

Amélioration de l'autonomie alimentaire des élevages de ruminants : conséquences sur les fonctions de production et la longévité des femelles

F. BLANC (1), F. BOCQUIER (1), J. AGABRIEL (2), P. D'HOUR (3), Y. CHILLIARD (2)

(1) UMR Elevage des Ruminants en Régions Chaudes, Agro.M, 2, place Viala, 34 060 MONTPELLIER Cedex 1

(2) Unité de Recherches sur les Herbivores, INRA Clermont-Ferrand – Theix, 63 122 St GENES CHAMPANELLE

(3) UE des Monts Dore, INRA Clermont-Ferrand – Theix, Le Roc 63210 ORCIVAL

RESUME - En élevage de ruminants, l'amélioration de l'autonomie alimentaire peut être obtenue non seulement par une limitation des intrants et une amélioration de la qualité et de la quantité des fourrages et concentrés produits sur l'exploitation, mais également par le pilotage des fonctions de production des animaux dans un contexte de sous-alimentation / ré-alimentation. Dans ces situations devenues plus contraignantes, la productivité des systèmes d'élevage repose sur la capacité des animaux à maintenir leurs niveaux de production (priorités relatives entre fonctions à un stade physiologique donné), à mettre en œuvre des phénomènes de rebond (mécanismes compensateurs : croissance compensatrice, reconstitution des réserves) et à sauvegarder leur processus de reproduction. L'hypothèse développée dans cette synthèse est qu'un pilotage du bilan nutritionnel, incluant des phases de restriction alimentaire et de ré-alimentation, est envisageable pour accroître l'autonomie alimentaire, sur la base des capacités adaptatives des animaux à la sous-nutrition, particulièrement celles des femelles reproductrices.

Improvement of feeding autonomy in ruminant farming systems : impact on production and longevity of females

F. BLANC (1), F. BOCQUIER (1), J. AGABRIEL (2), P. D'HOUR (3), Y. CHILLIARD (2)

(1) UMR Elevage des Ruminants en Régions Chaudes, Agro.M, 2, place Viala, 34 060 MONTPELLIER Cedex 1

SUMMARY - The efforts to increase feeding autonomy in ruminants breeding systems can be sought by limiting the amounts of inputs required, thus improving the production of forage quality and quantity and limiting the use of concentrates. A other way to reach feeding autonomy is to play with the abilities of the animals to cope with temporary unbalanced feeding situations. In such a context, the productivity of the livestock system will depend on the females'abilities to maintain their production level (milk production), to develop rebound phenomena (compensatory growth, body reserve replenishment) and to save their reproductive efficiency. We develop the idea that a dynamic driving of their nutritional balance including periods of underfeeding followed by overfeeding can be used in the aim of increasing the autonomy of the feeding system, mainly in relation with the ability of the reproductive females to face undernutrition and be more efficient when feeding conditions become more favourable.

INTRODUCTION

Accroître l'autonomie alimentaire est une stratégie qui permet à l'éleveur de mieux maîtriser ses coûts de production en limitant ses achats d'aliments à l'extérieur et de garantir la qualité et / ou l'origine des produits issus de son élevage. Une telle démarche est fondamentale pour les élevages labellisés (Laignel et Benoit, 2004).

L'autonomie alimentaire d'un système d'élevage donné peut se définir comme la capacité du système à fournir la totalité des aliments nécessaires aux différentes catégories d'animaux au cours d'un cycle complet de production. Classiquement l'autonomie alimentaire est quantifiée en faisant le rapport entre les quantités d'aliments produits sur l'exploitation et celles qui sont consommées annuellement par le troupeau (Paccard *et al.*, 2003). Cependant cette définition ne fait pas explicitement référence au niveau des performances animales. En toute rigueur, l'autonomie alimentaire devrait être définie en rapportant les charges induites par les achats d'aliments à l'unité de produit animal (kg de lait, par exemple). Au niveau d'un élevage, la recherche d'une plus grande autonomie alimentaire passe donc, schématiquement, soit par l'accroissement de la quantité et / ou de la qualité des aliments produits sur l'exploitation (fourrages et aliments concentrés), soit par la diminution globale des performances animales (en jouant sur le niveau de production ou les effectifs). La production autonome d'aliments repose sur l'accroissement des surfaces dédiées ou la mise en œuvre de pratiques

agronomiques (choix des espèces et variétés cultivées, méthodes de récolte et de conservation des fourrages, valorisation de certains sous-produits) (Veysset *et al.*, 2003). Une autre voie d'amélioration de l'autonomie alimentaire est d'ajuster le cycle de production des animaux à celui de la ressource fourragère disponible sur l'exploitation au cours de l'année ; ce qui implique de raisonner la juxtaposition optimale des besoins alimentaires du troupeau avec les apports permis par le pâturage (Dedieu *et al.*, 1997).

Lorsque la recherche de l'autonomie alimentaire ne peut se faire par un accroissement des productions végétales au sein de l'exploitation, c'est la composante animale du système qui est alors sollicitée, puisqu'il n'y a pas satisfaction des besoins des animaux. Une telle inadéquation entre apports et besoins peut être amplifiée en cas d'aléas (technique, sanitaire ou climatique) sur la production végétale du fait d'un recours limité aux intrants extérieurs. Ainsi, le risque pour les animaux d'être confrontés à des situations de sous-nutrition plus ou moins durables et sévères est plus élevé. Les femelles reproductrices sont en général la catégorie d'animaux la plus exposée à un tel risque de sous-nutrition car elles sont présentes toute l'année sur l'exploitation et ont des besoins relativement élevés notamment en fin de gestation et en début de lactation (INRA, 1988).

Si de nombreux travaux ont mis en évidence les effets négatifs d'une restriction alimentaire sur le niveau de production des animaux, d'autres révèlent leur aptitude à faire face à la sous-alimentation à condition que celle-ci reste

limitée dans son intensité et dans sa durée (Chilliard *et al.*, 1998 ; Sinclair et Agabriel, 1998 ; Bocquier *et al.*, 2002). L'existence de potentiels d'adaptation des animaux à la sous-nutrition permet donc d'envisager une certaine tolérance du système face à un accroissement temporaire de la contrainte alimentaire. Un tel objectif nécessite de caractériser les lois de réponse des animaux à la sous-nutrition et d'identifier leurs limites adaptatives ainsi que leur aptitude à récupérer lors de cycles de sous-alimentation / ré-alimentation.

Cette synthèse a pour objectif de cerner les conséquences de fortes variations des apports alimentaires à différentes échelles de temps, sur les réponses des animaux, ceci dans un contexte de niveaux de production relativement élevés. Elle développe également l'idée qu'un pilotage raisonné du bilan nutritionnel au cours du cycle de production, acceptant des variations positives et négatives du bilan, peut être un moyen pour l'éleveur d'accroître l'autonomie alimentaire de son exploitation.

