

Evaluation quantitative de la robustesse des animaux et du troupeau : quels principes retenir ?

BLANC F. (1,2), OLLION E. (1, 2, 7), PUILLET L. (3,4), DELABY L. (5,6), INGRAND S. (7), TICHIT M. (8,9), FRIGGENS N.C. (3,4)

(1) Clermont Université, VetAgro Sup, UMR 1213 Herbivores, BP 10448, F-63000 Clermont-Ferrand, France

(2) Inra, UMR1213 Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France

(3) Inra, UMR 791 MoSAR, F-75231 Paris, France

(4) AgroParisTech, UMR 791 MoSAR, F-75231 Paris, France

(5) Inra, UMR 1348 Pegase, 35590 St-Gilles, France

(6) Agrocampus-Ouest, UMR 1348 Pegase, 35000 Rennes, France

(7) Inra, UMR 1273 Métafort, F-63122, Saint-Genès-Champanelle, France

(8) Inra, UMR 1048 Sadapt, F- 75231 Paris, France

(9) AgroParisTech, UMR 1048 Sadapt, F- 75231 Paris, France

RESUME – La capacité des élevages de ruminants à faire face aux perturbations de leur environnement est une composante essentielle de leur durabilité. Cette aptitude repose d'une part sur la robustesse des animaux, c'est-à-dire leur capacité à faire face à des perturbations, et d'autre part sur les décisions de conduite de l'éleveur qui orientent et influencent les trajectoires productives des animaux. Si le concept de robustesse a été largement abordé dans la littérature, il reste toutefois peu opérationnel en pratique car sa mesure est complexe et la recherche d'indicateurs quantifiables n'a fait l'objet que de peu de travaux jusqu'à présent. Cette synthèse discute et propose quelques principes importants à considérer afin d'aboutir à une évaluation quantitative de la robustesse à deux niveaux d'organisation : l'animal et le troupeau. Concernant l'animal, nous montrons qu'il est pertinent d'évaluer la robustesse en explorant de façon conjointe différentes composantes de la performance (production laitière, mobilisation des réserves corporelles, fertilité) susceptibles d'être déviées sous l'effet d'une perturbation ou en situation d'environnement contraignant. La relation entre le potentiel génétique et la robustesse est également discutée, en utilisant la notion de compromis entre fonctions. Pour illustrer cet objectif, les perturbations retenues sont surtout de nature alimentaire. Au niveau du troupeau, nous discutons de l'intérêt de faire cohabiter des animaux ayant des types de robustesse différents pour accroître sa capacité à faire face à des perturbations inattendues, de natures et d'amplitudes différentes.

Principles for a quantitative evaluation of robustness at the animal and herd levels

BLANC F. (1,2), OLLION E. (1, 2, 9), PUILLET L. (3,4), DELABY L. (5,6), INGRAND S. (9), TICHIT M. (7,8), FRIGGENS N.C. (3,4)

(1) Clermont Université, VetAgro Sup, UMR 1213 Herbivores, BP 10448, F-63000 Clermont-Ferrand, France

(2) Inra, UMR1213 Herbivores, F-63122 Saint Genès Champanelle, France

SUMMARY - The capacity of ruminant livestock systems to withstand environmental perturbations, i.e. their robustness, is a key component of their sustainability. This capacity at the level of the farm is in large part founded on the adaptive capacity of the animals in the herd, together with the management decisions that affect the performance trajectories and local environment of the animals. A number of studies have explored the concept of robustness. However, the translation of this into operational measures of adaptive capacity remains very limited, in large part because of a lack of good quantitative indicators. Consequently, the aim of this review was to identify promising approaches that will ultimately allow the development of quantitative assessment of robustness at both animal and herd levels, exemplified with respect to nutritional perturbations. At the level of the animal, recent studies in dairy cows have shown that a promising approach lies in combining the temporal patterns of response and recovery to perturbations, across different components of performance (e.g. milk, body reserves, fertility). Another important aspect that is discussed is trade-offs between different life functions, which is central to understanding the link between genetic selection and robustness. These provide important evidence that allows us to discuss the potential benefits of maintaining between-animal diversity in adaptive capacity in the herd, and thereby increasing the robustness of the herd to environmental perturbations.

