

# Génétique de la reproduction et des qualités maternelles chez les ruminants. 2. Allaitement et croissance avant sevrage chez les bovins allaitants

F. MENISSIER (1), J. AGABRIEL (2), P. D'HOUR (2), J. SAPA(1), A. BOISSY (2), D. LALOË (1).

(1) INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas Cedex.

(2) INRA, Laboratoire d'Adaptation des Herbivores aux Milieux, Theix, 631222 Saint-Genès-Champagnelle.

**RÉSUMÉ** – Les qualités maternelles impliquent à la fois les caractéristiques propres aux jeunes et les aptitudes de leurs mères à les faire naître, les allaiter et plus généralement leur procurer un environnement favorable face aux contraintes des milieux et systèmes d'élevage. Leur multiplicité et complexité, nous a conduit à privilégier l'allaitement et la croissance avant sevrage chez les bovins allaitants complétés par d'autres aptitudes telles que l'adaptation aux contraintes alimentaires des milieux d'élevage, les facilités de vêlage et le comportement maternel. Quelques références aux ovins sont incluses.

La croissance avant sevrage est le type de caractère à déterminisme génétique à effets directs et maternels. Pour ces deux composantes génétiques, la variabilité entre et intra races est explorée ainsi que ses implications sur l'évaluation génétique des reproducteurs et leur sélection. L'amélioration de l'adaptation aux contraintes alimentaires des milieux d'élevage peut s'envisager du fait de la grande variabilité dans les capacités d'ingestion de fourrages et dans les productions des races. Les aptitudes comportementales (comportement maternel, réactions envers l'homme) sont également importantes chez les bovins et ovins pour leur rôle dans la survie et la croissance des jeunes. Les facilités de vêlage sont évoquées.

Pour la sélection des qualités maternelles, il faut approcher la complexité de l'ensemble des inter relations existant entre la mère et son ou ses jeunes. Modéliser cette complexité par un système animal en équilibre soumis aux contraintes du milieu et variant selon ses caractéristiques biologiques prédominantes (format, développement, lait, muscularité) est une voie qui permettra d'aider à réaliser cet objectif.

## Reproduction Genetics and maternal breeding traits in ruminants. 2. Suckling and pre-weaning growth in beef cattle

F. MENISSIER (1), J. AGABRIEL (2), P. D'HOUR (2), J. SAPA(1), A. BOISSY (2), D. LALOË (1).

(1) INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy-en-Josas Cedex.

**SUMMARY** – Maternal breeding traits implies both the own characteristics of the young, and the mother abilities as easy calving or high milk yield, but also as bringing a favourable environment against background constraints. This paper is focused mainly on suckling capacities and related pre-weaning growth of calf. It also tackles others abilities such as nutritional adaptation against low level of nutrition or easy calving, or maternal behaviour. Some examples refers also to sheep production.

Pre-weaning growth is a trait with a genetic determinism and refers to direct or maternal effects. For those two genetic components within or between breed, variability is explored with implications on breeding evaluation of the reproductive and their selection.

Improvement of nutritional adaptations to environmental variations could also be expected, because of the great variability (i) in the individual observations of forage intake, and (ii) in the production of individuals and breeds. The behavioural abilities (maternal behaviour, reactions of the animal against men) are also very important to improve for their role in young survival and growth. For genetic improvement of maternal breeding traits, it could be of great interest to have a better approach of the complex relationships between the young and the mother. To Model this complexity and then build an *animal system model* for different types of breeds according to their biological predominant characteristics (mature size, maturing rate, muscularity, milk potential) placed in various environments, is a research project which can help to reach this target.

## INTRODUCTION

Les troupeaux allaitants sont exploités en systèmes diversifiés et de plus en plus extensifs. L'amélioration du sort des éleveurs (revenu, conditions de travail) et l'adaptation de la production à la demande du marché, aux contraintes des milieux exploités et aux exigences de la société, conduisent à trois principales préoccupations (Petit et Ménissier, 1991) : adapter la production des jeunes à la demande de la filière viande (nature, qualité et répartition des produits), réduire au plus juste les coûts de production de ces jeunes tout en maintenant la productivité technique par femelle allaitante, simplifier les techniques d'élevage et de conduite du troupeau. La forte contribution relative des qualités maternelles (~ 35-40 %) et de la reproduction (~ 20-30 %) sur la productivité économique actuelle des troupeaux naisseurs de races rustiques bovines (Dodelin *et al.*, 1998) illustre l'importance à leur accorder. Dans ces conditions, outre les aptitudes bouchères et de reproduction (*cf.* Bodin *et al.*, 1998), l'amélioration génétique des qualités maternelles, par exploitation de la diversité raciale et par sélection, devra contribuer à la maîtrise de trois ensembles d'aptitudes : la viabilité des jeunes avant sevrage notamment autour de la naissance, l'allaitement des jeunes jusqu'au sevrage ainsi que l'adaptation des femelles reproductrices aux contraintes, notamment nutritionnelles, exercées par le milieu d'élevage. Les multiples mécanismes biologiques sous-jacents à leur déterminisme sont importants à connaître pour la sélection.

Face à la multiplicité et la complexité de ces aptitudes, nous nous limiterons au cas des bovins allaitants, sans exclure quelques exemples ovins, et privilégierons l'allaitement et la croissance des jeunes avant sevrage tout en évoquant brièvement les autres aptitudes.

## 1. ALLAITEMENT ET CROISSANCE AVANT SEVRAGE

L'environnement créé par la mère (allaitement, apprentissage, protection vis-à-vis des agressions, ...) joue un rôle prépondérant dans les premiers stades de la vie des jeunes ruminants. Il intervient sur la capacité de survie du jeune (vigueur, viabilité, ...) mais aussi sur sa croissance jusqu'au sevrage (Ménissier *et al.*, 1992). Le poids du jeune au sevrage conditionne sa valeur commerciale pour l'engraissement (veaux brouards) ou pour l'abattage (agneaux et veaux de boucherie sous la mère) et la productivité du troupeau naisseur ; ceci d'autant plus que le nombre de produits sevrés par mère et par cycle de reproduction est faible, comme c'est le cas pour les bovins. Ainsi, pour les troupeaux naisseurs bovins, en race Limousine (Phocas *et al.*, 1997) et en races rustiques (Dodelin *et al.*, 1998), les gains marginaux de productivité économique du troupeau associés à la croissance des veaux avant sevrage représentent environ 35 à 40 % de l'ensemble des pondérations économiques relatives et sont d'importance comparable pour ce qui a trait aux veaux sevrés et à la valeur laitière des vaches. En tant que qualité maternelle, l'amélioration de la croissance du jeune de la naissance au sevrage à travers la maîtrise du couple mère-jeunes, représente donc une des composantes majeures des objectifs de sélection des ruminants allaitants.

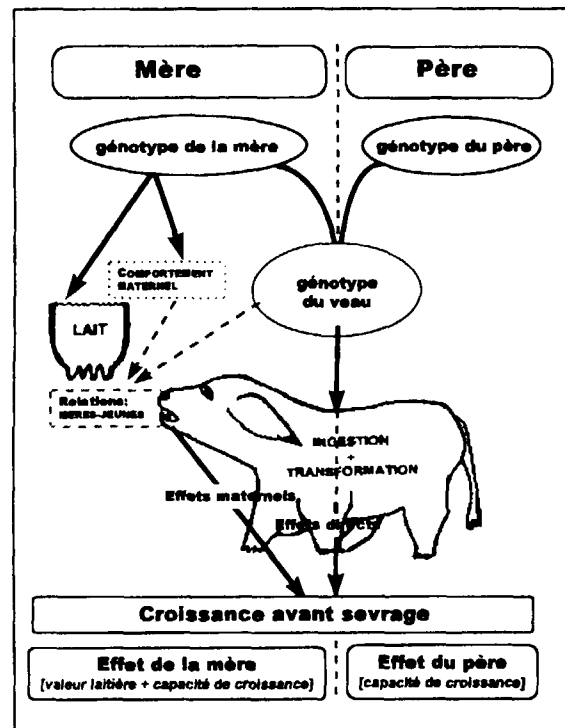
### 1.1. DÉTERMINISME DE LA CROISSANCE DU JEUNE

Le déterminisme de la croissance du jeune est sous la dépendance, d'une part, de sa propre capacité de croissance (capacité d'ingestion, efficacité alimentaire, ...) et, d'autre part, de son environnement maternel. Celui-ci comprend à la fois la production laitière de sa mère et le comportement maternel de celle-ci ou plus généralement l'établissement des relations comportementales mère-jeunes (figure 1). Une grande diversité d'aptitudes et de critères est mise en jeu ; aptitudes dont les connaissances actuelles restent pour partie insuffisantes.