1. CARACTERISATION DES REPONSES DES ANIMAUX A LA SOUS-ALIMENTATION

Les réponses des ruminants à une restriction alimentaire peuvent s'apprécier à différentes échelles d'organisation et de temps. Même si, *in fine*, l'évaluation du niveau d'autonomie alimentaire fait appel à des indicateurs technico-économiques très intégratifs (quantités de concentré / animal / an par exemple), il convient de se situer au moins à l'échelle de l'animal (ou de catégories d'animaux) et de son cycle de production, dès lors que l'on souhaite piloter le bilan nutritionnel des animaux avec un objectif d'accroissement de l'autonomie alimentaire. Il est également nécessaire d'appréhender finement les interrelations entre le statut nutritionnel de l'animal et ses fonctions de production, mais aussi d'identifier les composantes physiologiques clés (réserves corporelles par exemple) susceptibles de moduler l'amplitude des réponses des animaux. Enfin, il convient de veiller à la composante dynamique des adaptations physiologiques de l'animal à la sous-nutrition. En effet, durant son cycle de production, les besoins suivent une trajectoire rythmée par la succession des périodes de production et d'entretien. Ces trajectoires sont d'autant plus complexes à piloter que pour les femelles reproductrices, les états physiologiques peuvent parfois se juxtaposer (juxtaposition de la lactation et de la gestation chez la vache par exemple).

1.1. ELASTICITE DE LA REPONSE A LA CONTRAINTE ALIMENTAIRE

Un grand nombre de travaux a été effectué, en particulier par l'INRA, sur les mécanismes adaptatifs mis en œuvre lors de sous-alimentations énergétiques de durées variables sur les performances productives des animaux. La mise en perspective des résultats permet d'illustrer les capacités adaptatives des animaux en relation avec le rôle central joué par les réserves adipeuses. La notion d'élasticité peut être utilisée afin de caractériser quantitativement ces capacités adaptatives. L'élasticité de la réponse à une contrainte est une notion classiquement utilisée en économie pour caractériser la variation relative de la demande pour un produit en fonction de son prix. Ainsi, une réponse inélastique correspond à une très faible variation de la variable mesurée (demande) suite à une forte variation de la contrainte (prix). Une telle représentation de la réponse des animaux à l'accroissement de la contrainte alimentaire permet notamment de quantifier l'impact du niveau alimentaire sur la performance.

L'intérêt de caractériser les réponses des animaux à la sous-alimentation par cette méthode, est qu'elle permet de mettre

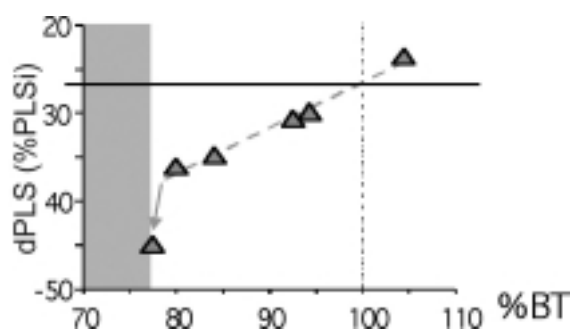
en évidence des différences de sensibilité entre catégories d'animaux.

1.1.1. Elasticité de production et de reproduction

Chez la vache Charolaise, une diminution d'un point de note d'état corporel en fin de période hivernale s'accompagne d'un accroissement de 8 à 10 jours de l'intervalle entre vêlages chez les multipares et de 30 jours chez les primipares (Petit et Agabriel, 1993). L'amplitude de réponse peut donc être très différente selon l'âge des animaux.

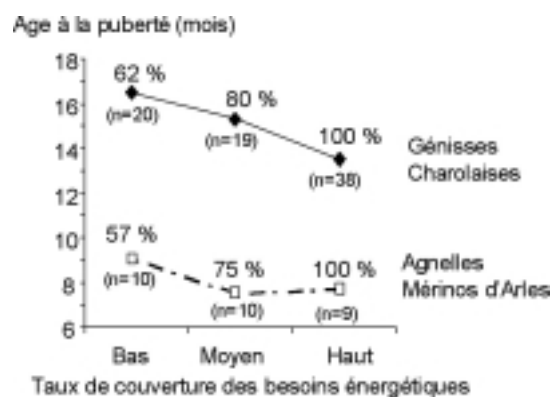
L'élasticité de la production laitière à l'accroissement de la contrainte alimentaire a également été étudiée chez la vache laitière (Coulon et Rémond, 1991) et chez la brebis laitière (Bocquier *et al.*, 2002). Chez la brebis Lacaune, tant que le déficit énergétique ne dépasse pas 20 % des besoins totaux en énergie (BT), la baisse relative de production laitière standardisée en énergie (dPLS % : -24, -31 et -35 % PLS initiale) suit étroitement le taux de couverture des besoins énergétiques (resp. 104 ; 93 et 83 %) (figure 1). Une rupture d'élasticité apparaît brutalement lorsque le taux de couverture des besoins énergétiques devient inférieur à 80 %.

Figure 1 : effet de la sous-alimentation énergétique (exprimée en % des besoins totaux (%BT)) sur l'évolution de la production laitière standardisée (PLS : 5 MJ / l), exprimée en % de la PLS initiale (PLSi), chez la brebis Lacaune. Chaque point représente le résultat moyen d'un lot de 12 brebis (Bocquier *et al.*, 2002).



Dans le même sens, l'élasticité de la réponse reproductive à la sous-nutrition a été étudiée chez des génisses Charolaises (Grenet *et al.*, 1996) et chez l'agnelle Mérinos d'Arles (Blanc *et al.*, np). Si l'on s'intéresse au moment d'apparition de la puberté, on observe, chez les deux espèces, une variation de l'élasticité de la réponse en fonction du niveau de restriction alimentaire subi par les animaux depuis le sevrage (figure 2).

Figure 2 : impact du niveau des apports énergétiques sur l'âge d'apparition de la puberté chez des génisses Charolaises et des agnelles Mérinos d'Arles.



Chez les génisses, dans la plage de sous-alimentation étudiée, l'âge à la puberté s'accroît quasi-linéairement avec le niveau de contrainte alimentaire, tandis que chez les

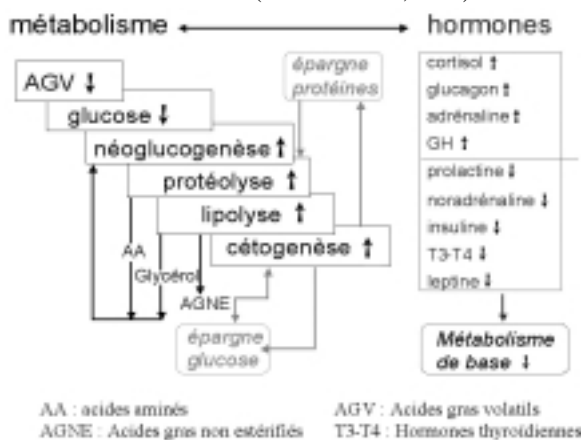
agnelles, la réponse est inélastique tant que le taux de couverture des besoins énergétiques reste compris entre 75 et 100 % des besoins. L'élasticité s'accroît ensuite fortement lorsque la sous-alimentation devient plus sévère.

