, C., 2010. When is a cow in estrus? Clinical and practical aspects. Theriogenology 74, 327-344.

Sangsritavong, S., Combs, D., Sartori, R., Armentano, L., Wiltbank, M., 2002. High feed intake increases liver blood flow and metabolism of progesterone and estradiol-17β in dairy cattle. J. Dairy Sci. 85, 2831-2842.

SAS, 2010. Enterprise guide version 4.3. SAS Intitute Inc., Cary, NC, USA, Copyright 2006-2010.

Scaramuzzi, R., Brown, H., Dupont, J., 2010. Nutritional and metabolic mechanisms in the ovary and their role in mediating the effects of diet on folliculogenesis: A perspective. Reprod. Dom. Anim. 45, 32-41.

Scaramuzzi, R., Baird, D., Campbell, B., Driancourt, M., Dupont, J., Fortune, J., Gilchrist, R., Martin, G., McNatty, K., McNeilly, A., Monget, P., Monniaux, D., Vinoles, D., Webb, R.,2011. Regulation of folliculogenesis and the determination of ovulation rate in ruminants. Reprod. Fertil. Dev. 23, 444-467.

Schneider, J., 2004. Energy balance and reproduction. Physiology & Behavior 81, 289-317.

Spicer, L., 2001. Leptin : A possible metabolic signal affecting reproduction. Domest. Anim. Endocrinol. 21, 251-270.

Velazquez, M., Spicer, L., Wathes, D., 2008. The role of endocrine insulin-like groxth factor-i (igf-i) in female bovine reproduction. Domest. Anim. Endocrinol. 35, 325-342.

Villa-Godoy, A., Hughes, T., Emery, R., Stanisiewski, E., Fogwell, R., 1990. Influence of energy balance and body condition on estrus and estrous cycles in holstein heifers. J. Dairy Sci. 73, 2759-2765.

Wiltbank, M., Lopez, H., Sartori, R., Sangsritavong, S., Gümen, A., 2006. Changes in reproductive physiology of lactating dairy cows due to elevated steroid metabolism. Theriogenology 65, 17-29.

Wright, I., Rhind, S., Whyte, T., Smith, A., 1992. Effects of body condition at calving and feeding level after calving on LH profiles and the duration of the postpartum anoestrus period in beef cows. Anim. Prod. 55, 41-46.

Table 1

Composition of hay fed within years.

	Year 1	Year 2
DM[a], %	88	87
OM[b], g/kg DM	942	936
OMD[c], %	56	60
CP[d], g/kg DM	99	96
NE_l[e], MJ/kg DM	4.5	4.9

[a] Dry matter

[b] Organic dry matter

[c] Organic dry matter digestibility

[d] Crude protein

[e] Net energy for lactation

Table 2

Dry matter (DM) intakes and net energy (NE) supplied per cow and per day during periods 1 and 2 within years (mean ± s.e).

		Year 1		Year 2	
		Low	High	Low	High
Period 1	Hay, kg DM	12 ± 0.16	12 ± 0.16	9 ± 0.05	9 ± 0.10
	Concentrate, kg DM	1 ± 0.02	1 ± 0.02	1 ± 0.0	1 ± 0.0
	NE_l [a], MJ/cow/d	62 ± 1	63 ± 1	50 ± 0.2	50 ± 0.5
Period 2	Hay, kg DM	11 ± 0.06	12 ± 0.02	9 ± 0.07	11 ± 0.03
	Concentrate, kg DM	1 ± 0.02	5 ± 0.07	1 ± 0.10	4 ± 0.03
	NE_l [a], MJ/cow/d	57 ± 0.4	91 ± 0.5	52 ± 1.0	85 ± 0.3

[a] Net energy for lactation

Table 3

Description of the sexual behaviors recorded during video analysis.