Les caractéristiques de la lactation des vaches allaitantes (Clutter et Nielsen, 1987 ; Petit *et al.*, 1994) diffèrent quelque peu de celles des vaches laitières traitées. Si la quantité totale de lait produite ou plus exactement bu par le veau, est moindre, la composition du lait est généralement plus riche et moins variable avec le stade de lactation. La production de début de

lactation est dépendante de la capacité du veau à téter. Le maximum de production est d'autant plus rapidement atteint (1,5 à 3 mois environ) et à un niveau de production d'autant moins élevé (5 à 10 kg/jour environ) qu'il s'agit de vaches à moindre aptitudes laitières. La persistance de la production des vaches allaitantes est plutôt élevée, surtout pour celles à bonnes aptitudes laitières. Ceci est à relier à la stimulation importante par les fréquentes tétés du jeune. D'ailleurs le nombre de veaux allaités a une incidence directe sur la quantité de lait produite (+ 20 à + 60 % pour des vaches ayant adopté un veau supplémentaire). Les productions maximales s'observent généralement de la 3<sup>e</sup> à la 6<sup>e</sup> lactation.

Figure 1  
Déterminisme et composantes génétiques  
de la croissance avant sevrage et de l'allaitement.



La quantité de lait consommée par le veau intervient pour expliquer de 20 à 70 % de la variabilité de sa croissance jusqu'au sevrage (poids ou gain de poids - Le Neindre *et al.*, 1976 ; Ménissier, 1976 ; Sapa *et al.*, 1998). Les estimations de cette contribution de la production laitière, importante à connaître pour optimiser la sélection, correspondent des résultats pour la plupart anciens et disparates (Poujardieu, 1969 ; Le Neindre *et al.*, 1976). Les corrélations entre la croissance des veaux et la production laitière de leurs mères durant la première moitié de la lactation sont sensiblement plus élevées qu'après durant la seconde moitié (Neuville, 1962 ; Le Neindre *et al.*, 1976 ; Ménissier, 1976 ; Reynolds *et al.*, 1978 ; Sapa *et al.*, 1998). Cette relation entre production laitière et croissance du veau est d'autant plus étroite que la quantité de lait disponible sera le facteur limitant la croissance et que le jeune n'aura pas d'alimentation complémentaire - ce qui est le cas durant la première période d'allaitement où le jeune ne rumine pas encore et dans les systèmes d'élevage extensifs où la complémentation est onéreuse. Le choix de la date de mise bas est déterminant pour faire coïncider l'accroissement de production laitière avec celui des besoins et de la capacité d'ingestion des jeunes. Par ailleurs, quelque soit le stade de lactation considéré, la production laitière estimée est toujours corrélée positivement au poids au sevrage ou au gain de poids de la naissance au sevrage (Christian *et al.*, 1965 ; Rutledge *et al.*, 1971 ; Le Neindre *et al.*, 1976 ; Robison *et al.*, 1978 ; Beal *et al.*, 1990 ; Meyer *et al.*, 1994 ; Sapa *et al.*, 1998). Par contre, les variations de composition du lait entre vaches voire stades de lactation contribuent peu aux variations entre veaux de croissance jusqu'au sevrage (Totu-

sek et al., 1973 ; Buston et al., 1980 ; Mondragon et al., 1983 ; Beal et al., 1990 ; Rahnefeld et al., 1990). Une part notable de la supériorité de poids au sevrage due à la production de lait, se retrouve en fin d'engraissement (Clutter et Nielsen, 1987). Ainsi, l'amélioration génétique consistera à accroître la capacité de croissance du veau allaité tout en améliorant la production de lait de la mère pour qu'elle ne soit pas le facteur limitant l'expression de cette capacité de croissance du jeune dans les milieux d'élevage des naisseurs.

## 1.2. COMPOSANTES ET PARAMÈTRES GÉNÉTIQUES

La croissance avant sevrage est le type même de caractère dont le déterminisme génétique relève d'un modèle à effets directs et maternels (figure 1) ; ce caractère a d'ailleurs servi aux premiers travaux des généticiens sur ces modèles (Willham, 1963). Les effets directs résultent des propres caractéristiques du veau (ingestion, efficacité alimentaire, ...) et les effets maternels représentent l'incidence de l'environnement créé par sa mère (production laitière, comportement maternel, ...) apprécié sur la croissance du veau. Chaque type d'effet ayant une composante génétique, les effets génétiques directs traduisent l'incidence du génotype du veau sur sa capacité de croissance, alors que les effets génétiques maternels (valeur laitière) englobent la part des effets du génotype de la mère via sa production laitière et son comportement maternel, sur la croissance du veau. La croissance du jeune allaité ne recouvre pas la même signification biologique selon qu'il s'agit des variations entre pères (effet père) ne concernant que des effets génétiques directs sur la croissance du jeune, ou des variations entre mères (ou grands-pères maternels) (effet mère ou aptitude à l'allaitement) prenant en compte les effets génétiques directs, les effets génétiques maternels et les corrélations entre eux. Ceci s'applique aussi bien pour les comparaisons de races ou de croisements que pour l'estimation de la valeur génétique des reproducteurs.

### 1.2.1. Entre races

Les nombreuses comparaisons de races et systèmes de croisement développées à travers le monde durant les années 70 à 90, ont confirmé la grande diversité entre races et types biologiques maternels exploités en troupeaux allaitants (Ménissier, 1976 ; Notter et al., 1978 ; Ménissier, 1982 ; Cundiff et al., 1986 et 1988 ; Ménissier et Frisch, 1992). Cette diversité s'explique pour une large part par celle des caractéristiques biologiques prédominantes des types biologiques exploités : format et aptitude laitière notamment ; héritage de l'exploitation et de la sélection passées des races. Dans l'évaluation des races bovines en croisement (*Germ plasm evaluation*, Roman L. Hruska US-MARC), entre races maternelles, les corrélations entre leur production laitière et leurs effets maternels et directs sur la croissance de leurs veaux sont assez élevées (+ 0,8 et + 0,6 respectivement, Ménissier et Frisch, 1992), confirmant tout l'intérêt des races mixtes de grand format pour la production de veaux lourds au sevrage. En France, par rapport à nos races à viande spécialisées, nous avons, d'un côté, les vaches allaitantes de races mixtes de grande taille produisant des veaux lourds au sevrage du fait de leur forte capacité de croissance associée à une excellente production de lait dans des milieux où celle-ci peut s'exprimer et, d'un autre côté, les vaches allaitantes de races rustiques, capables de maintenir une production de lait notable dans des milieux à ressources alimentaires limitées et d'avoir des veaux à croissance élevée avant sevrage surtout si ceux-ci sont des croisés de races à viande spécialisées (Petit et al., 1994).

### 1.2.2. Intra races

Les paramètres génétiques relatifs à l'allaitement laissent présager des possibilités de sélection de la croissance avant sevrage ou de ses composantes chez les bovins (Ménissier et Frisch, 1992) tout comme chez les ovins (Poivey et al., 1987 ; Ménissier et al., 1992).

La production de lait des vaches allaitantes s'apprécie, après avoir séparé les veaux de leurs mères pour une courte période, soit en estimant les quantités de lait bu par pesées des veaux

avant et après tétée, soit par extraction du lait par traite ou à l'aide d'une canule après injection d'ocytocine (Poujardieu, 1969 ; Le Neindre, 1973 ; Totusek et al., 1973 ; Robison et al., 1978 ; Williams et al., 1979a). La diversité des protocoles utilisés conduit à une répétabilité de cette mesure, entre contrôles et entre lactations, variant généralement de 0,2 à 0,8 (Rutledge et al., 1972 ; Williams et al., 1979b ; Beal et al., 1990) et à des valeurs d'héritabilité plutôt moyennes (0,4 à 0,1 - Dillard et al., 1978 ; Meyer et al., 1994 ; Fan et al., 1996 ; Sapa et al., 1998).