Une telle représentation de la réponse des animaux permet ainsi de mettre en évidence des plages de contrainte pour lesquelles les capacités adaptatives des animaux à la sous-nutrition sont très efficaces : aucun effet n'est observé sur la performance considérée (réponse inélastique), ainsi que des plages dans lesquelles la performance varie plus lentement (réponse peu élastique) ou bien plus rapidement que l'accroissement de la contrainte (réponse très élastique). Les variations de réponse sont parfois très brutales, comme chez les agnelles dont l'âge à la puberté est augmenté de 46 jours lorsque la sous-alimentation passe de 75 % à 57 % de couverture des besoins énergétiques. Ce profil de réponse rend compte d'une rupture et révèle une perte d'efficacité des processus d'adaptation à la sous-nutrition. En réalité, ce type de réponse doit s'interpréter comme une remise en cause des priorités entre fonctions. Ainsi, on passe d'une priorité qui tend à privilégier la survie de l'espèce (reproduction, lactation et investissement maternel) à une autre qui privilégie la survie de l'individu lui-même.

1.1.2. Régulations sous-jacentes à l'élasticité

Les régulations sous-jacentes à ces deux grands types de priorités ont été conceptualisées par les notions de téléophorèse (téléo : transport orienté vers un but) (Bauman et Currie, 1980 ; Chilliard, 1999) et d'homéostasie (maintien de la constance du milieu intérieur de l'organisme). Ainsi, lors d'une sous-alimentation, les adaptations (figure 3) passent par une mobilisation coordonnée et séquentielle (court, moyen et long terme) de substrats endogènes tels que ceux stockés dans les réserves corporelles, puis par la mise en place de mécanismes d'épargne de substrats limitants (glucose, acides aminés) et enfin par une diminution du métabolisme de base et des dépenses énergétiques (déplacements, mouvements). Ces régulations homéostatiques sont mises en jeu de façon claire lorsque, par exemple, un animal à l'entretien est placé en situation de sous-alimentation (Atti et Bocquier, 1999 ; Bonnet *et al.*, 2000). Elles assurent alors la survie de l'individu.

Figure 3 : adaptations métaboliques et hormonales à la sous-nutrition chez les ruminants (Chilliard *et al.*, 1998)



Mais, en dehors de cet état transitoire où l'animal est à l'entretien et pour lequel il n'existe pas de difficulté de pilotage, les animaux d'élevage, les femelles en particulier, sont le plus souvent en production. Deux situations de sous-alimentation peuvent être distinguées (Chilliard *et al.*,

1998) : le cas où les aliments ne sont pas disponibles en quantités suffisantes (alimentation restreinte) pour satisfaire les besoins et le cas où les aliments sont en quantité et en qualité suffisantes (alimentation à volonté) mais leur ingestion ne permet pas de satisfaire les besoins.

Cette dernière situation est fréquemment rencontrée chez la femelle laitière haute productrice chez laquelle les besoins s'accroissent plus rapidement en début de lactation que la capacité d'ingestion (INRA, 1988). Durant cette période de transition qui dure plusieurs semaines (10 à 11 semaines chez la vache laitière), des mécanismes adaptatifs spécifiques se mettent en place qui permettent à l'animal d'évoluer vers un nouvel état nutritionnel (bilan énergétique positif) qu'il atteint lorsque l'ingestion permet à nouveau de satisfaire les besoins. Les processus en jeu en situation de bilan nutritionnel négatif décrivent une cascade adaptative qui passe par la forte mobilisation des lipides et, dans une moindre mesure, des protéines corporelles, dont l'effet est de soutenir l'accroissement de la production laitière tant que l'ingestion reste limitante. Dans ce cas particulier, le développement du tractus digestif (masse et métabolisme des tissus splanchniques) s'opère indépendamment des variations pondérales des autres tissus et permet progressivement l'augmentation des consommations volontaires. L'état des réserves corporelles et l'aptitude de la femelle à les mobiliser en début de lactation joue un rôle déterminant dans l'expression du potentiel laitier. Mais la perte de masse adipeuse en début de lactation peut être très variable dans la mesure où le niveau de sous-alimentation dépend du niveau de production laitière, de l'appétit des animaux et du niveau des apports alimentaires. Toutefois, une perte de 30 à 40 % de la masse adipeuse s'observe classiquement durant les six premières semaines de lactation chez la vache comme chez la chèvre et la brebis. Elle peut même atteindre 80 % chez des animaux sous-nourris (Chilliard, 1999). Ainsi, les femelles qui présentent un état corporel faible au moment de la mise bas, sont particulièrement sensibles aux effets d'une sous-alimentation en début de lactation (Atti *et al.*, 1995 ; Chilliard, 1992). Les seuils de rupture de réponse précédemment décrits sont alors atteints pour des niveaux de contrainte plus faibles. Nous avons, dans ce cas, une illustration des effets rémanents de l'alimentation, *via* l'importance des réserves adipeuses, sur la capacité des femelles à s'adapter à une sous-alimentation en début de lactation.

La mise bas est un événement qui est associé à de puissantes orientations téléophorétiques destinées à la survie des jeunes et qui se traduisent notamment par une aptitude à mobiliser de plus grandes quantités de lipides corporels qu'à l'entretien (Cowan *et al.*, 1980). Ainsi, dans le cas d'une sous-alimentation de 4 à 11 semaines *post-partum* chez la vache laitière, la diminution d'énergie exportée dans le lait est moindre que la baisse des apports d'énergie : l'énergie corporelle mobilisée contribue pour près de la moitié (43 %) aux exportations d'énergie par le lait. Lorsque la sous-alimentation est maintenue pendant une plus longue période (entre 18 et 40 semaines), l'exportation d'énergie par le lait diminue et s'ajuste sur les apports d'énergie de la ration (Coulon et Rémond, 1991) : l'amplitude des réponses adaptatives diminue au cours de la lactation. De plus, les capacités adaptatives permises par les réserves corporelles diminuent notamment lorsque les animaux sont sous alimentés pendant plusieurs lactations consécutives (Chilliard, 1992). En situation de production et lorsque les régulations téléophorétiques sont actives, elles assurent la coordination des métabolismes en réajustant les points de consignes des