	Behaviors	Definition
Agonistic behaviors	Kick	Harsh headbutt
	Threat	Similar to a Kick but without contact between animals
	Fighting	Animals are head to head and exert a sound pressure
	Shunning	Without kick or threat a cow turns her head or leaves when anoter comes
Affinity behaviors	Non sexual sniffing	Muffle near (<10cm) to another cow but not around rump and anal or genital areas
	Non sexual licking	Licking of a part of the body of another cow except of the rump and the anal and genital areas
	Social Horning	Cows are facing each other or side by side and rub each other head but without pressure
	Chin restin on other cow	Cows put her chin on the back of another cow. This behavior usually precedes mounting
Secondary sexual behaviors	Sexual sniffing	Muffle near (<10cm) to another cow around rump and/or anal or genital areas
	Sexual licking	Licking of the rump and/or the anal and genital areas
	Flehmen	Upper lip is bared. This behavior usually follows a sexual sniffing or licking
	Mounting	Cow mounts another cows from front, behind, side and mounting can or not be accepted
Primary sexual behavior	Standing to be mounted	Cows stand when mounted by another cow

Table 4

Effect of the nutritional treatment in the postpartum period (P2), year of experiment and their interaction on body weight (BW), body condition score (BCS) and adipose cell diameter (mean ± s.e).

	Year 1		Year 2					
	Low (n = 7)	High (n = 7)	Low (n = 8)	High (n = 8)	Treatment[a]	Year[a]	Treatment * Year[a]	R^{2b}
BW at calving, kg	762 ± 13	762 ± 17	665 ± 14	648 ± 12	0.5039	***	-	0.69
BCS at calving, 0-5	2.4 ± 0.05	2.4 ± 0.05	2.1 ± 0.08	2.0 ± 0.07	0.4359	***	-	0.53
Adipose cell diameter, µm	98 ± 4	98 ± 6	63 ± 4	65 ± 2	0.8771	***	-	0.74
BW at the end of P2, kg	735 ± 14	801 ± 20	625 ± 12	731 ± 7	***	***	-	0.77
BCS at the end of P2, 0-5	2.2 ± 0.05	2.6 ± 0.07	1.6 ± 0.07	2.1 ± 0.05	***	***	-	0.81
Adipose cell diameter at the end of P2, µm	72 ± 6	96 ± 3	44 ± 4	63 ± 3	***	***	-	0.76
BW change during P2, kg	-27 ± 7	38 ± 11	-40 ± 4	83 ± 8	***	0.0567	***	0.87
BCS change during P2, 0-5	-0.2 ± 0.04	0.2 ± 0.09	-0.4 ± 0.06	0.1 ± 0.05	***	*	-	0.74
Adipose cell diameter change during P2, µm	-27 ± 7	-2 ± 5	-19 ± 3	-2 ± 2	***	0.3658	-	0.48

[a] P-values for the respective effects. * $P < 0.05$, *** $P < 0.0001$, interaction was removed from the model when non significant

[b] Coefficient of determination of the model

Table 5

Effects of adipose cell diameter at calving (ACDca), adipose cell diameter change during the postpartum period (ACDch), year of experiment and estrus number on estrus behavior[a].

	Year 1 (n = 24)		Year 2 (n = 25)								
	Low (n =12)	High (n =12)	Low (n =11)	High (n = 14)	ACD ca[b]	ACD ch[b]	Year[b]	Estrus number[b]	R^{2c}	r_{ACDca}[d]	r_{ACDch}[d]
ED, h[e]	8 ± 2	9 ± 1	4 ± 1	5 ± 2	0.39	*	-	-	0.12	-	-0.30
Number of STBM	19 ± 5	23 ± 6	13 ± 4	7 ± 3	0.80	*	-	-	0.15	-	-0.38
M/TS, %[f]	29 ± 3	25 ± 3	32 ± 3	24 ± 4	**	0.23	-	*	0.21	-	-
TS/TB, %[g]	47 ± 2	61 ± 2	39 ± 4	62 ± 3	0.70	0.26	**	-	0.49	-	-
FTS/ SEC_DUR, %[h]	59 ± 4	78 ± 5	56 ± 5	70 ± 4	**	*	-	-	0.27	-0.42	-