L'héritabilité de l'effet mère sur la croissance du veau (comme caractère de la mère) est généralement comparable voire supérieure à celle de l'effet père (comme caractère du père). Les estimations les plus courantes vont de 0,1 à 0,3 (Ménissier, 1976 ; Bertrand et Benyshek, 1987 ; Trus et Wilton, 1988 ; Ménissier et Frisch 1992). La corrélation entre ces deux effets est plutôt positive (+ 0,1 à + 0,4) du fait qu'ils incluent les mêmes effets directs mais en proportion variable. Les progrès méthodologiques et informatiques permettent d'estimer conjointement les effets directs et maternels. Les estimations d'héritabilité des effets maternels apparaissent souvent comparables ou inférieures aux effets directs. Comme prévu, ces effets maternels sur la croissance des veaux sont très étroitement liés à la production laitière des mères, tant pour les effets génétiques que pour les effets d'environnement permanent (Meyer et al., 1994). Le plus marquant est l'existence d'une relation génétique négative (défavorable) entre effets directs et effets maternels sur la croissance du veau (0 à - 0,5 généralement - Ménissier et Frisch, 1992) comme le montre les quelques exemples français (tableau 1). Cette relation semblerait d'autant plus négative que les systèmes d'élevage sont plus extensifs ou du moins que la production laitière des mères est limitée au regard des besoins du jeune. La valeur négative de cette corrélation reste l'objet de débats tant au plan de la validité des méthodes d'estimations que de son interprétation biologique (Cundiff, 1972 ; Ménissier, 1976 ; Baker, 1980 ; MacNeil, 1988 ; Meyer et al., 1994). Par exemple, il a souvent été suggéré que les génisses ayant les poids au sevrage les plus élevés du fait d'un environnement favorable produisent, comme mères, les veaux les plus légers au sevrage en raison d'une moins bonne production de lait (Ménissier, 1976 ; Lubritz et al., 1989). Ces effets maternels ou grands-maternels permanents, dans les conditions normales de conduites des troupeaux allaitants, n'ont probablement qu'une incidence limitée (Meyer et al., 1994).

**Tableau 1**  
Héritabilités ( $h^2$ ) et corrélation génétique ( $r_g$ )  
entre effets directs et maternels sur le poids à 210 jours.

Race :	$h^2_{direct}$	$h^2_{maternel}$	$r_g$ dir./mat.	Source (effectifs, auteurs)
bibliogra.	0,26	0,21	-0,16	26 références, Shi (1993)
Limousine	0,26	0,13	-0,24	n=118990, Shi et al. (1993)
Blonde Aq.	0,23	0,07	-0,13	n=43662, Laloë (non publié)
Aubrac	0,20	0,12	-0,41	n=53490, Laloë (non publié)
Gasconne	0,19	0,04	-0,70	n= 8426, Laloë (non publié)
Maine-Anj.	0,15	0,06	-0,42	n=50640, Laloë (non publié)
Parthenaise	0,19	0,10	-0,15	n=35366, Laloë (non publié)

Les relations génétiques entre allaitement et autres aptitudes (reproduction, aptitudes bouchères) sont assez mal connues faute de données pertinentes pour estimer des paramètres génétiques. Ceci empêche de prédire les réponses à la sélection entre aptitudes. Les expériences de sélection peuvent pallier à cette difficulté. Une sélection divergente sur la croissance musculaire en race Charolaise (INRA, *vachotron2* - tableau 2) conduirait à un accroissement du poids des vaches et de leur production de lait associé à une augmentation du poids de leur veaux au sevrage. Une sélection sur le poids au sevrage ou la croissance post sevrage (race Hereford - Irgang et al., 1985) induit, après plus de 10 ans, une réponse positive sur la production de lait, la croissance avant sevrage et le poids à 1 an. En Australie sur race Angus, Herd (1990) montre que la divergence obtenue par sélection sur la croissance jusqu'à 1 an résulte pour plus de 80 % des effets directs via l'appétit et le comportement des veaux et pour le reste des effets maternels

via la production de lait. Tous ces résultats vont dans le sens des lois générales liant la capacité laitière au format.

**Tableau 2**  
**Réponses sur l'aptitude à l'allaitement après sélection des pères sur leur croissance musculaire.**  
 (INRA expérience vachotron 2, Renand - non publié.)

Vaches de la lignée :	Poids après vêlage	Production de lait	Poids des veaux sevrés
Supérieure	666	7,2	280
Inférieure	638	6,5	275
$\Delta$ [sup.-inf.]	+ 28 kg (4 %)	+ 0,7 kg/j (11%)	+ 5,5 kg <sup>(+)</sup> (2 %)

(+) *effet mère* dont +2,1 et +3,4 kg d'effets génétiques directs et maternels respectivement.

Outre la sélection des effets directs sur la croissance avant sevrage et plus généralement sur les aptitudes bouchères, une sélection spécifique sur les effets mères ou grands-pères maternels est nécessaire pour améliorer plus particulièrement la valeur laitière ou l'aptitude à l'allaitement. Ceci sera d'autant plus important que les réponses à la sélection sur les caractéristiques prédominantes (format, lait, précocité, muscularité) restent mal connues (Petit et Méniéssier, 1991) notamment selon les types biologiques de race et les milieux d'élevage. Ces implications pourraient différer entre ovins et bovins à viande en raison de l'importance de la prolificité ou des différences de maturité lors de l'engraissement.

### 1.3. EVALUATION ET SÉLECTION DES REPRODUCTEURS

L'allaitement fait partie depuis plusieurs décennies des critères de sélection des bovins allaitants en France (Méniéssier, 1988). Comme pour toute aptitude, la sélection appliquée repose d'abord sur un système d'estimation des valeurs génétiques des reproducteurs à partir des performances, des parentés et des paramètres génétiques, puis sur un choix de reproducteurs à l'aide d'indices de sélection combinant ces valeurs génétiques et celles des autres aptitudes conformément à l'objectif racial de sélection (Phocas *et al.*, 1997). Ces systèmes ont beaucoup évolués, notamment depuis le début des années 90, avec les progrès des connaissances, des méthodes et des outils de calcul (Méniéssier, 1994).

#### 1.3.1. Evaluation génétique en France

Dès le début des années 70, le poids à 120 jours des veaux étant jugé le meilleur prédicteur indirect de la production laitière de sa mère, une valeur génétique individuelle des vaches (*effet mère*) a été calculée à partir de ces poids des veaux considérés comme caractère de la mère (Marguin, 1988). Bien que rudimentaire, ce système a été très largement exploité dans toutes nos races allaitantes pratiquement jusqu'à aujourd'hui. Pour les taureaux d'IA destinés à une large diffusion en race pure, une évaluation spécifique de leur *effet mère* sur descendance par contrôle de leurs filles en station a été développée, permettant également de contrôler la production laitière de celles-ci (Sapa *et al.*, 1998). Les taureaux ainsi évalués et sélectionnés réalisent aujourd'hui, l'essentiel des IA des troupeaux de races à viande spécialisées.

Avec le développement du système IBOVAL (*indexation des bovins allaitants sur performances en ferme*) depuis le début des années 90 en substitution (vaches) ou en complément (élargissement aux taureaux de monte naturelle) aux précédents systèmes, l'évaluation génétique des reproducteurs pour la croissance avant sevrage et l'allaitement s'est considérablement améliorée du fait du recours à une méthode d'évaluation de type *BLUP modèle animal* particulièrement adaptée aux contrôles de performances en ferme et aux caractères avec effets directs et maternels (Méniéssier, 1994 ; Méniéssier *et al.*, 1996). Le modèle génétique de description de la performance (poids ou croissance avant sevrage) d'un individu (veau) considère que celle-ci résulte des effets de son propre génotype (effets génétiques directs) et des effets de l'environnement créé par sa mère (effets génétiques maternels pour ce qui se transmet, effets d'environnement maternel permanent qui ne se transmettent pas). Appliqué à l'ensemble des individus

contrôlés dans une race et en tenant compte de tous les liens de parentés entre les individus, la résolution de ce modèle fournit pour chaque individu (veau, vache ou taureau) la meilleure estimation de chacun de ses effets génétiques incluant l'ensemble des informations disponibles (ascendance et descendance) : les effets génétiques directs (ou CRSEV) et maternels (valeur laitière ou ALAIT) qui permettent de reconstituer un *effet mère* (valeur maternelle ou VMSEV). A titre d'exemple, en 1998 pour les 8 races évaluées dans IBOVAL et compte tenu des normes minimales de diffusions des résultats, 7497 taureaux (dont 1573 nouveaux et actifs) ont eu des résultats diffusés concernant leurs effets génétiques directs (CRSEV) et 1878 taureaux (dont 923 nouveaux et actifs) avec également leurs effets génétiques maternels (ALAIT et VMSEV). Pour les femelles, environ 420000 vaches et 300000 génisses auront des résultats diffusés pour leurs effets directs et maternels. L'impact de cette évaluation est donc très importante. Entre systèmes d'évaluation des taureaux (sur descendance en station vs sur performances en ferme), nous avons montré que, pour les taureaux d'IA, les corrélations observées entre valeurs génétiques des deux systèmes étaient assez élevées et conformes aux valeurs attendues compte tenu des précisions des estimations (Méniéssier *et al.*, 1997).