régulations homéostatiques (Bauman et Vernon, 1993 ; Chilliard et Bocquier 2000). Ces adaptations sont telles qu'elles permettent de maintenir l'intégrité de l'organisme tout en assurant les mobilisations nécessaires à la production et la mise en place de mécanismes d'épargne et de recyclage. Sur le plan énergétique elles se traduisent donc par un accroissement de l'efficacité biologique des fonctions concernées. Ainsi, on observe chez la vache que la reconstitution des réserves adipeuses s'effectue plus efficacement en fin de lactation (EN / EM = 0,60) qu'en période de tarissement (0,40) (INRA, 1988), de sorte que le déficit énergétique de début de lactation peut être partiellement compensé par une efficacité accrue de la reconstitution qui suit (Chilliard *et al.*, 1983). Cette adaptation met probablement en jeu le rôle endocrine du tissu adipeux via la production de leptine qui est libérée proportionnellement à l'adiposité (Delavaud *et al.*, 2002). Ainsi, plus la masse de tissu adipeux est faible et plus l'animal est stimulé à ingérer et à reconstituer ses réserves adipeuses (Chilliard *et al.*, 2004). En outre, la lactation diminue la leptinémie, même lorsque l'animal est en bilan énergétique positif et en bon état corporel, ce qui pourrait favoriser l'efficacité énergétique, quel que soit le stade de lactation (Chilliard *et al.*, 2004). Finalement, au moins à moyen terme, l'impact d'un niveau donné de sous-alimentation va différer selon l'état physiologique de l'animal et selon son état corporel au moment où il subit cette restriction alimentaire.

1.1.3. Elasticité et conduite d'élevage

Du point de vue de la conduite des animaux, la caractérisation de ces réponses au travers de la notion d'élasticité permet d'identifier des niveaux de sous-alimentation susceptibles de ne pas entraîner de fortes répercussions sur la productivité du système. Ainsi, dans le cadre d'un pilotage du bilan nutritionnel des animaux tout au long de leur cycle de production, il convient prioritairement d'identifier les seuils de rupture et d'éviter de les dépasser. Par ailleurs, dans la mesure où nous avons mis en évidence le rôle fondamental joué par les réserves corporelles, il apparaît que le pilotage du bilan nutritionnel sur le court terme doit s'envisager en liaison avec l'état des réserves qui résulte lui, du passé nutritionnel de l'animal. Dans cette perspective, le tissu adipeux qui assure une véritable fonction de stockage d'énergie, joue un rôle central, puisque la leptine qu'il produit est à la fois le reflet du passé nutritionnel (adiposité) et du bilan énergétique instantané (Chilliard *et al.*, 2004). Ainsi, lorsque les réserves sont faibles, une faible leptinémie stimule l'animal à les reconstituer en accroissant son ingestion d'aliment d'une part et en améliorant son efficacité énergétique, d'autre part. Ce rôle constitue un autre élément régulateur de l'efficacité énergétique chez les animaux soumis à des fluctuations d'apports alimentaires.

Si la caractérisation des réponses par le critère d'élasticité permet d'identifier les zones de contraintes alimentaires susceptibles d'avoir des conséquences lourdes sur la production, elle présente toutefois deux limites importantes dès lors que l'on cherche à s'appuyer sur ces capacités adaptatives des animaux comme outil de pilotage d'un système sous contraintes nutritionnelles variables au cours du cycle de production. La première est qu'il s'agit d'une représentation encore assez statique des phénomènes qui ne

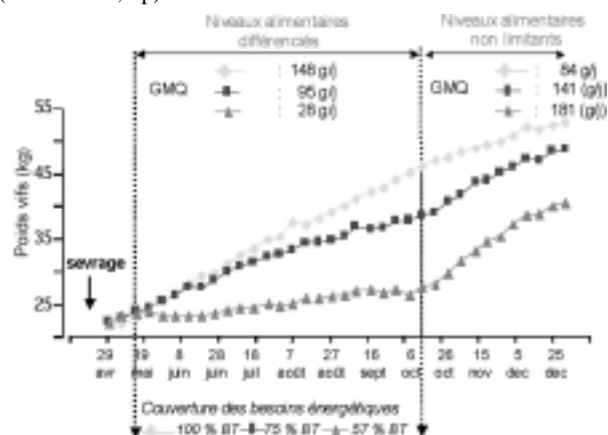
permet pas de prédire l'amplitude des réponses en fonction de la cinétique des profils nutritionnels antérieurs de l'animal. La seconde limite, corollaire de la première, est qu'elle ne donne pas aisément accès à une interprétation des réponses en terme de potentiel adaptatif (réactivité du système), ce qui la rend relativement inopérante lorsque l'on cherche à piloter le système sur le long terme.

1.2. DE L'ÉPARGNE AU REBOND : VERS UN PILOTAGE DYNAMIQUE DU BILAN NUTRITIONNEL

Les stratégies adaptatives de compensation ou de rebond sont observées dans les situations où une période de ré-alimentation succède à une phase de restriction alimentaire plus ou moins durable et sévère. L'exemple le plus classique de réponses de type rebond est celui de la croissance compensatrice que l'on observe lors d'un retour à une alimentation non limitante (pâturage) succédant à une période de restriction alimentaire le plus souvent hivernale. Cet exemple illustre la possibilité d'utiliser les capacités adaptatives des animaux à la sous-nutrition et à la ré-alimentation pour accroître l'autonomie alimentaire en limitant la constitution de stocks ou le recours à l'achat d'aliments (période hivernale en zone de montagne ou de sécheresse estivale en zone méditerranéenne). Les mécanismes impliqués dans la croissance compensatrice ont fait l'objet d'une revue récente (Hoch *et al.*, 2003). Toutefois, le rôle de la leptine mériterait d'être évalué dans ce modèle.

Les travaux réalisés sur la croissance compensatrice indiquent, chez les ovins comme chez les bovins, qu'à même niveau de ré-alimentation, la croissance compensatrice augmente avec la durée de restriction ainsi qu'avec sa sévérité (figure 4). Les points de rupture de cette loi de réponse restent toutefois à préciser dans la mesure où certaines études ont révélé que l'efficacité de la compensation peut diminuer lorsque la restriction est trop sévère (Hoch *et al.*, 2003).

Figure 4 : courbes de croissance et gains de poids (g / j) d'agnelles Mérinos d'Arles (n = 10 agnelles / lot) ayant subi une restriction alimentaire post-sevrage plus ou moins sévère (100 % des besoins totaux (BT), 75 % BT et 57 % BT) pendant une durée de 169 jours, puis une ré-alimentation (100 % BT) durant 60 jours (Blanc *et al.*, np).