INTRODUCTION

La robustesse qualifie la capacité d'un système à faire face à des perturbations. Cette capacité est une préoccupation majeure pour les systèmes d'élevage car elle conditionne leur pérennité dans un contexte de production qui va fortement évoluer à l'avenir et être caractérisé par un accroissement de la variabilité environnementale (Åby *et al.*, 2012). Pour les systèmes d'élevage de ruminants herbagers cette préoccupation est d'autant plus forte que :

- ces élevages sont dépendants de ressources alimentaires locales et ont pour spécificité d'être ouverts sur leur environnement extérieur. L'ensemble des éléments qui composent ces systèmes et leurs interrelations sont susceptibles d'être affectés par les perturbations externes.

- ces perturbations d'origines diverses (économique, climatique, politique, sanitaire), sont peu ou pas prévisibles. Elles peuvent se cumuler (aléa de prix souvent simultané à un aléa climatique) et se répéter dans le temps e.g. une même perturbation qui survient alors que le système n'est pas parvenu à se remettre de la précédente.

- les préoccupations actuelles en matière de durabilité des systèmes d'élevage et l'émergence de l'agroécologie nous conduisent à adopter une posture différente de celle dominante dans certains modèles de développement : on ne cherche plus à s'abstraire de l'environnement, on accepte qu'il soit fluctuant et qu'il puisse avoir des effets sur le fonctionnement du système.

Plusieurs travaux ont montré l'importance de la composante décisionnelle (gestion des risques et des aléas par les

éleveurs ;Tichit *et al.*, 2004 ; Mosnier *et al.*, 2009) comme moteur de l'adaptation des systèmes d'élevage. D'autres ont également souligné la nécessité d'avoir une meilleure connaissance des capacités adaptatives intrinsèques des animaux (Blanc *et al.*, 2010) et des troupeaux (Puillet *et al.*, 2010) pour mieux raisonner leur contribution à la robustesse des systèmes d'élevage, notamment en interaction avec les pratiques.

Les concepts associés et/ou dérivés de la notion de robustesse ont été décrits, mais souvent de façon qualitative (cadres conceptuels, Sauvart et Martin, 2010, Ten Napel *et al.*, 2011). A ce jour, ces concepts restent peu opérationnels. Des travaux récents mettent clairement en évidence la nécessité d'aller vers des définitions opérationnelles de la robustesse (Friggens *et al.*, 2010). D'autres soulignent que pour atteindre un tel objectif à l'échelle des systèmes d'élevage, il est nécessaire de dissocier la part de robustesse issue de la composante biologique de celle provenant de la composante décisionnelle (Tichit *et al.*, 2012). Un autre intérêt associé au développement de définitions plus opérationnelles de la robustesse est de pouvoir proposer des indicateurs d'alerte sur le fonctionnement des systèmes permettant d'agir avant que la déviation induite par la perturbation ne devienne irréversible. Il existe ainsi un enjeu fort au développement de mesures quantitatives de la robustesse, notamment aux niveaux de l'animal et du troupeau, tant pour définir les phénotypes intéressants en termes de capacités adaptatives, que pour raisonner la sélection génétique des animaux robustes, ou encore mettre en œuvre des pratiques ciblées selon les capacités productives et adaptatives des animaux (Lee *et al.*, 2009). Cette synthèse a donc pour objectif de discuter quelques principes qui nous paraissent importants à adopter pour mettre en œuvre une évaluation quantitative de la robustesse au niveau de l'animal et du troupeau.