#### 1.3.2. Evaluations et comparaisons internationales

L'évaluation génétique selon un *BLUP modèle animal* s'est rapidement implantée dans la plupart des pays d'élevage et de sélection des troupeaux allaitants dès la fin des années 80 : Amérique du nord (Benyshek *et al.*, 1988 ; de Rose, 1995), Australie et Nouvelle Zélande : (Tier et Graser, 1995), Europe (Rosati *et al.*, 1995). Ces évaluations suscitent des validations sur le terrain pour apprécier les réponses sur la production de lait des vaches et la croissance de leur veau, après un choix des reproducteurs sur valeurs génétiques laitière. En troupeaux contrôlés, après avoir créé une divergence par le choix des taureaux sur leur valeur génétique laitière ou maternelle (Diaz *et al.*, 1992 ; Buchanan *et al.*, 1998) ou sur la valeur génétique laitière des vaches (Marston *et al.*, 1992 ; Thompson *et al.*, 1998a et b), ces auteurs obtiennent les réponses attendues sur la production de lait des vaches et le poids au sevrage de leurs veaux. Pour les races françaises largement présentes dans ces pays (Limousine et Charolaise), une demande de comparaison des valeurs génétiques issues de ces systèmes nationaux se fait de plus en plus pressante à des fins d'échanges internationaux, par les fédérations internationales raciales. Essentiellement spéculative, la demande concerne surtout les échanges intercontinentaux de semence et de jeunes reproducteurs évalués sur propre performance et ascendance pour lesquels la première évaluation dans le pays acheteur n'apparaîtra que plusieurs années après avec les performances de leurs descendants. Bien que basées sur la même méthodologie d'estimation, les valeurs génétiques sont difficiles à comparer et à intégrer entre systèmes du fait de choix de paramètres (différences de conduite d'élevage, de contrôle de performances, de paramètres génétiques, ...) et de stratégies de mise en œuvre (uni- ou multi-caractère, avec ou sans corrélation négative entre effets génétiques directs et maternels, effets inclus dans le modèle, ...) et de validation des résultats (modes de calcul et de normalisation de la précision et des connexions, règles de diffusion). Pour pallier à ces difficultés, deux tendances se développent : soit réaliser une évaluation internationale conjointe en rassemblant toutes les performances et parentés (Benyshek *et al.*, 1994) ; soit élaborer des formules de conversion de pays à pays à partir des reproducteurs ou de leurs apparentés évalués dans plusieurs pays (de Rose *et al.*, 1995). Si la première tendance se développe entre pays proches, la perte d'autonomie nationale restreint son application intercontinentale ; la seconde tendance reste une alternative réaliste si les connexions entre pays impliqués sont suffisantes.

#### 1.3.3. Application à la sélection en France

L'évolution des valeurs génétiques des veaux par campagne de naissance et par race au cours des dernières décennies (IE-

INRA, 1998), indique clairement que depuis le début des années 80 la valeur génétique des veaux s'est considérablement accrue pour les effets directs de toutes les performances et plus particulièrement du poids à 210 jours dans les races à viande spécialisées. Par contre, les effets maternels (valeurs laitières) sont restés pratiquement stables. Au vu des veaux nés lors des 5 dernières campagnes (tableau 3), la tendance se poursuit avec un accroissement notable des effets directs dans les races à viande spécialisées ou mixtes (+0,4 à +1,3 kg/an) mais aussi une légère amélioration de la valeur laitière (+0,10 à +0,07 kg/an) pour certaines races. L'analyse de la valeur génétique des parents de ces veaux révèle que dans tous les cas les pères ont des effets directs en moyenne supérieurs à ceux des mères notamment en races à viande spécialisées alors que pour la valeur laitière ce sont les vaches qui ont une valeur génétique supérieure (excepté en race Charolaise). Ceci est à rapprocher de la pratique consciente ou non des éleveurs et des informations qu'ils utilisent pour renouveler leurs reproducteurs.

**Tableau 3**  
Evolution annuelle des valeurs génétiques des veaux nés en 1992-97. (IBOVAL98 - en kg/an. de poids à 210 jours).

Race :	Nbre :	CRsev (effets directs)(cf. maternels)	ALait (CR./2 + AL.)	VMsev
AUBRAC	21489	+ 0,311	+ 0,100	+ 0,256
GASCONNE	3680	+ 0,090	+ 0,058	+ 0,103
SALERS	55582	+ 0,064	+ 0,036	+ 0,068
BLONDE AQU.	74271	0,434+	0,014	+ 0,231
LIMOUSINE	288396	+ 0,950	+ 0,073	+ 0,549
CHAROLAISE	499287	+ 1,181	+ 0,077	+ 0,668
MAINE-ANJOU	21899	+ 0,707	- 0,090	+ 0,263
PARTHENAISE	19151	+ 0,617	+ 0,047	+ 0,356

Pour faciliter et inciter à la prise en compte de l'aptitude à l'allaitement dans le choix des reproducteurs en ferme, deux indices combinant ces valeurs génétiques accompagnent systématiquement les valeurs génétiques par caractères : un indice au sevrage (ISEVR) de sélection sur les effets directs dont ceux relatifs au poids à 210 jours et un indice de valeur maternelle (IVMAT) au sevrage incluant, outre les effets précédents, les effets maternels sur le poids à 210 jours (ALAIT ou valeur laitière). Ce dernier indice, particulièrement adapté au choix et à la qualification raciale des reproducteurs pour le renouvellement (taureaux, génisses et vaches), est élaboré en fonction des orientations de la race concernée et de son objectif de sélection (Phocas *et al.*, 1997 et 1998). Ce travail de longue haleine est en cours au sein de la plupart des races (Dodelin *et al.*, 1998) et en voie d'aboutissement en race Limousine (Boulestix *et al.*, 1998). Pour cette race, une simulation de la sélection sur l'indice IVMAT appliquée aux reproducteurs évalués sur performances en ferme (IBOVAL 1988) illustre la faisabilité d'une sélection exploitant les deux composantes de la croissance avant sevrage (tableau 4). La réponse obtenue sur l'indice IVMAT est de 94 à 98 % de celle attendue sur un objectif économique combinant les critères évalués, tout en ayant des réponses relatives par caractère conformes à l'orientation raciale souhaitée.

**Tableau 4**  
Réponses à une sélection sur l'indice de valeur maternelle (IVMAT)\* appliquée au fichier d'évaluation IBOVAL98 Limousin. (sélection : IVMAT > moyenne + 1  $\sigma_{\text{indice}}$ ).

Reproducteurs : (effets directs)	CRsev (effets directs)	ALait (cf. maternels)	VMsev (CR./2 + AL.)
Taureaux actifs (734)	100 (+ 0,30)	86 (+ 0,26)	136 (+ 0,41)
Vaches âgées (55875)	100 (+ 0,27)	84 (+ 0,23)	134 (+ 0,36)
Jeunes vaches (34565)	100 (+ 0,24)	88 (+ 0,20)	133 (+ 0,32)
Génisses (62337)	100 (+ 0,20)	80 (+ 0,16)	130 (+ 0,26)

1<sup>er</sup> chiffre : % de la réponse sur CRsev ; 2<sup>e</sup> chiffre : en  $\sigma_{\text{caractère}}$   
\* combinaison pondérée des effets génétiques directs et maternels.

## 2. AUTRES APTITUDES

### 2.1. ADAPTATION AUX CONTRAINTES ALIMENTAIRES DES MILIEUX D'ÉLEVAGE

Les vaches allaitantes sont le plus souvent alimentées à volonté l'hiver avec des foin grossiers de faible valeur et doi-

vent ensuite se nourrir en abondance au pâturage (Petit *et al.*, 1994). Les contraintes alimentaires durant leur cycle annuel de production jouent ainsi un rôle important sur leur productivité en veau (reproduction et allaitement) à travers leur bilan nutritionnel (ingestion, réserves corporelles, besoins de production). La régulation de l'ingestion de fourrage et l'adaptation de la production des vaches sont donc primordiales à mieux connaître.