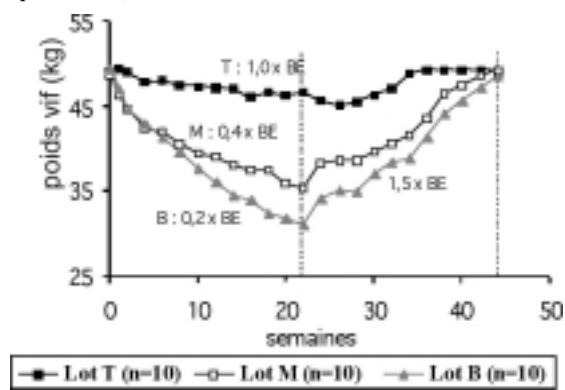


Durant les premières semaines de ré-alimentation, le métabolisme énergétique basal de l'animal reste bas et augmente progressivement lors de l'adaptation au nouveau régime. Hoch *et al.* (com.pers.) ont observé, sur des génisses Salers, que la croissance compensatrice s'explique pour

partie par une augmentation du niveau d'ingestion (+10 % rapporté au poids vif) et pour partie par l'amélioration de l'efficacité alimentaire. Ainsi, à même poids et état final, les génisses ayant eu une croissance discontinue ont consommé 4 510 UFL contre 4 905 UFL pour celles en croissance continue, ce qui correspond à un accroissement de l'efficacité d'utilisation de l'énergie de 8 %. Les adaptations digestives et métaboliques en jeu dans ce phénomène de rebond sont effectives en quelques jours (Hoch *et al.*, 2003), ce qui témoigne de la réactivité de l'organisme à mettre à profit une amélioration de son état nutritionnel.

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

Figure 5 : adaptation à long terme de brebis Barbarine placées en situation de forte sous-alimentation puis de ré-alimentation (Atti et Bocquier, 1999).



Dans le cas de la stratégie dynamique, les apports énergétiques totaux (156 UFL) sont inférieurs de 20 % à ceux de la stratégie stabilisée (188 UFL). En terme de coût alimentaire, l'économie réalisée sur les apports énergétiques, correspond à 1,7 mois de couverture des besoins d'entretien. Elle peut s'interpréter par un accroissement de l'efficacité alimentaire résultant directement des mécanismes de mobilisation et d'épargne mis en œuvre pendant la sous-alimentation chronique (Chilliard *et al.*, 1998, 2000) et de ceux qui ont été mis en évidence ou suggérés dans les périodes de ré-alimentation (Bocquier *et al.*, 1998, Chilliard *et al.*, 2000), tels que la modulation de l'efficacité énergétique *via* la leptine ou les autres hormones adipocytaires secrétées de façon variable selon le niveau d'adiposité (Chilliard *et al.*, 2004). Les processus de reconstitution des tissus musculaires et adipeux lors de la ré-alimentation sont plus ou moins efficaces selon

l'espèce, la race ou l'âge. Ainsi, contrairement à la vache âgée tarie non gravide (Robelin *et al.*, 1990), la brebis Barbarine est capable de reconstituer intégralement la perte de masse musculaire lors de la ré-alimentation (Atti et Bocquier, 1999).

Les trajectoires alimentaires s'appuyant sur des alternances de phases de mobilisation puis de reconstitution des réserves corporelles peuvent donc se révéler plus efficaces et plus économes en aliments que celles générées par une conduite alimentaire stable et non limitante, ceci notamment parce que le "besoin d'entretien" de brebis de même format est plus élevé chez des animaux gras que chez des individus maigres (Chilliard *et al.*, 2000) et que des gaspillages (cycles futiles intracellulaires) sont probables en systèmes alimentaires non limitants. De telles réponses illustrent la possibilité d'accroître l'autonomie alimentaire par le biais de la composante animale du système. Toutefois, dans le cas d'un pilotage de trajectoires dynamiques impliquant des phases de sous-alimentation suivies de périodes de ré-alimentation, il apparaît nécessaire de maîtriser, selon les types d'animaux, l'ampleur et la durée de la sous-nutrition afin de ne pas hypothéquer leurs facultés de rebond (efficacité et rapidité de la reconstitution de la composition corporelle). Une telle maîtrise est d'autant plus importante sur le long terme que, chez certaines catégories d'animaux (vache laitière), l'usage chronique de cycles de sous-alimentation / ré-alimentation peut conduire à une réduction relative de la masse délipidée en raison d'une moindre efficacité du dépôt protéique durant la phase de ré-alimentation (Chilliard *et al.*, 1998).

Concernant les femelles reproductrices, de très nombreux travaux ont été publiés, mais il reste encore à formaliser les lois de réponses multiples à la sous-alimentation / ré-alimentation (évolution du poids, de la composition chimique, des réserves adipeuses, de la production laitière, de l'état sanitaire -cétose, stéatose, immunité-, de la reproduction, de la qualité des produits, de la longévité...) afin de proposer un pilotage efficace du bilan nutritionnel au cours du temps, susceptible de mettre en valeur les potentialités de rebond des animaux en vue d'accroître l'autonomie alimentaire (pilotage de l'état corporel au vêlage, une seule traite par jour...). D'autre part, il convient non seulement d'appréhender les effets de variations du bilan nutritionnel sur la femelle elle-même mais également sur son aptitude à se reproduire.

2. SOUS-NUTRITION ET APTITUDE DES FEMELLES A SE REPRODUIRE

La fonction de reproduction est une composante animale clé de la productivité des systèmes d'élevage. De nombreuses études ont mis en évidence la sensibilité de cette fonction biologique à l'état nutritionnel de la femelle. Les effets de la nutrition sur la capacité reproductrice s'observent à différentes phases de la vie productive de la femelle : dès son jeune âge *via* ses effets sur le moment d'apparition de la puberté, puis chez les femelles adultes par leurs impacts sur les taux de fertilité (et de prolificité) et donc sur les rythmes de reproduction. Plus particulièrement, le rôle du bilan énergétique et de la mobilisation des réserves adipeuses ont clairement été démontrés chez les espèces où la période de reproduction coïncide avec le début de la lactation (revues de Butler, 2003 et de Friggens, 2003).

Les relations entre l'état nutritionnel de la femelle et la fonction de reproduction sont très particulières car les besoins énergétiques pour la reproduction *stricto sensu*, c'est à dire pour l'ovulation et la fécondation, sont pratiquement négligeables. En revanche, l'enclenchement d'une gestation est lourd de conséquences pour la survie de la femelle si les apports nutritionnels et / ou si ses réserves corporelles sont ou deviennent insuffisantes. En effet, ses besoins vont s'accroître considérablement au cours de la gestation et surtout avec le démarrage de la lactation (INRA, 1988). Les régulations de la reproduction par l'état nutritionnel supposent donc, à un moment donné, la mise en œuvre de mécanismes particuliers d'évaluation simultanée du bilan énergétique et de l'état des réserves adipeuses. Une telle évaluation, à des phases clé du processus reproductif, constitue un moyen de remettre en cause l'engagement de la femelle dans une nouvelle gestation.

2.1. IMPACT D'UNE SOUS-ALIMENTATION SUR LA FONCTION DE REPRODUCTION

Chez la vache allaitante, une restriction alimentaire modérée mais prolongée s'accompagne d'une réduction progressive de la croissance du follicule dominant et de sa persistance. Si cette sous-alimentation se prolonge de telle sorte que les pertes de poids vif dépassent 20 % du poids initial, les animaux basculent dans un état d'*anæstrus* nutritionnel (Diskin *et al.*, 2003). Cette réponse présente toutefois une très forte variabilité interindividuelle dont les origines peuvent être multiples (génétique, âge, parité, adiposité). Une sous-alimentation aiguë (40 % des besoins d'entretien satisfaits) et de courte durée s'accompagne, quant à elle, d'une réduction très rapide du taux de croissance et du diamètre maximal des follicules dominants et induit un *anæstrus* chez une forte proportion d'individus dans les 15 jours suivant le début de la restriction alimentaire (Diskin *et al.*, 2003 ; Mackey *et al.*, 2000).