1. JUSTIFICATION DU CADRE DE REFLEXION RETENU

1.1 CHOIX DU MODELE ANIMAL

Dans cette synthèse, la caractérisation de la robustesse sera principalement appliquée aux femelles reproductrices car :

- i) elles sont présentes dans les troupeaux sur un temps long, ce qui en fait un modèle pertinent pour évaluer leur aptitude à acquies, au cours de leur vie, des capacités adaptatives renforcées et/ou diversifiées,
- ii) ce sont elles qui se retrouvent le plus souvent exposées à l'environnement extérieur et à ses possibles perturbations. Les femelles reproductrices doivent être capables de modifier leur fonctionnement pour faire face aux perturbations plus que d'autres types d'animaux pour lesquels le milieu d'élevage a été adapté afin de permettre une expression maximale de leur potentiel (taurillons par exemple).
- iii) Enfin, les femelles reproductrices transmettent une partie de leur génotype aux générations suivantes. Elles participent également à l'apprentissage des jeunes dans les systèmes allaitants et sont donc un support important de la sélection des capacités adaptatives au sein d'un troupeau.

1.2 CHOIX DU MODELE DE PERTURBATION

Le modèle de perturbation privilégié dans cette synthèse concerne les perturbations d'origine nutritionnelle. Ce choix tient compte de l'évolution future des conditions de production qui devrait être marquée par une diminution de la disponibilité des concentrés pour les élevages de ruminants et par un accroissement de l'utilisation des ressources fourragères locales, ce qui rendra ces élevages plus sensibles aux aléas (de prix et climatiques) (Aby *et al.*, 2012). Ce choix intègre également des préoccupations relevant de l'agroécologie qui renvoient notamment au développement de systèmes d'élevage productifs, parcimonieux en intrants et

assurant le renouvellement des ressources naturelles (Dumont *et al.*, 2013). Pour de tels systèmes, les objectifs de production doivent nécessairement être raisonnés en prenant en compte la variabilité des ressources alimentaires et des états nutritionnels des animaux. Enfin, sur le plan du fonctionnement biologique de la femelle reproductrice, la perturbation d'origine nutritionnelle est parmi celle qui a été les plus étudiées. Nous disposons ainsi de connaissances approfondies sur les mécanismes impliqués dans les réponses adaptatives à des variations d'apports nutritionnels (réponses métaboliques, physiologiques, digestives, productives ; Blanc *et al.*, 2006). Cette expertise scientifique nous donne les moyens de raisonner l'évaluation de la robustesse au travers d'une analyse conjointe de plusieurs traits (production, reproduction, dynamique des réserves corporelles) et sur des échelles de temps variées (du cycle de production à l'ensemble de la carrière de la femelle).

2. LES QUESTIONS SOULEVEES PAR LE CONCEPT DE ROBUSTESSE EN ZOOTECHNIE

Il existe une grande diversité de définitions de la robustesse. Certaines définitions sont relativement simples telles que celle proposée par Waddington (1940) (maintien d'une production spécifique à un niveau relativement stable dans des environnements variés) et permettent ainsi de proposer des mesures faciles. D'autres suggèrent que la robustesse d'un système doit être appréhendée de façon plus globale, en prenant en compte conjointement plusieurs traits de production ou encore en caractérisant les processus adaptatifs au regard de leur dynamique (flexibilité, élasticité, résistance) (Blanc *et al.*, 2010 ; Sauvart et Martin, 2010). Toutefois, ces approches ne proposent pas de mesures permettant de quantifier aisément la robustesse. Jusqu'à présent, elles se sont principalement attachées à définir des concepts et des cadres théoriques qui permettent de proposer des représentations des processus adaptatifs et de les qualifier (Knap, 2009 ; Bateson et Gluckman, 2011 ; Ten Napel *et al.*, 2011 ; de Goede *et al.*, 2013). Une approche quantitative de la robustesse est nécessaire pour pouvoir associer cette propriété aux traits de production des animaux (Friggens *et al.*, 2010) et pouvoir raisonner leur sélection dans un environnement changeant (Bodin *et al.*, 2010).