#### 2.1.1. Adaptation de la capacité d'ingestion

De la mise au point de Favardin *et al.* (1997) sur la régulation de l'ingestion de fourrage, il ressort que les variations de capacité d'ingestion sont fortement associées à celles des caractéristiques primordiales des bovins (format, capacité laitière, précocité de développement) qui interviennent dans l'aptitude à allaitement. L'exemple sur vaches Charolaises (tableau 5) illustre ces relations.

**Tableau 5**  
Corrélations entre capacité d'ingestion et caractéristiques de vaches Charolaises. (n = 77 vaches - Agabriel et Ingrand, 1997).

Capacité d'ingestion en :	Poids après vêlage :	Production de lait :	$\Delta$ état corporel :
Gestation (8 <sup>e</sup> mois):	+ 0,66	+ 0,39	0,14
Lactation (2 <sup>e</sup> mois):	+ 0,64	+ 0,41	0,25

$\Delta$  : variation (fin d'hiver - début d'hiver).

Les quantités ingérées à volonté varient notablement durant la période autour du vêlage qui généralement se passe à l'étable. Ces variations ou *profils d'ingestion* entre vaches, semblent caractéristiques de leur stratégie adaptative vis-à-vis de leur milieu d'élevage comme l'ont montré Ingrand et Agabriel (1997) avec des vaches Charolaises. Ils distinguent ainsi plusieurs groupes de vaches : (1) les vaches dont la production laitière induit une augmentation rapide et importante de l'ingestion après vêlage, évitent l'utilisation excessive des réserves corporelles ; c'est souvent le cas de grandes vaches. (2) les vaches dont l'augmentation d'ingestion est limitée après le vêlage sans que leur production laitière modérée l'explique ; la mobilisation des réserves est obligatoire sur une plus longue période. (3) les petites vaches dont les performances élevées (poids du veau, production de lait) sont associées à une augmentation importante mais lente du niveau d'ingestion qui se traduit par une forte utilisation des réserves et dont la capacité de reconstitution au pâturage sera déterminante sur leur carrière. Ces observations intra race concordent d'ailleurs avec celles entre races faites par Jenkins et Ferrel (1994).

L'effet de la race sur les variations de quantités ingérées est connu. Les Holstein ingèrent 15 % de plus que les Charolaises, qui elles-mêmes ingèrent 10% de plus que les Limousines (Agabriel *et al.*, 1987) ; les différences constatées entre races Limousine et Charolaise seraient davantage liées à un effet du volume du rumen qu'à des différences de format (Robelin *et al.*, 1990 ; Agabriel *et al.*, 1998). Intra race, si quelques estimations de paramètres génétiques ont été faites pour des jeunes bovins en croissance ou des vaches laitières, il existe très peu d'estimations relatives à la capacité d'ingestion des vaches allaitantes et encore moins aux relations avec les qualités maternelles et les aptitudes bouchères (Morris et Wilton, 1976). Une expérimentation canadienne (Fan *et al.*, 1996) montre que l'énergie métabolisable ingérée semble peu héritable (0,02/0,11) tout en étant génétiquement corrélée à la production laitière (+0,3/+0,8) avec un efficacité alimentaire pour la production de lait faiblement héritable (0,11/0,18) et positivement corrélée à la croissance relative du veau.

En situation de pâturage, les grandes lois biologiques connues à l'auge (effet du poids, de la production laitière et de l'état d'engraissement) se retrouvent (Wright *et al.*, 1994, Ferrer-Cazcarra, 1995) mais s'ajoutent les capacités à choisir, trier et prélever de l'herbe, composantes du *comportement alimentaire*. Le déterminisme génétique de ces aptitudes a été peu étudié sur nos races à viande mais il semble que leurs importances relatives varient en interaction avec la qualité et la quantité de l'herbe offerte.

### 2.1.2. Adaptation de la production

Dans des milieux assez différents se manifestent fréquemment des interactions génotype x milieu et les performances des bovins allaitants peuvent ainsi varier selon les types d'animaux ou les races. Par exemple, des vaches allaitantes fortement sous-alimentées mais ayant un potentiel laitier élevé, maintiennent leur production laitière au prix d'un amaigrissement prononcé alors que celles de moindre potentiel laitier diminuent leur production et maigrissent moins (Wright *et al.*, 1986 ; D'hour *et al.*, 1995). Une comparaison des performances de vaches allaitantes Limousines (race spécialisée) et Salers (race plus laitière) de leur sevrage jusqu'à leur quatrième vêlage (7 ans), dans deux milieux nutritionnels différents (vaches bien nourries en permanence vs vaches sous-alimentées pendant l'hiver et la fin de l'été avec une herbe abondante de mai à mi-août), illustre la complexité des ces interactions. Les vaches Salers sous-alimentées ont maintenu leur production laitière au détriment de leur croissance, au contraire de leurs homologues Limousines dont la production laitière a diminué au profit de leur croissance et de leur reprise de poids au pâturage (D'hour *et al.*, 1995). Ces différences, importantes la première année de production, se sont estompées avec l'âge, en raison sans doute, des différences de précocité de développement. Les dates de vêlage étaient plus régulières pour les Salers que pour les Limousines. Ces dernières ont vêlé pour la première fois plus tardivement et se sont reproduites ensuite régulièrement, sauf celles sous alimentées dont le taux de non-gestation a été plus important (D'hour et Petit, 1997 ; D'hour *et al.*, 1996). Ces résultats se retrouvent dans des conditions plus extrêmes, avec hivernage à l'extérieur et pâturage d'été en altitude (Grenet *et al.*, 1982) : les dates de vêlage des vaches de races rustiques Salers et Aubrac sont plus régulières que celles des Charolaises et Limousines. Ces dernières retardent leur vêlage de deux semaines puis la date de vêlage se stabilise mi-mars, c'est une forme d'adaptation.

En définitive, la vache en production peut être considérée comme un système en équilibre évoluant régulièrement, recevant des intrants (régulés par la fonction d'ingestion) et produisant un flux de sortie (reproduction, production de lait). Ce système animal est soumis aux contraintes du milieu (physique et d'élevage) où l'alimentation joue un rôle prépondérant mais pas exclusif. L'évolution de ce système peut désormais s'étudier grâce aux outils de modélisation dynamique. C'est un des principaux objectifs de recherche entrepris et prometteur.

## 2.2. APTITUDES COMPORTEMENTALES

L'agrandissement de la taille des troupeaux associé à une exploitation plus extensive des pâturages conditionnent les animaux à une plus grande autonomie à l'égard de l'homme. Pour les animaux qui doivent trouver en eux-mêmes les ressources pour s'adapter, le comportement s'avère être un moyen rapide et efficace pour leur permettre de faire face aux événements extérieurs. En plus de maîtriser leurs capacités d'ingestion, il est alors important de tenir compte des aptitudes comportementales des herbivores, plus particulièrement le comportement maternel et la tolérance à l'égard de l'homme. En effet, le comportement maternel est essentiel pour la survie du nouveau-né et sa croissance ultérieure, principalement dans les conditions extensives (Lindsay *et al.*, 1990). Améliorer la réactivité à l'homme est nécessaire car les contacts échangés avec l'éleveur se réduisent et se limitent souvent à des manipulations contraignantes pour l'animal (pesées, tonte, castration...) qui peuvent être à l'origine de réactions de stress (Boivin *et al.*, 1994).

### 2.2.1. Comportement maternel

L'expression du comportement maternel est plus ou moins marquée suivant les races. Par exemple, les vaches de race Frisonne sont moins sélectives que celles de race Salers, même lorsque les conditions d'élevage sont identiques (Le Neindre, 1989). Ces différences résultent certainement de leur sélection passée dans des systèmes d'exploitation assez différents. Les races traitées ont été sélectionnées dans des conditions favorisant la facilité pour la vache à se détacher de son veau. Dans

les troupeaux allaitants où la survie du veau dépend de la capacité des vaches à réserver leur lait et leurs soins maternels uniquement pour leur propre veau, le maintien d'un lien d'attachement fort et exclusif entre la mère et son jeune a toujours été recherché. La variabilité génétique du comportement maternel est largement décrite chez les ovins. Par exemple, des brebis Mérinos croisées avec une race à forte fertilité restent plus longtemps sur le site de mise bas auprès de leurs jeunes que celles croisées Booroola (Putu *et al.*, 1988). La différence est encore plus nette chez les primipares : dans les conditions de bergerie, 60% des agnelles Romanov présentent un bon développement du comportement maternel contre seulement 34% chez les agnelles de races Ile-de-France et Préalpe (Pointron *et al.*, 1984). L'expression du comportement maternel dépend également du tempérament de la femelle. En conditions de plein air intégral, la mise en place de l'attachement maternel chez les brebis Romanov est altérée en raison d'une forte réactivité à l'homme alors que les brebis de race Lacaune, moins maternelles, réagissent peu à la présence humaine (Boissy *et al.*, 1996). A partir d'une sélection divergente sur le tempérament, Murphy *et al.* (1998) montrent que la mortalité post-natale due à un comportement maternel inadapté est significativement plus élevée chez les brebis de la souche "nerveuse" que chez celles de la souche « calme ».