Au-delà des altérations du fonctionnement ovarien, de récents travaux réalisés sur la brebis Mérinos d'Arles ont montré que le comportement sexuel constitue également une voie de régulation de la réponse de la femelle à la sous-nutrition (Debus *et al.*, 2003). L'apparition du comportement d'*æstrus* est une étape nécessaire à la réussite de la reproduction sur laquelle les effets de la restriction alimentaire ont été relativement peu étudiés chez les ruminants. Une restriction alimentaire sévère (40 % des besoins énergétiques couverts) maintenue durant 50 jours sur des brebis nullipares n'induit pas de blocage complet de la reproduction : les profils d'évolution des taux de progestérone des brebis sous-alimentées sont semblables à ceux des brebis témoins (Debus *et al.*, 2003) et toutes conservent un pic pré-ovulatoire de LH (figure 6). En revanche, sur le plan comportemental, la restriction alimentaire retarde le moment d'apparition de l'*æstrus* de 1,5 jour et réduit nettement sa durée par rapport à celle des brebis témoins. Suite à la restriction, une ré-alimentation (100 % des besoins couverts) réalisée sur un cycle permet de retrouver des taux de progestérone normaux et de restaurer des durées d'*æstrus* similaires à celles des animaux témoins (figure 6).

Ces résultats montrent que chez les brebis sous-alimentées, la probabilité de saillie par des béliers est notablement réduite (réduction de la durée de l'*æstrus*) suite à une sous-alimentation sévère alors que les paramètres physiologiques révèlent un maintien du fonctionnement ovarien. Cette subfertilité d'origine comportementale peut être rapidement levée par une réalimentation des animaux.

Une telle réactivité dépend vraisemblablement de l'état nutritionnel des animaux au moment de la réalimentation car,

comme pour la leptinémie dont la réponse à la suralimentation dépend du niveau d'adiposité (Chilliard *et al.*, 2004), il est possible que certains verrous puissent subsister chez les animaux trop maigres. Si l'on ne se situe pas au delà d'un seuil de rupture, la forte réactivité du système est rendue possible par le maintien d'une activité ovarienne sous-jacente et par une régulation comportementale qui ne conduit pas à un blocage complet de l'expression d'*æstrus*.

Cette réactivité, qui permet une restauration rapide et complète de la fonction de reproduction suite à une élévation du niveau alimentaire, est un autre élément à intégrer dans le pilotage d'un système d'élevage autonome.

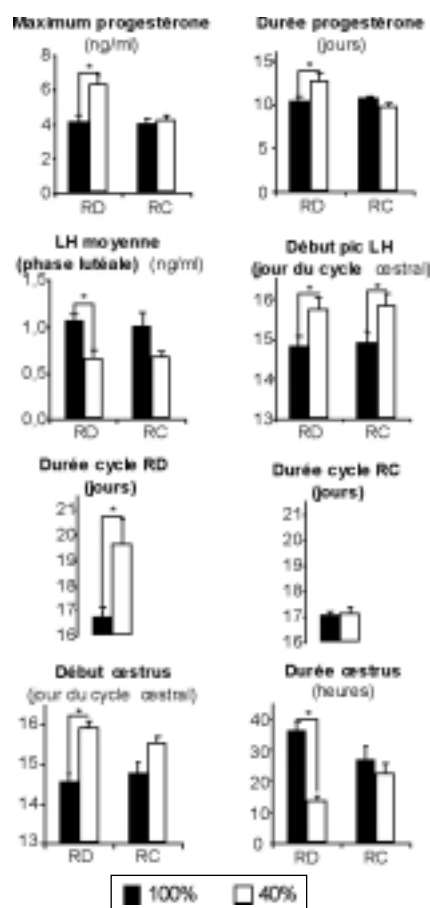
Ce pilotage dynamique de l'alimentation permet, en outre, d'envisager une certaine synchronisation des mises bas ultérieures. Il convient donc de raisonner le positionnement des phases de restriction alimentaire en fonction du rythme de reproduction souhaité et des contraintes propres au cycle reproductif de chaque espèce (durée de la gestation, saisonnalité...).

Figure 6 : effet d'une restriction alimentaire sur la réponse endocrinienne et le comportement sexuel de brebis Mérinos d'Arles nullipares (n = 20) (Debus *et al.*, 2003).

RD : régimes différenciés : 100 % (noir) vs 40 % (blanc) des besoins couverts

RC : régime commun de réalimentation (100 %)

*, P < 0,05



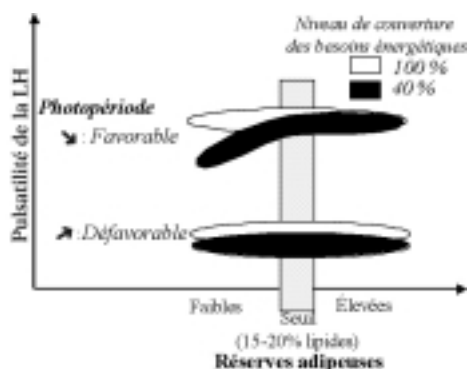
2.2. SPECIFICITES DU CYCLE DE REPRODUCTION : CONSEQUENCES SUR LE PILOTAGE DU BILAN NUTRITIONNEL

C'est principalement pour les espèces à cycle long (bovin), que le rythme de reproduction (annuel) constitue une contrainte forte dès lors que l'on va chercher à piloter le bilan nutritionnel des femelles en provoquant des périodes de sous-

alimentation. En effet, les intervalles entre vêlages recherchés par l'éleveur vont imposer une très courte période de repos après la parturition. Les interactions entre fonction de lactation et fonction de reproduction s'exercent principalement dans les jours qui suivent le vêlage, c'est à dire durant l'*anoestrus post-partum* (Short *et al.*, 1990). En effet, l'accroissement de l'intervalle vêlage - reprise de cyclicité avec une diminution de l'état corporel au vêlage des vaches allaitantes, a été confirmé dans les domaines expérimentaux INRA de Marcenat et de Laqueuille. Ainsi, un point de note d'état en dessous de la moyenne (barème sur 5 points) retarde l'apparition des chaleurs de 10 jours environ chez les multipares et de plus de 20 jours chez les primipares (Petit et Agabriel, 1993). Ces études ont par ailleurs révélé que le niveau des apports alimentaires pendant l'hiver (fin de gestation) influence davantage la durée de l'*anoestrus post-partum* que la fertilité globale des vaches allaitantes, de sorte qu'une restriction alimentaire modérée *pre-partum* ne remet pas en cause l'investissement à long terme de la femelle dans un nouveau cycle de production. En revanche, il s'accompagne d'un délai de réponse qui induit un ralentissement du rythme de reproduction. En conséquence, l'éleveur observera un décalage des mises-bas l'année suivante et la femelle risque une réforme pour cause de non fécondation durant la période de reproduction souhaitée.