[a] Factors: number of cows in estrus simultaneously (NCES), ACDca*ACDch and ACDch*NCES are not presented because never significant

[b] *P*-values for the respective effects. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; No *P*-value means the effect was removed from the model with backward elimination

[c] Coefficient of determination of the model

[d] Spearman correlation coefficients for significant correlations between reproductive criteria and ACDca or ACDch ($P<0.05$)

[e] Estrus duration

[f] Mounting behaviors in proportion to total sexual behaviors

[g] Total sexual behaviors in proportion to total behaviors

[h] Free time spent standing in proportion to SEC_DUR

Fig. 1. Experimental design

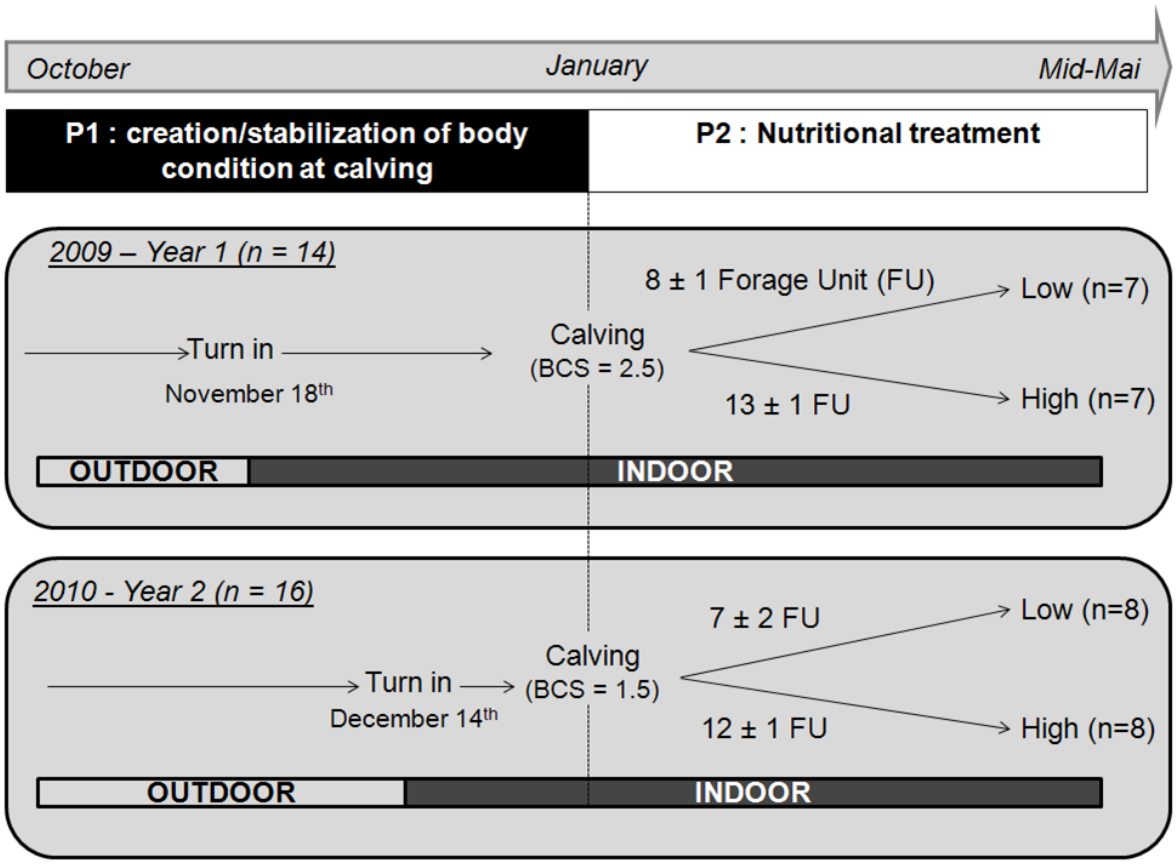
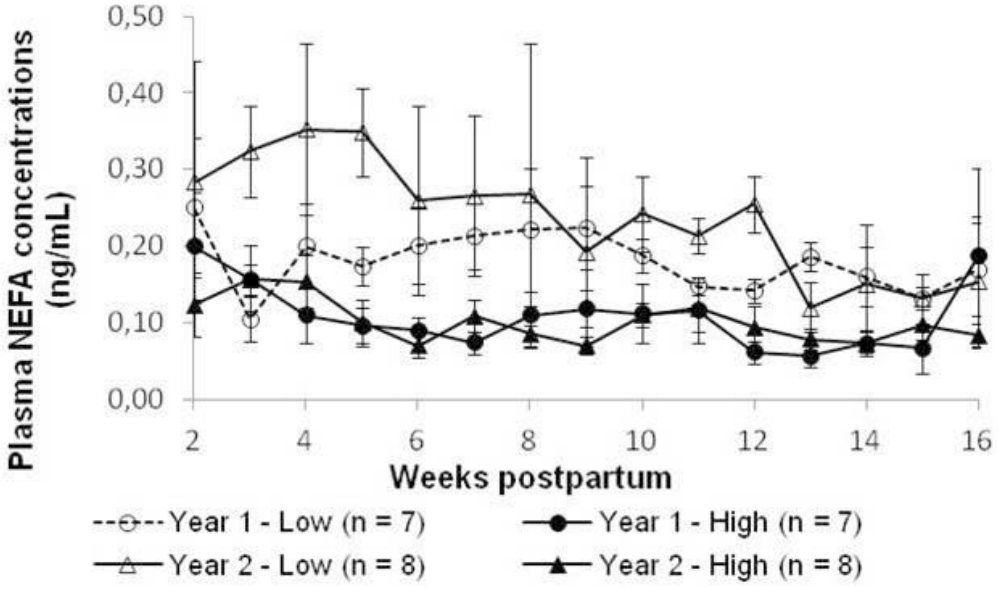