### 2.2.2. Réactions envers l'homme

Il existe des races plus facilement manipulables que d'autres. Les bovins *Bos indicus* ont des distances de fuite supérieures aux bovins *Bos taurus* parmi lesquels ceux de races laitières sont plus abordables que ceux de races à viande (Murphey *et al.*, 1980). Chez les ovins, des différences de réactivité à l'homme ont également été mises en évidence entre génotypes (Le Neindre *et al.*, 1993). Intra race, l'héritabilité de la docilité (réactivité envers la manipulation par l'homme) a été estimée entre 0,14 et 0,22 en race bovine Limousine (Le Neindre *et al.*, 1995 ; Sapa *et al.*, 1997) ; ce qui laisse entrevoir des possibilités d'évaluations génétiques des reproducteurs sur la docilité. Cependant, la réactivité à l'homme ne doit pas être isolée du comportement maternel et des autres composantes de la vie sociale. Aussi, sélectionner les animaux sur leur docilité ou sur une faible réactivité à la manipulation pourrait modifier également l'expression du comportement maternel ; hypothèse que nous testons actuellement chez les bovins de race Limousine.

## 2.3. FACILITÉ DE VÊLAGE ET VIABILITÉ DES VEAUX

Les difficultés de naissance tant en races à viande qu'en races laitières reste une des causes majeure de mortalité périnatale des veaux avec des répercussions sur la fertilité *post-partum* voire la production des vaches (Ménissier et Foulley, 1979 ; Ménissier et Petit, 1984 ; Meijering, 1984). Il devient essentiel de disposer de vaches vêlant facilement sans assistance et ayant un bon comportement maternel au vêlage vis-à-vis de son veau. Beaucoup de connaissances ont été accumulées sur cette aptitude notamment chez les bovins à viande (Ménissier, 1974 ; INRA, 1978 ; Ménissier et Petit, 1984 ; Ménissier, 1992).

### 2.3.1. Causes et déterminisme génétique

L'essentiel des causes de difficultés de naissance est d'ordre morphologique foeto-maternel notamment chez les primipares où la fréquence des dystocies est la plus importante. Près de 50 % des variations de difficultés de naissance sont liées à la variabilité de la taille du veau à la naissance, ou plus précisément de son poids. Souvent les éleveurs attribuent les difficultés plus à la forme du veau qu'à sa taille ou à son poids. Les rares études sur ce point (Nugent et Notter, 1991 ; Minaud, 1992) indiquent que les variations de morphologie (longiligne) des veaux ne sont que secondaires par rapport à l'incidence des celles de leur taille. L'autre élément morphologique de difficultés bien identifié est l'ouverture pelvienne de la mère ; élément d'autant plus important chez les primipares qu'il possède la précocité de développement la plus tardive. Le troisième élément, le comportement à la mise bas de la mère, regroupe tout ce qui a trait à la préparation à la mise bas et



intervient aussi bien sur le relâchement de l'ouverture pelvienne peu avant l'expulsion du foetus que sur l'expulsion elle-même. L'interaction entre la taille du veau et celle de l'ouverture pelvienne induit des effets de seuil sur l'évolution de la fréquence des dystocies selon le poids de naissance des veaux ; seuil à partir duquel la fréquence s'accroît rapidement avec l'augmentation du poids de naissance en raison de l'effet sous-jacent de la taille de l'ouverture pelvienne des mères concernées. Ce phénomène permet de prédire les répercussions probables de toute modification du poids de naissance des veaux voir de précocité de développement de l'ouverture pelvienne des primipares, tant par sélection que par croisement (Ménissier, 1974 ; Ménissier et Foulley, 1979 ; Ménissier et Petit, 1984). Comme pour la croissance avant sevrage, les facilités de naissance du veau relèvent d'un modèle génétique à effets directs et maternels (Ménissier, 1975 et 1992) avec deux composantes génétiques selon le parent invoqué : *effet père* pour les variations de facilités de naissance entre pères ; *effet mère* pour les variations de facilités de vêlage entre mères ou grands-pères maternels des veaux. Dans le cas de l'*effet père*, les facilités de naissance correspondent essentiellement à des effets génétiques directs relatifs à la taille du veau. Par contre l'*effet mère* englobe à la fois des effets génétiques directs et maternels sur la taille du veau, des effets génétiques maternels résultant de l'incidence des caractères maternels (ouverture pelvienne, comportement) ainsi que les interactions entre ces effets.

### 2.3.2. Variabilité génétique et sélection

Entre races, les différences sont importantes. Les races paternelles engendrant les veaux les plus lourds à la naissance sont celles induisant les fréquences de difficultés les plus importantes (Ménissier *et al.*, 1982). C'est une des limites au croisement terminal sur primipares avec les taureaux de races à viande spécialisées. Comme race maternelle ou en race pure, ce sont les races de grand format et/ou à fort développement musculaire, dont les primipares manifestent les fréquences de difficultés de mises bas les plus élevées. Ceci serait à relier à leur moindre précocité de développement (ouverture pelvienne / poids au vêlage) face à leur effet notable sur le poids de naissance des veaux.

Intra race (Ménissier, 1992 ; Ménissier et Frisch, 1992), les effets directs sont faiblement à moyennement héréditaires exceptés lorsque la fréquence des dystocies est élevée et/ou qu'une statistique adaptée à ces types de variables est utilisée (Foulley *et al.*, 1983 ; Foulley et Manfredi, 1991). Ces effets directs sont très étroitement corrélés à ceux du poids de naissance (+0,7 à +0,9) ; ce qui fait de ce dernier un bon critère de sélection des facilités de naissance, seul ou combiné à la note de conditions de naissance (Janss et Foulley, 1993 ; Misztal *et al.*, 1998). La durée de gestation, plutôt héréditaire et à laquelle est lié le poids de naissance du veau, est un mauvais critère de sélection du fait qu'elle n'est que moyennement corrélée aux dystocies et d'une réponse possible défavorable sur la viabilité périnatale (Ménissier et Petit, 1984). Quant à l'*effet mère*, il est peu à moyennement héréditaire. Il est moins étroitement corrélé à l'*effet mère* sur le poids à la naissance (+0,5 à +0,7) puisque interviennent d'autres composantes. Comme pour la croissance avant sevrage, que ce soit sur les facilités ou sur le poids de naissance, la corrélation génétique entre effets directs et maternels est plutôt négative ; ce qui incite, en race pure, à sélectionner conjointement pour les *effets mères* et les *effets pères*. Par ailleurs, la sélection des aptitudes bouchères qui engendre un accroissement de format, une maturité plus tardive et une muscularité plus importante, s'accompagne d'une réponse positive sur la taille des veaux à la naissance et probablement d'un risque de détérioration des facilités de vêlage des primipares.

Les critères, les modèles génétiques et les statistiques utilisés pour évaluer et sélectionner les reproducteurs, diffèrent sensiblement d'un pays à l'autre et entre races à viande et races laitières. En races laitières, le critère le plus utilisé est la note de condition de naissance et/ou la viabilité périnatale. Une telle évaluation (Manfredi *et al.*, 1991) est en chantier en France.

En races à viande, le poids et la note de conditions de naissance sont largement utilisés pour l'évaluation des taureaux d'IA en France. En ferme (IBOVAL), tous les reproducteurs mâles et femelles sont évalués sur le poids de naissance (effets directs et effets maternels) ; à terme, la note de facilité devrait y être incluse. Lors de la sélection des reproducteurs sur les aptitudes bouchères voir les qualités maternelles, la plupart des indices de sélection incluent une contrainte limitant les réponses défavorables sur les facilités de naissance.

### CONCLUSION

L'évolution du contexte d'élevage des ruminants allaitants ne fera que renforcer la nécessité de l'amélioration des qualités maternelles pour maîtriser la productivité zootechnique et les coûts de production des troupeaux naisseurs.