2.1 AU NIVEAU DE L'ANIMAL

Les diverses définitions de la robustesse ont pour point commun de qualifier un système de robuste lorsqu'il est capable de maintenir une fonction biologique dans une variété d'environnements (Strandberg, 2009). Elles incorporent, de façon implicite ou explicite, le fait que la robustesse est une propriété qui émerge à partir de mécanismes sous-jacents, c'est à dire que la robustesse d'un niveau d'organisation donné repose sur des propriétés de flexibilité et de plasticité des niveaux sous-jacents (Zera et Harshman 2001 ; Godfrey *et al.*, 2010 ; Bateson et Gluckman, 2011 ; West-Eberhard, 2003). Il est ainsi indispensable de spécifier le niveau d'organisation auquel on raisonne lorsque l'on souhaite qualifier la robustesse.

Au niveau d'organisation agrégé de l'organisme, un animal robuste est celui qui maintient sa « fitness », c'est à dire son aptitude à transmettre ses gènes à la génération suivante, malgré diverses contraintes imposées par l'environnement (disponibilité des ressources, charge de pathogènes, etc.) (Bodin *et al.*, 2010). Cette définition de la robustesse s'applique autant aux animaux domestiques que sauvages. Pour les animaux sauvages, les fonctions qui contribuent à la fitness sont celles qui affectent la survie de l'individu et le nombre de jeunes nés viables. Pour les animaux domestiques d'élevage, et particulièrement pour les femelles reproductrices, la fonction de reproduction (fertilité, prolificité) contribue de façon majeure à la fitness de l'individu dans la mesure où le premier critère de réforme est le plus souvent

l'échec de la reproduction. Les fonctions de production (lait, nombre de jeunes viables) jouent également un rôle dans la fitness de la femelle puisqu'elles sont intégrées dans les critères de sélection et déterminent aussi la survie et la longévité de l'individu dans le troupeau. En conséquence, en élevage, un animal robuste est un animal qui va aussi être capable de maintenir sa fonction de production dans une grande variété d'environnements (Knap, 2005 ; Mormède *et al.*, 2011).

La robustesse peut également être envisagée à d'autres niveaux d'organisation que l'animal. Il est par exemple fréquent de considérer la robustesse d'un trait de production, comme la production laitière (Kolmodin *et al.*, 2002 ; Bryant *et al.*, 2006), voire même d'une composante du trait de production (matière protéique ou grasse du lait par exemple). A ce niveau d'organisation, la robustesse est appréhendée par le concept de « norme de réaction » qui examine, pour un génotype donné, la relation entre la qualité de l'environnement (gamme de températures par exemple) et le phénotype du trait étudié (production laitière par exemple). Moins la pente de réaction est importante, plus le génotype de l'animal est considéré comme robuste pour le critère considéré (Bodin *et al.*, 2010 ; Bryant *et al.*, 2006).

Evaluer la robustesse du seul point de vue de la production laitière conduit à ignorer les conséquences d'une perturbation de l'environnement sur d'autres fonctions biologiques importantes. Dans un contexte de ressources limitées, le maintien d'une fonction a inévitablement un coût pour les autres fonctions. Ainsi, une définition opérationnelle de la robustesse doit reposer sur la prise en compte des autres fonctions de l'animal qui peuvent être affectées lorsque la fonction de lactation est maintenue. Si un animal a été sélectionné pour maintenir une fonction donnée dans un contexte de ressources limitées, cela signifie qu'un compromis ou trade-off s'est produit. Le concept de trade-off a été largement décrit dans la littérature en écologie évolutive (par exemple Stearns, 1992 ; Roff *et al.*, 2002 ; Roff 2002). Il se réfère à la situation où une augmentation de la fitness, due à un changement dans un trait, est contrebalancée par une diminution de fitness, due à un changement dans un autre trait. Il est utilisé pour décrire la relation fonctionnelle liant deux traits et leur corrélation négative. Pour ce qui est de l'exemple de la production laitière, le compromis privilégiant le maintien de la production laitière en situation de ressources limitantes serait la conséquence d'une sélection ayant favorisé l'allocation des nutriments vers la fonction de la lactation au détriment des autres. Une conséquence induite a été de dégrader la fertilité des femelles. Un tel compromis se traduit par une corrélation génétique négative entre production laitière et fertilité (Royal *et al.*, 2002).