Fig. 2. Variations of plasma non esterified fatty acids (NEFA) during the postpartum period (P2) according to year of experiment and postpartum nutritional treatment (mean ± s.e.)



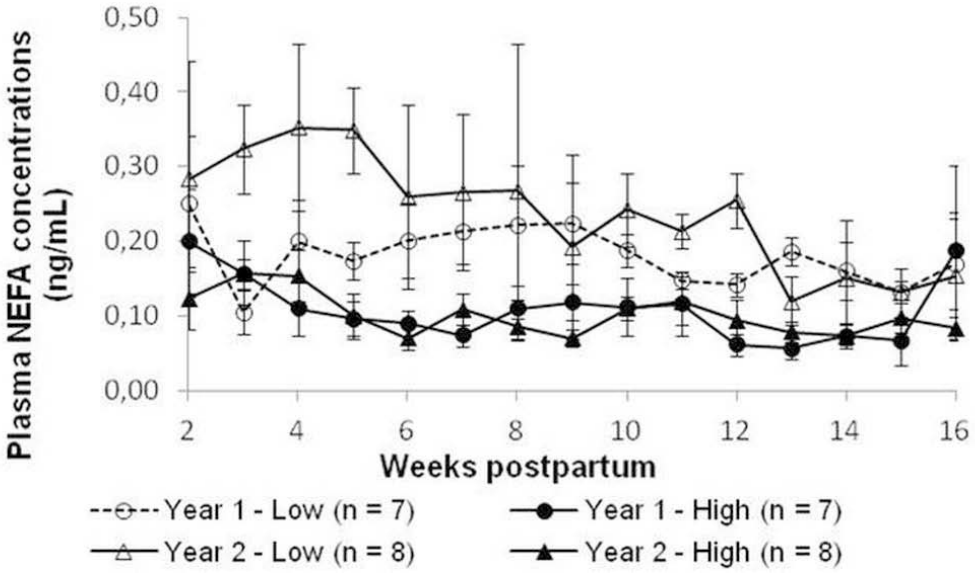


Fig. 3. Spearman correlation between adipose cell diameter at calving (ACDca) and the interval from calving to resumption of luteal activity (n = 29).