Ces qualités maternelles peuvent être considérées comme un ensemble de relations inévitablement multiformes entre la mère et son ou ses jeunes placés dans leurs milieux d'élevage eux mêmes plus ou moins contraints. L'objet des recherches actuelles est de séparer sur les performances des jeunes, les effets propres à ses aptitudes de ceux de l'environnement créé par sa mère et de ceux induits par les contraintes de leur milieu d'élevage. L'approche de ces inter relations comme un *système animal en équilibre* vis-à-vis des caractéristiques biologiques prédominantes (format, développement, capacité laitière, muscularité) régulant les grandes fonctions biologiques (croissance, nutrition, lactation, reproduction) est une voie à privilégier pour exploiter toute cette complexité.

Ainsi, toute sélection des qualités maternelles chez les ruminants allaitants ne sera efficace qu'en mobilisant conjointement toutes les connaissances sur la biologie des ruminants, sur les méthodologies de sélection adaptées à leur déterminisme et sur les répercussions induites sur les autres aptitudes.

- Agabriel, J., D'hour, P., Petit, M. 1987. *Reprod. Nutr. Develop.*, 7, 1B, 21-22.
- Agabriel, J., Ingrand, S. 1997. *Proc. Suckler cows meeting*, High Mowthorpe, UK, 3 p.
- Agabriel *et al* 1998. Séminaire Limousin 1998 (à paraître).
- Baker, R.L. 1980. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.*, 40, 285-303.
- Beal, W.E., Notter, D.R., Akers, R.M. 1990. *J. Anim. Sci.*, 68, 937-943.
- Benyshek, L.L., Herring, W.O., Bertrand, J.K. 1986. In 5<sup>th</sup> World Cong. Genet. Applied Livestock Prod., 17, 153-160.
- Bertrand, J.K., Benyshek, L.L. 1987. *J. Anim. Sci.*, 64, 728-734.
- Benyshek, L.L., Johson, M.H., Little, D.E., Bertrand, J.K., Kriese, L.A. 1988. *J. Dairy Sci.*, 71 (suppl. 2), 35-53.
- Bodin, L., Elsen, J.M., Hanocq, E., François, D., Lajous, D., Manfredi, E., Mialon, M.M., Boichard, D., Foulley, J.L., Sancristobal-Gaudy, M., Teyssier, J., Thimonier, J., Chemineau, P. 1998. *Renc. Rech. Ruminants*, 5 (sous presse).
- Boivin, X., Le Neindre, P., Garel, J.P., Chupin, J.M. 1994. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 39: 115-122.
- Boissy, A., Le Neindre, P., Orgeur, P., Bouix, J. 1996. In *Proc 30<sup>th</sup> Internat. Cong. of the ISAE*. Guelph, Ontario-Canada, p 59.
- Boulesteix, P., Journaux, L., Phocas, F., Chapelle, H., Ménissier, F., Longy, G., Bonnet, J.N. 1998. *Renc. Rech. Ruminants*, 5 (sous presse).
- Buchanan, D.S., Gosz, R.J. 1998. *J. Anim. Sci.*, 76, suppl. 2, 2 (abstract).
- Buston, S., Berg, R.T., Hardin, R.T. 1980. *Can. J. Anim. Sci.*, 60, 727-742.
- Christian, L.L., Hauser, E.R., Chapman, A.B. 1965. *J. Anim. Sci.*, 24, 652-659.
- Clutter, A.C., Nielsen, M.K. 1987. *J. Anim. Sci.*, 64, 1313-1322.
- Cundiff, L.V. 1972. *J. Anim. Sci.*, 35, 1335-1337.
- Cundiff, L.V., Gregory, K.E., Koch, R.M., Dickerson, G.E. 1986. In 2<sup>nd</sup> World Cong. Genet. Applied Livestock Prod., IX, 271-282.
- Cundiff, L.V., Gregory, K.E., Koch, R.M. 1988. In 3<sup>rd</sup> World Cong. Sheep and Cattle Breeding, INRA Paris, 2, 3-23.
- De Rose, E.P., 1995. In "Milk and beef recording : state of the Art, 1994", 29<sup>th</sup> biennial session of ICAR, Ottawa, EEAP publ. n° 75, 3-7.
- De Rose, E.P., Chesnais, J.P., Lin, C. 1995. In "Milk and beef recording : state of the Art, 1994", 29<sup>th</sup> biennial session of ICAR, Ottawa, EEAP publ. n° 75, 251-256.
- D'hour, P., Petit, M., Pradel, P., Garel, J.P. 1995. *Renc. Rech. Ruminants*, 2, 105-108