Concernant les ovins, la principale contrainte du cycle reproductif réside dans la saisonnalité de la période de reproduction. La réponse de la reproduction à la sous-nutrition diffère selon que l'on se place en saison ou hors saison sexuelle (Chilliard *et al.*, 1998). En saison sexuelle, une forte sous-nutrition (40 % des besoins couverts) n'affecte la pulsativité de LH que chez les brebis les plus maigres, tandis qu'à contre saison, ni le niveau d'alimentation ni celui des réserves adipeuses n'influencent la pulsativité qui reste à un niveau bas (figure 7).

Figure 7 : représentation schématique des principaux facteurs affectant la pulsativité de la LH chez la brebis (Chilliard *et al.*, 1998).



En saison sexuelle, la pratique du *flushing* quelques semaines avant la lutte permet d'éviter les effets rémanents de la sous-nutrition sur les performances de reproduction (taux d'ovulation), à condition toutefois que les brebis ne soient pas trop maigres (Haresign, 1981). La bonne réactivité de la réponse aux effets dynamiques de la nutrition permet, chez cette espèce, d'envisager des pratiques de sous-alimentation favorisant l'autonomie alimentaire de l'exploitation.

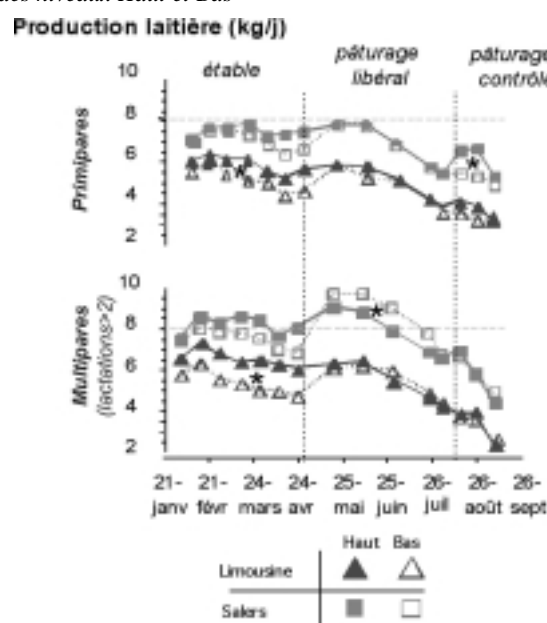
3. RESTRICTION ALIMENTAIRE ET POSSIBLES EFFETS SUR LA LONGEVITE DES FEMELLES REPRODUCTRICES

Dans un système d'élevage à l'équilibre (à effectif constant), le taux de renouvellement des femelles est en rapport direct avec la durée de leur carrière productive au sein du troupeau (longévité). Pour l'éleveur, ce taux doit être optimisé car l'élevage des jeunes femelles destinées au renouvellement représente un coût alimentaire certain. Dès que ces femelles intègrent le groupe des adultes, l'éleveur a intérêt à les conserver aussi longtemps qu'il n'y a pas de dépréciation économique sur la carcasse à la réforme. Ainsi, la productivité des femelles doit être évaluée plus globalement sur l'ensemble de leur carrière. Or, des travaux réalisés en système d'élevage bovin allaitant ont bien montré l'interaction qui existe entre le potentiel adaptatif des vaches placées en situation de sous-alimentation et la durée de leur carrière productive. La comparaison a porté sur les réponses de deux races bovines, la Salers et la Limousine, qui ont été élevées et conduites selon deux modalités alimentaires (Haut vs Bas) depuis leur sevrage jusqu'à leur quatrième lactation (D'Hour *et al.*, 1995). Les différences de niveaux alimentaires entre les lots Haut et les lots Bas se sont opérées de la mi-août jusqu'à fin avril, en jouant tout d'abord sur le chargement au pâturage, puis sur l'alimentation hivernale : les vaches du niveau Haut ont été nourries selon leurs besoins, tandis que le taux de couverture des besoins énergétiques de celles du niveau Bas était de 80 %. Seule une période d'alimentation libérale au pâturage, d'une durée de 3,5 mois était commune chaque année à tous les animaux.

Pendant la période hivernale, la sous-alimentation n'a pas eu d'effet sur la production laitière moyenne des vaches Salers primipares et multipares (-0,5 kg, NS), tandis qu'elle a affecté celle des Limousines (-1 à 1,5 kg de lait, $p < 0,01$) (figure 8).

Figure 8 : évolution, selon la parité, des productions laitières de vaches Salers (■) (n = 141) et Limousines (▲) (n = 127) conduites selon deux modalités alimentaires : Haut (couverture des besoins) vs Bas (80 % des besoins énergétiques couverts en hiver) (D'Hour *et al.*, 1995).

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



Après la mise à l'herbe, la production laitière des vaches des lots Bas rattrape (Limousine), voire dépasse significativement (Salers multipares) celles des vaches mieux alimentées (figure 8). Les différences de profils de réponse entre Salers et Limousine peuvent s'interpréter par

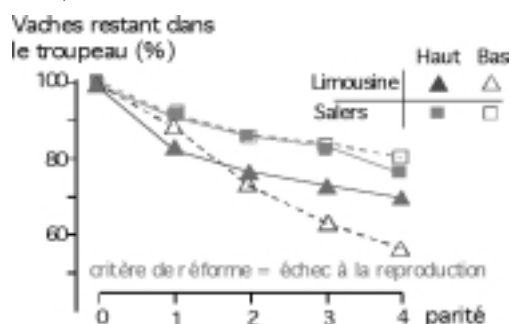
des réserves adipeuses plus importantes (maturité atteinte) et plus facilement mobilisables chez les Salers, ou encore par des différences d'ingestion entre races au pâturage.

Alors que chez les Salers, l'écart de poids vif de 50 kg observé au premier vêlage entre les 2 niveaux alimentaires est maintenu à l'issue de 4 lactations, le même écart initial s'est totalement estompé chez les Limousines (répartition des poids vifs des vaches de réforme homogène entre Salers et Limousines). Ainsi la Salers privilégie la production de lait destinée à la croissance de son veau, puis les nouvelles gestations (investissement maternel), alors que la Limousine continue de croître et stocke des réserves pour son propre compte (survie de l'individu).

Concernant la fonction de reproduction, les vaches Salers sont apparues également moins sensibles à la sous-alimentation. En effet, l'écart de durée d'*anoestrus post-partum* observé entre les animaux du lot Haut et du lot Bas a été plus faible chez les Salers que chez les Limousines (respectivement -7 vs -12 jours pour les multipares et -15 vs -43 jours pour les primipares).