Lorsque l'environnement est limitant, il n'est théoriquement pas possible de sélectionner un trait de production sans que cela n'affecte les priorités d'allocation des ressources disponibles pour les autres fonctions. Ceci suggère qu'il n'est pas possible de sélectionner les animaux pour la production, et dans le même temps pour une robustesse à une diversité de contraintes environnementales. La proximité hiérarchique entre fonctions biologiques favorise leur co-sélection. Le nombre de mécanismes physiologiques communs ou antagonistes sur lesquels s'appuient ces fonctions, leurs liaisons génétiques par exemple, sont des facteurs déterminants pour raisonner une sélection portant sur plusieurs critères de robustesse. Or, à l'heure actuelle, pour les ruminants, nous manquons de connaissances pour raisonner les compromis sous cet angle d'approche.

2.2 AU NIVEAU DU TROUPEAU

Dans le domaine de l'élevage, très peu de travaux abordent la robustesse du troupeau (Viet *et al.*, 2013), le niveau d'organisation privilégié jusqu'alors étant celui de l'animal ou des fonctions biologiques (de Goede *et al.*, 2013). Au niveau du troupeau la robustesse peut tout à fait être abordée de façon simple comme nous l'avons présenté pour le niveau

animal, c'est-à-dire en considérant la capacité du troupeau à maintenir une performance moyenne lorsque l'environnement varie. Cette approche de type 'boîte noire', s'apparente à l'approche « norme de réaction » évoquée précédemment pour le niveau animal. Elle peut être complétée par une analyse de la variabilité observée autour de la réponse moyenne. On ne cherche alors pas à comprendre comment se construit la robustesse mais à décrire la sensibilité d'une performance moyenne à une perturbation. Une autre approche consiste à considérer la robustesse du troupeau comme le résultat de la combinaison des robustesses de chaque individu qui le compose (Ollion *et al.*, 2013 ; Puillet *et al.*, 2013). Dans ce cas, la mesure de la robustesse doit pouvoir rendre compte de la stabilité de la performance du troupeau en situation d'environnement changeant, mais doit aussi permettre de quantifier les variations de cette robustesse en fonction de la composition du troupeau (diversité des types de robustesses individuelles dans le troupeau).

3. QUELS PRINCIPES RETENIR POUR EVALUER LA ROBUSTESSE DE L'ANIMAL?

3.1. CHANGER LE CADRE D'ANALYSE DES PERFORMANCES EN SE PLAÇANT DANS DES ENVIRONNEMENTS LIMITANTS OU PERTURBES

L'environnement dans lequel se raisonne la sélection des animaux domestiques est un élément déterminant dans l'apparition de compromis entre fonctions. Ainsi, il est théoriquement possible d'accroître la production sans effet négatif sur d'autres fonctions biologiques, mais cela suppose que les ressources alimentaires soient non limitantes. Ceci explique pourquoi les vaches laitières ont été sélectionnées pendant longtemps sur le niveau de production laitière sans effet négatif sur les performances de reproduction. Ce n'est plus le cas depuis une trentaine d'années, du fait de notre incapacité à améliorer l'énergie disponible dans l'alimentation des vaches (en lien avec les contraintes du rumen), d'où la corrélation négative apparue subitement entre ces deux traits (Friggens et van der Waaij, 2009). En conséquence, les conditions nécessaires pour pouvoir évaluer la robustesse des animaux (environnement limitant et/ou variable) sont diamétralement opposées aux conditions permettant la mesure du potentiel de production (environnement stable et non limitant). D'un point de vue opérationnel, ceci complique l'évaluation et la sélection pour la robustesse, notamment du fait des effets non additifs liés aux interactions entre génotype et environnement. Notre compréhension de telles interactions est encore incomplète mais sera essentielle pour l'élaboration de futures stratégies de sélection (Amer, 2012).