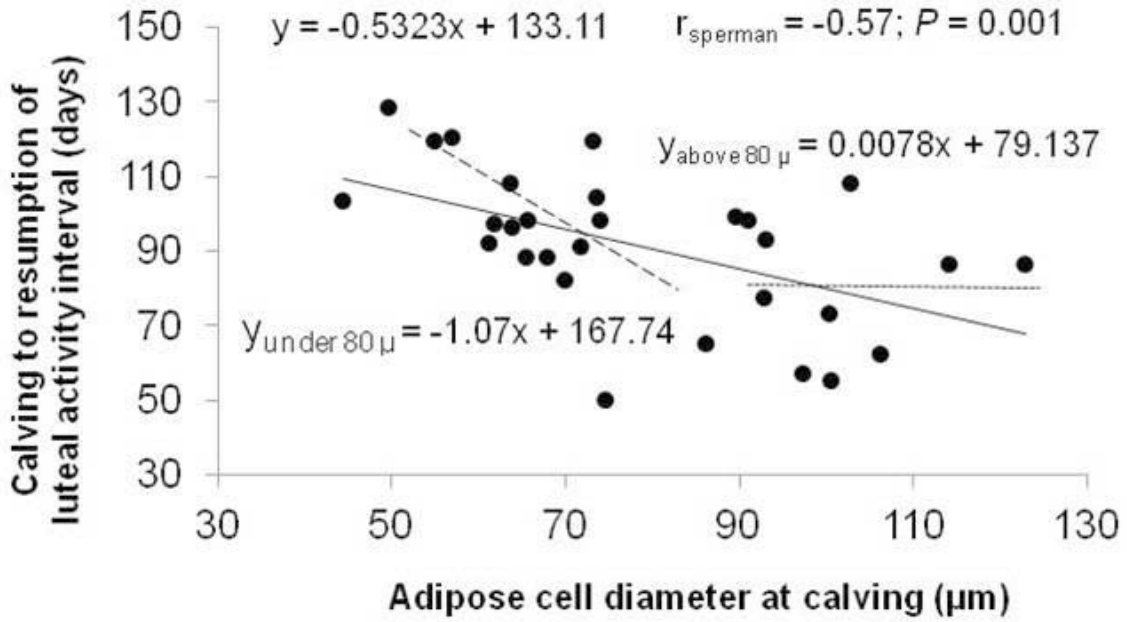
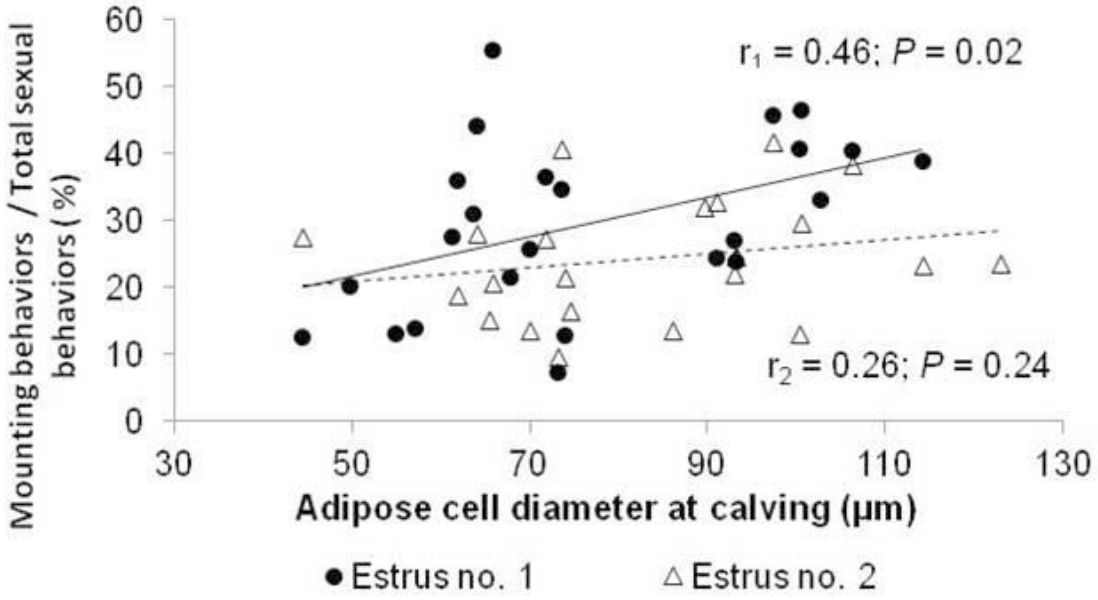