Sur le long terme, après quatre lactations, une différence de capacité d'adaptation entre races se dessine. Ces types d'adaptation différents, adoptés en situation de ressources alimentaires limitantes, se répercutent directement sur le taux de survie des vaches, qui résulte de la politique de réforme basée principalement sur la sortie des femelles vides (échec de la reproduction pour une période déterminée de mise au taureau) (figure 9).

Figure 9 : évolution du taux de survie des vaches Salers (■) et Limousines (▲) conduites selon deux modalités alimentaires : Haut (couverture des besoins) vs Bas (80% des besoins couverts en hiver).



En conséquence, le choix du génotype est un déterminant fondamental de l'aptitude du système d'élevage à développer une autonomie alimentaire basée sur la capacité des animaux à s'adapter à la sous-nutrition.

CONCLUSION

Les réponses des animaux à la sous-alimentation mettent tout d'abord en évidence le rôle fondamental joué par les réserves corporelles dans le ré-équilibrage du bilan énergétique. Elles sont une composante fondamentale permettant d'atténuer les effets d'une restriction alimentaire. Les exemples zootechniques présentés dans cet article, qui sont loin d'être exhaustifs, montrent que la connaissance et l'analyse des lois de réponse des animaux aux modulations des niveaux alimentaires permettent d'étayer une stratégie d'alimentation ayant pour objectif de maximiser l'autonomie alimentaire.

Les arguments en faveur d'une telle stratégie sont que les réponses associées à des cycles de sous-alimentation / réalimentation mettent en évidence l'aptitude de l'organisme à mettre à profit une situation nutritionnelle favorable avec plus d'efficacité lorsqu'elle succède à une restriction alimentaire. Si la perspective d'un tel pilotage est donc envisageable, elle doit nécessairement éviter les niveaux de contrainte susceptibles d'affecter durablement les capacités adaptatives (seuils de

rupture) des animaux à court (état sanitaire...) et long terme (reproduction). Par ailleurs, il apparaît clairement qu'une telle stratégie de recherche d'autonomie alimentaire reposant sur la composante animale s'envisage plus aisément avec certains génotypes (espèces peu saisonnées) et s'appuie sur l'acceptation de l'accroissement de la variabilité des rythmes de reproduction, de l'état sanitaire et de la qualité des produits.

- Atti N., Nefzaoui A., Bocquier F., 1995. Options Méd., 27, 25-33.
- Atti N., Bocquier F., 1999. Ann. Zoot., 48 : 189-198.
- Bauman D.E., Currie W.B., 1980. J. Dairy Sci., 63, 1514-1529.
- Bauman D.E., Vernon R.G., 1993. Annual Rev. Nutr. 13: 347-461.
- Bocquier F., Ferlay A., Chilliard Y., 1998. In K., McCracken, E.F., Unsworth and A.R.G., Wylie (Editors). 14th Symposium on Energy Metabolism of Farm Animals. Newcastle, Northern Ireland, CAB International. 167-173.
- Bocquier F., Caja G., Oregui L. M., Ferret A., Molina E., Barillet F., 2002. Options Méd. 42,37-55.
- Bonnet M., Leroux C., Faulconnier Y., Hocquette J.F., Bocquier F., Martin P., Chilliard Y., 2000. J. Nutr., 130: 749-756.
- Butler W.R., 2003. Livest. Prod. Sci., 83 : 211-218.
- Chilliard Y., Rémond B., Sauvant D., Vermorel M., 1983. Bull. Tech. CRZV INRA Theix, 53, 37-64
- Chilliard Y., 1992. World Rev. Anim. Prod. 27, 19-26.
- Chilliard Y., Doreau M., Bocquier F., 1998. Cah. Nutr. Diét., 33 : 217-224.
- Chilliard Y., 1999. In: J. Martinet, L.M. Houdebine et H.H. Head, Biology of Lactation., INRA Editions, 503-552.
- Chilliard Y., Bocquier F., 2000. In: CAB International . Ruminant Physiology: Digestion, Metabolism, Growth and Reproduction (Ed. P.B. Cronjé), 12, 205-223.
- Chilliard Y., Ferlay A., Faulconnier Y., Bonnet M., Rouel J., Bocquier F., 2000. Proc Nutr Soc , 59: 127-34.
- Chilliard Y., Delavaud C., Bonnet M., 2004. Dom. Anim. Endocr., sous presse.
- Coulon J.B., Rémond B., 1991. Livest. Prod. Sci. 29 : 31-47.
- Cowan R.T., Robinson J.J., McDonald I., Smart R., 1980. J. Agric. Sci., Camb., 95, 497-514.
- Debus N., Blanc F., Bocquier F., 2003. 54th annual meeting of the European Association for Animal Production, Rome.
- Dedieu B., Chabosseau J.M., Benoit M., Laignel G., 1997. INRA Prod. Anim., 10(3) : 207-208.
- Delavaud C., Ferlay A., Faulconnier Y., Bocquier F., Kann G., Chilliard Y., 2002. J. Anim. Sci., 80: 1317-1328.
- Diskin M.G., Mackey D.R., Roche .F., Sreenan J.M., 2003. Anim. Reprod. Sci., 78 : 345-370.
- D'hour P., Petit M., Pradel P., Garel J.P., 1995. Renc. Rech. Rum., 2: 105-108.
- Friggens N.C., 2003. Livest. Prod. Sci. 83. 219-236.
- Grenet N., Dozias D., Billant J., 1996. Renc. Rech. Ruminants, 3 : 227-232.
- Haresign W., 1981. Anim. Prod. 32 : 197-202.
- Hoch T., Begon, C., Cassar-Malek I., Picard B., Savary-Auzeloux I., 2003. INRA Prod. Anim. 16, 49-59.
- INRA, 1988. Alimentations des bovins, ovins et caprins. R. Jarrige Ed. INRA, Paris, 476 p
- Laignel G., Benoit M., 2004. INRA Prod. Anim., 17 : 133-143.
- Mackey D.R., Wylie A.R.G., Sreenan J.M., Roche J.F., Diskin M.G., 2000. J. Anim. Sci., 78 : 429-442.
- Paccard P., Capitain M., Farruggia A., 2003. Renc. Rech. Ruminants, 10, 89-92.
- Petit M., Agabriel J., 1993. INRA, Prod. Anim. 6 : 311-318.
- Robelin J., Agabriel J., Malterre C., Bonnemaire J., 1990. Livest. Prod. Sci., 25, 199-215.
- Sinclair K.D., Agabriel J., 1998. Ann. Zoot. 47, 347-358.
- Short R.E., Bellows R.A., Staigmiller R.B., Berardinelli J.G., Custer E.E., 1990. J. Anim. Sci., 68 : 799-816.
- Veysset P., Lherm M., Bébin D., 2003. Renc. Rech. Ruminants., 10 : 93-96.