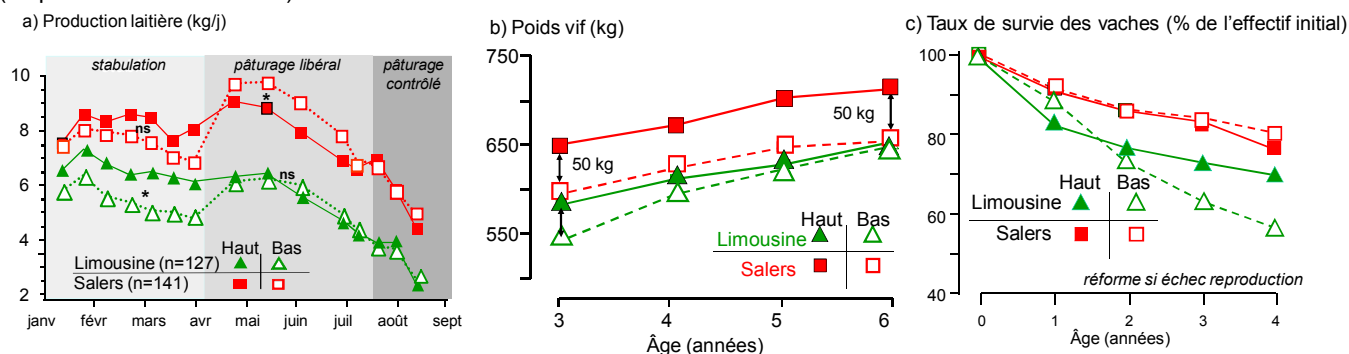
3.2. CONSIDERER QUE LA ROBUSTESSE RESULTE DE COMPROMIS ENTRE FONCTIONS BIOLOGIQUES

Dans un environnement limitant, les compromis entre fonctions s'expriment et sont susceptibles de révéler des différences de traits adaptatifs entre animaux. Une illustration est fournie par les travaux de D'Hour *et al.* (1995) menés sur des vaches de race Salers et Limousine conduites depuis le sevrage jusqu'à leur quatrième lactation, sur deux niveaux d'alimentation contrastés (Haut=besoins couverts vs Bas=80% des besoins couverts). Dans cette expérimentation, les niveaux alimentaires étaient créés chaque année du mois d'août jusqu'au mois d'avril en jouant sur le chargement au pâturage puis sur l'alimentation hivernale. Les vaches des lots Bas ont donc été sous-alimentées durant leur dernier tiers de gestation et les deux premiers mois de lactation. L'analyse des performances sur le long terme révèlent clairement des différences de compromis entre fonctions entre les deux races. Ainsi, en situation d'environnement nutritionnel limitant, les vaches Salers ont maintenu prioritairement leur fonction reproductive (production laitière et fertilité) au détriment de leur développement corporel,

contrairement aux vaches de race Limousine qui ont répondu à la contrainte nutritionnelle par une diminution de leur niveau de production laitière et de leur fertilité, alors qu'elles ont

maintenu leur développement corporel (figure 1a, 1b et 1c, Blanc *et al.*, 2010). Sur le long terme, lorsque la contrainte nutritionnelle est répétée, il ressort que de tels compromis

Figure 1: Evolution a) des productions laitières, b) du poids vif c) du taux de survie, de vaches Salers et Limousines conduites selon 2 niveaux alimentaires : Haut (besoins couverts) vs Bas (80% des besoins couverts) durant 4 années successives (d'après D'Hour *et al.* 1995).



entre fonctions peuvent conditionner la survie des femelles, leur longévité et par conséquent leur fitness. En effet, dans le cas d'une conduite où les décisions de réforme sont prioritairement ciblées sur les femelles vides à l'issue de la période de reproduction, on observe que les vaches Limousine du lot Bas sont les plus affectées et présentent des taux de survie nettement plus faibles que ceux des vaches Salers (figure 1c).