- D'hour, P., Petit, M., Garel, J.P. 1996. Renc. Rech. Ruminants, 3, 233-266.
- D'hour, P., Petit, M. 1997. In proceedings " Suckler cow workers meeting ". Kirbymoorside, UK, 15-18 septembre 1997. D. Pullar Editor.
- Diaz, C., Notter, D.R., Beal, W.E. 1992. J. Anim. Sci., 70, 396-402.
- Dillard, E.U., Yusuff, M.K.M., Robison, O.W. 1978. J. Anim. Sci., 47, 137-141.
- Dodelin, V., Phocas, F., Havy, A., Renand, G. 1998. Renc. Rech. Ruminants, 5 (sous presse).
- Fan, L.Q., Wilton, J.W., Colucci, P.E. 1996. Can. J. Anim. Sci., 76, 81-87.
- Faverdin, Ph., Agabriel, J., Ingrand, S., Bocquier, F., 1997. Renc. Rech. Ruminants 1997, 4, 65-74.
- Ferrer Cazcarra, R. 1995. Thèse ENSA Rennes, 128 pp.
- Foulley, J.L., Gianola, D., Thompson, R. 1983. Genet. Sel. Evol., 15, 401-424.
- Foulley, J.L., Manferdi, E. 1991. Genet. Sel. Evol., 23, 309-338.
- Grenet, N., Melet, L., Chupin, J.M., Le Neindre, P., Malterre, C. 1982. In " Actions du climat sur l'animal au pâturage ". Theix, 31 mars-1<sup>er</sup> avril 1982. INRA publications, Versailles, p31-44.
- Herd, R.M. 1990. J. Anim. Prod., 51, 505-513.
- IE (Institut de l'Élevage) - INRA. 1998. Compte rendu n° 2670, 198, 356 p.
- Ingrand, S., Agabriel, J. 1997. Anim. Sci., 65, 361-371.
- INRA. 1978. La sélection de l'aptitude au vêlage. Bull. Tech. Génét. Anim., n° 27, 104 p.
- Irgang, R., Dillard, E.U., Tess, M.W., Robison, O.W. 1985. J. Anim. Sci., 60, 1156-1164.
- Janss, L.L., Foulley, J.L. 1993. Livest. Prod. Sci., 33, 183-198.
- Jenkins, T.G., Ferrel, C.L. 1994. J. Anim. Sci., 72, 2787-2789.
- Le Neindre, P. 1973. Ann. Zootech., 22, 413-422.
- Le Neindre, P. 1989. Appl. Anim. Behav. Sci., 23, 117-127.
- Le Neindre, P., Poindron, P., Trillat, G., Orgeur, P. 1993. Genet. Sel. Evol., 25, 447-458.
- Le Neindre, P., Trillat, G., Sapa, J., Ménéssier, F., Bonnet, J.N., Chupin, J.M. 1995. J. Anim. Sci., 73, 2249-2253.
- Le Neindre, P., Petit, M., Tomassone, R., Roux, C. 1976. Ann. Zootech., 25, 221-224.
- Le Neindre, P., Murphy, P.M., Boissy, A., Purvis, I.W., Lindsay, D., Orgeur, P., Boiux, J., Bibé, B. 1994. In 6<sup>th</sup> Worl Cong. Genet. Applied Livestock Prod., 27, 23-30.
- Lubritz, D.L., Forrest, K., Robison, O.W. 1989. J. Anim. Sci., 67, 2544-2549.
- MacNeil, M.D. 1988. In 3<sup>rd</sup> Worl Cong. Sheep and Cattle Breeding, INRA Paris, 1, 415-435.
- Manferdi, E., Ducrocq, V., Foulley, J.L. 1991. J. Dairy Sci., 74, 1715-1723.
- Marguin, L. 1988. Annuel pour l'éleveur de bovin, ITEB, n° 10, 11-22.
- Marston, T.T., Simms, D.D., Schalles, R.R., Zoellner, L.C., Martin, L.C., Fink, G.M. 1992. J. Anim. Sci., 70, 304-310.
- Meijering, A. 1984. Livest. Prod. Sci., 11, 143-177.
- Minaud, B. 1992. Mémoire fin d'études, ENITA Bordeaux, 64p.
- Ménéssier, F. 1974. In L'exploitation des troupeaux de vaches allaitantes. Bul. Tech. C.R.Z.V. Theix, n° spécial, oct. 1974, 139-170.
- Ménéssier, F. 1975. In The early calving of heifers and its impact on beef production, Tayler, J.C. (ed.), 81-122, CEC Publ.
- Ménéssier, F. 1976. Ann. Génét. Sel. anim., 8, 71-87.
- Ménéssier, F., Foulley, J.L. 1979. In Calving problems and early viability of the calf, Hoffmann, B., Mason, I.L., Schmidt, J. (ed.), 30-85, M. Nijhoff Publ.
- Ménéssier, F. 1982. In 2<sup>nd</sup> Worl Cong. Genet. Applied Livestock Prod., V, 449-468.
- Ménéssier, F., Sapa, J., Foulley, J.L., Frebling, J., Bonaiti, B. 1982. In Beef production from different dairy breeds and dairay beef crosses, More O'Ferrall, G.J. (ed.), 94-136, M. Nijhoff Publ.
- Ménéssier, F., Petit, M. 1984. In Physiologie et pathologie périnatale chez les animaux de ferme, R. Jarrige (ed.), 279-308, INRA, Paris.
- Ménéssier, F. 1988. In 3<sup>rd</sup> Worl Cong. Sheep and Cattle Breeding, INRA Paris, 2, 215-236.
- Ménéssier, F. 1992. In Rencontre GTV - INRA, mai 1992, Tours, 47-62.
- Ménéssier, F., Frisch, J.E. 1992. In Beef Cattle Production, Jarrige R. and Béranger C. (ed.), Elsevier (NL), Chap. 3, 55-85.
- Ménéssier, F., Sapa, J., Poivey, J.P. 1992. In INRA Prod. Anim., hors série, Eléments de génétique quantitative et appliquée aux populations animales, 135-145.
- Ménéssier, F. 1994. In 5<sup>th</sup> Worl Cong. Genet. Applied Livestock Prod., 17, 151-152.
- Ménéssier, F., Laloë, D., Sapa, J., Journaux, L., Bonnet, J.N., Rehben, E. 1995. In " Milk and beef recording : state of the Art, 1994 ", 29<sup>th</sup> biennial session of ICAR, Ottawa, EEAP publ. n° 75, 219-224.
- Ménéssier, F., Journaux, L., Laloë, D., Rehben, Lecomte, C., Boulesteix, I., Sapa, J. 1996. Renc. Rech. Ruminants 1996, 3, 321-324.
- Ménéssier, F., L., Laloë, Sapa, J., Gaillard, J. 1997. Renc. Rech. Ruminants 1997, 4, 199-202.
- Meyer, K., Carrick, M.J., Donnelly, B.J.P. 1994. J. Anim. Sci., 72, 1155-1165.
- Misztal, I., Varona, L., Bertarnd, J.K. 1998. Réunion ann. F.E.Z. Août 1998, 4p.
- Mondragon, I., Wilton, J.W., Allen, O.B., Song, H. 1983. Can. J. Anim. Sci., 63, 751-761.
- Morris, C.A., Wilton, J.W. 1976. Can. J. Anim. Sci., 56, 613-647.
- Murphey, R.M., Moura Duarte, F.A., Torres Penedo, M.C. 1980. Behav. Genet., 10, 171-181.
- Murphy, P.M., Lindsay, D.R., Le Neindre, P. 1998. In Proc. 32<sup>th</sup> Internat. Cong. of the ISAE., Clermont-Ferrand, France, p. 131.
- Neuville, W.E., Jr. 1962. J. Anim. Sci., 21, 315-320.
- Notter, D.R., Cundiff, L.V., Smith, G.M., Laster, D.B., Gregory, K.E. 1978. J. Anim. Sci., 46, 908-921.
- Nugent R.A., Notter D.R. 1991. J. Dairy Sci., 69, 2413-2421, 2422-2433.
- Petit, M., Ménéssier, F. 1991. In Com. Rech. Bov. INRA. Quelles recherches pour quel élevage ?, note, 20 p.
- Petit, M., Agabriel, J., D'Hour, P., Garel, J.P. 1994. INRA Prod. Anim., 7, 235-243.
- Phocas, F., Hanocq, E., Bouix, J., Renand, G., Poivey, J.P., Elsen, J.M., Bibé, B., Ménéssier, F. 1997. Renc. Rech. Ruminants 1997, 4, 171-178.
- Phocas, F., Bloch, C., Chapelle P., Becherel, F., Renand, G., Ménéssier, F. 1998. Livest. Prod. Sci., (sous presse).
- Poindron, P., Raksanyi, I., Orgeur, P., Le Neindre, P. 1984. Genet. Sel. Evol., 16, 503-522.
- Poivey, J.P., Niare, T., Cournot, J., Bibé, B. 1987. 38<sup>ème</sup> Réunion F.E.Z., Lisbonne, vol. II, 1021.
- Poujardieu, B. 1969. Ann. Zootech., 18, 299-316.
- Putu, I.G., Poindron, P., Lindsay, D.R. 1988. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 17, 298-301.
- Rahnefeld, G.W., Weiss, G.M., Fredeen, H.T. 1990. Can. J. Anim. Sci., 70, 409-423.
- Reynolds, W.L., DeRouen, T.M., Bellows, R.A. 1978. J. Anim. Sci., 47, 584-594.
- Robelin, J., Agabriel, J., Malterre, C., Bonnemaire, J. 1990. Livest. Prod. Sci., 25, 199-215.
- Robison, O.W., Yusuff, M.K.M., Dillard, E.U. 1978. J. Anim. Sci., 47, 131-136.
- Rosati, A., Hansen, M., Rehben, E., Schild, H.J. 1995. In " Milk and beef recording : state of the Art, 1994 ", 29<sup>th</sup> biennial session of ICAR, Ottawa, EEAP publ. n° 75, 17-21.
- Rutledge, J.J., Robison, O.W., Ahlschwede, W.T., Legates, J.E. 1971. J. Anim. Sci., 33, 563-566.
- Rutledge, J.J., Robison, O.W., Ahlschwede, W.T., Legates, J.E. 1972. J. Anim. Sci., 34, 9-13.
- Sapa, J., Trillat, G., Longy, G., Le Neindre, P., Ménéssier, F. 1997. Renc. Rech. Ruminants 1997, 4, 203-206.
- Sapa, J., Lamirault, C., Ménéssier, F., Renand, G. 1998. Renc. Rech. Ruminants 1998, 5 (sous presse).
- Shi, M.J. 1993. Thèse doctorat, INA Paris-Grignon, 223 p.
- Shi, M.J., Laloë, D., Ménéssier, F., Renand, G. 1993. Genet. Sel. Evol., 25, 177-189.
- Thompson, C.E., Shuler, K.C., Skelley, G.C. Jr, Worrell, M.A., Burns, G.L. 1998. J. Anim. Sci., 76, suppl. 2, 3 (abstract).
- Thompson, C.E., Skelley, G.C. Jr, Worrell, M.A., Kelsey, M.D. 1998. J. Anim. Sci., 76, suppl. 2, 2 (abstract).
- Tier, B., Graser, H.U. 1995. In " Milk and beef recording : state of the Art, 1994 ". 29<sup>th</sup> biennial session of ICAR, Ottawa, EEAP publ. n° 75, 9-15.
- Totusek, R., Arnett, W., Holland, J.L., Whiteman, J.V. 1973. J. Anim. Sci., 37, 153-158.
- Trus, D., Wilton, J.W. 1988. Can. J. Anim. Sci., 68, 119-128.
- Willham, R. L. 1963. Biometrics, 19, 18-27.
- Williams, J.H., Anderson, D.C., Kress, D.D. 1979a. J. Anim. Sci., 49, 1438-1442.
- Williams, J.H., Anderson, D.C., Kress, D.D. 1979b. J. Anim. Sci., 49, 1443-1448.
- Wright, I.A., Russel, A.J.F., Hunter, E.A. 1986. Anim. Prod., 43, 391-396.
- Wright, I.A., Jones, J.R., Maxwell, T.J., Russel, A.J.F., Hunter, E.A. 1994. Anim. Prod., 58, 197-207.