Fig. 4. Spearman correlation between mounting behaviors as a proportion of total sexual behaviors and the adipose cell diameter at calving (ACDca) in estrus 1 (n = 25) and estrus 2 (n = 24).



Etude de la sensibilité de la reproduction des vaches allaitantes aux trajectoires nutritionnelles adaptatives : une approche par modélisation

La reproduction de la vache allaitante dépend de son état nutritionnel. Les représentations existantes de cette relation se focalisent jusqu'à présent sur des variables nutritionnelles statiques et sur quelques composantes de la performance de reproduction. L'objet de cette thèse est de proposer une représentation dynamique des interrelations entre fonctions de nutrition et de reproduction afin de mieux expliquer leur fonctionnement et de simuler les enchaînements de cycles de production au cours de la carrière de la vache. Compte-tenu des contextes économique et climatique, des périodes de contraintes nutritionnelles risquent d'intervenir à n'importe quel moment du cycle de production et pourront affecter la performance de reproduction. Au vu de ce caractère aléatoire, l'approche dynamique permet d'étudier la sensibilité des composantes de la performance de reproduction à la quantité et à la dynamique des réserves lipidiques. Sur la base de concepts développés chez la vache laitière, une représentation conceptuelle des interrelations entre nutrition et reproduction a été réalisée. Cette représentation propose deux trajectoires des réserves lipidiques : à l'équilibre et en situation de contrainte nutritionnelle (trajectoire adaptative). L'écart entre ces trajectoires influence les différentes composantes de la performance de reproduction. L'acquisition et l'analyse de données expérimentales observées sur des vaches Charolaises en situation nutritionnelle non contraignante, puis contraignante a permis de quantifier ces représentations conceptuelles. Une première implémentation informatique a été réalisée, permettant de tester la sensibilité des composantes de la performance de reproduction à différentes contraintes nutritionnelles au cours de la vie productive.

Mots clés : trajectoire nutritionnelle, performance de reproduction ; modélisation ; dynamique

Sensitivity of beef cow reproduction to body lipid dynamics: a modeling approach

Beef cattle reproduction depends on nutritional status. Until now, relations between nutrition and reproduction focused on static nutritional variables and on few components of the reproductive performance. This work aims to propose a dynamic framework of the interrelations between nutrition and reproduction to better understand it and to simulate succession of reproductive cycles. Due to economic and climatic context, nutritional constraints may occur all around the nutrition cycle whatever the physiological status. A dynamic approach allowed studying the sensitivity of reproductive performance to body lipid quantity and change. Based on a conceptual approach developed in dairy cows, a conceptual framework of the interrelations between nutrition and reproduction has been realized. This proposes two body lipid trajectories: without nutritional constraint and under nutritional constraint (adaptive trajectory). Difference between theses trajectories influences the different components of the reproductive performance. Experimental data from Charolais cows in a not constraining environment and under nutritional constraints allowed quantifying these conceptual interrelations between nutrition and reproduction. A computer model has been built to test the sensitivity of reproductive performance to varying nutritional environments.

Key words: nutritional trajectory; reproductive performance; modeling; dynamic