Ainsi, dans les systèmes d'élevage où les ressources alimentaires peuvent être limitantes à certains moments clé du cycle de production, les compromis entre fonctions doivent être appréciés au travers de plusieurs indicateurs (traits de production et de reproduction) afin de caractériser les différences de robustesses entre femelles reproductrices.

3.3. CONSIDERER QUE LES COMPROMIS PEUVENT EVOLUER AU COURS DE LA VIE DE L'ANIMAL

Peu de travaux se sont intéressés à l'évolution temporelle des compromis entre fonctions au cours de la carrière de l'animal. En effet dans la mesure où ils sont orientés par la sélection génétique, les compromis sont principalement évalués entre les générations d'individus, comme l'illustrent les corrélations génétiques négatives observées entre le niveau de production laitière et les traits de fertilité chez la vache laitière haute productrice (Pryce *et al.*, 2004).

Ces compromis ont cependant un niveau d'expression intra-générationnel dans la mesure où l'expression des gènes qui sous-tendent les fonctions biologiques varie avec l'âge et le stade physiologique de l'animal. De récents travaux de modélisation ont incorporé avec succès cette notion d'évolution temporelle des priorités entre fonctions biologiques au cours de la vie d'une femelle reproductrice, en proposant une représentation dynamique de la partition d'énergie entre fonctions de croissance, de gestation, de lactation et d'accumulation des réserves corporelles (Martin et Sauvant, 2010a ; Martin et Sauvant, 2010b). De telles approches de modélisation constituent une réelle opportunité pour explorer le concept de robustesse et proposer à terme, des représentations de l'évolution des compromis entre fonctions sous l'effet de la sélection ou de changement des conditions environnementales. Si l'on admet que l'importance relative des différentes fonctions biologiques varie au cours de la vie de l'animal, il convient alors d'admettre que sa robustesse, qui résulte de ces compromis, varie également. En l'occurrence, des travaux ont montré qu'à certaines périodes de leur vie, comme par exemple avant et après la mise-bas, les femelles sont moins robustes (risque accru de d'apparition de problèmes de santé, Ingvarsen 2006). Représenter et prédire la robustesse à l'échelle de la carrière de la femelle, notamment à l'aide des modèles cités précédemment, nécessiterait de disposer de données quantitatives sur la capacité d'un animal à s'adapter à des perturbations à différents moments de sa carrière. De

nouvelles informations commencent à émerger sur la base de travaux dans lesquels des challenges nutritionnels sont effectués à différents stades de lactation chez la vache laitière (Bjerre-Harpøth *et al.*, 2012) ou la chèvre laitière (Schmidely *et al.*, 2011). Pour les deux espèces, il semble que la réponse de la production laitière à une sous-nutrition de courte durée soit proche d'une proportion constante de la production laitière avant la sous-nutrition, et ce quelque soit le stade de lactation. Si ce résultat se confirme dans une large gamme de perturbations nutritionnelles, il renforcera l'idée selon laquelle une première étape dans l'évaluation de la robustesse des femelles laitières est d'exprimer les réponses des traits de production en proportion du niveau observé avant la perturbation.

Bien que les capacités d'adaptation soient largement déterminées par une composante génétique, l'accumulation d'expériences au cours de la vie de l'animal peut également jouer un rôle. Peu de connaissances sont disponibles sur la façon (mécanismes) dont l'expérience, comme par exemple les expositions cumulées à des perturbations, module les réponses innées de l'animal liées à son âge et à son statut physiologique. Un grand nombre d'exemples montrent en toutefois que les conditions environnementales, notamment nutritionnelles, peuvent changer de façon durable l'expression des gènes (plasticité phénotypique) et ainsi la trajectoire de vie d'un animal (Gluckman *et al.*, 2007). Cette plasticité contribue de façon importante à la fitness de l'animal et peut se produire de différentes façons : comportements d'apprentissage, adaptation de l'efficacité métabolique, changement d'expression des gènes (Bateson et Gluckman, 2011). Si nous voulons quantifier un niveau de robustesse pour les animaux et être capables de le prédire pour différentes combinaisons de génotypes et d'environnements passés et à venir, il est nécessaire d'améliorer notre compréhension des effets différés de l'environnement nutritionnel passé. Ceci est d'autant plus important pour des animaux confrontés à des environnements variables et pour lesquels nous pouvons attendre des effets cumulatifs des variations nutritionnelles. En lien avec ces expositions cumulatives, la notion d'acclimatation est utilisée pour décrire par exemple l'augmentation de la réponse immunitaire à un pathogène auquel l'animal aurait déjà été exposé. Ces processus permettent à l'animal d'augmenter sa capacité d'adaptation et donc sa robustesse. Mais ils sont toutefois complexes car d'autres situations révèlent au contraire une perte progressive de robustesse, pouvant avoir des conséquences sur la longévité des animaux, suite à une sollicitation répétée des mécanismes d'adaptation (Kirkwood *et al.*, 2000). Les notions d'acclimatation et de perte de capacité d'adaptation ne sont pas mutuellement exclusives mais expliquent l'évolution de la robustesse au cours de la vie de l'animal. Finalement, il existe de bons arguments pour considérer que

le temps lui-même est une ressource qui offre à l'animal un degré de liberté supplémentaire pour ajuster les compromis entre fonctions dans des environnements limitants ou perturbés. En biologie évolutive, plusieurs exemples montrent comment un environnement donné et/ou les pressions de sélection affectent de façon héréditaire l'évolution temporelle des priorités entre fonctions (Stearns *et al.*, 1998). Chez la vache laitière, la durée de l'anoestrus post-partum est à la fois héréditaire et positivement corrélée avec le niveau de production (Royal *et al.*, 2000), ce qui suggère que la sélection a changé le profil temporel des priorités relatives entre fonctions (la priorité pour la fonction de reproduction est maintenue mais avec un délai). Il existe également des exemples très clairs de situations où de très fortes pressions de sélection exercées à un stade particulier ont altéré le profil de priorités relatives avec des conséquences importantes pour la longévité (Nagai *et al.*, 1980 ; Luxford *et al.*, 1990). Ces observations ne sont pas surprenantes si l'on admet que l'adaptation a un coût. Ce coût peut être vu comme « une prime d'assurance » pour se prémunir contre de futurs risques. Ainsi, le maintien des réserves corporelles peut être considéré comme une sorte de « prime d'assurance » contre les risques nutritionnels. En conséquence, lorsque le risque est important, la robustesse d'un animal peut être appréciée par son aptitude à avoir une bonne assurance, c'est-à-dire à constituer un stock important de réserves. Pour la femelle reproductrice, la période de mise-bas est associée à un risque élevé. A ce moment du cycle de production, la femelle a réalisé un investissement important durant la gestation pour produire le(s) jeune(s) et celui-ci pourrait être gaspillé en cas de mortalité des jeunes. Il n'est donc pas surprenant qu'une stratégie commune des femelles reproductrices soit d'accumuler des réserves corporelles en amont de cette période à risque. On comprend par ailleurs que les femelles soient sensibles à des signaux reflétant la disponibilité des ressources dans l'environnement et reportent leur investissement dans une nouvelle gestation si l'environnement est défavorable. Ceci constitue une réponse adaptative temporelle permettant le report de leur investissement dans de futurs cycles de reproduction (Friggens, 2003 ; Blanc *et al.*, 2010).

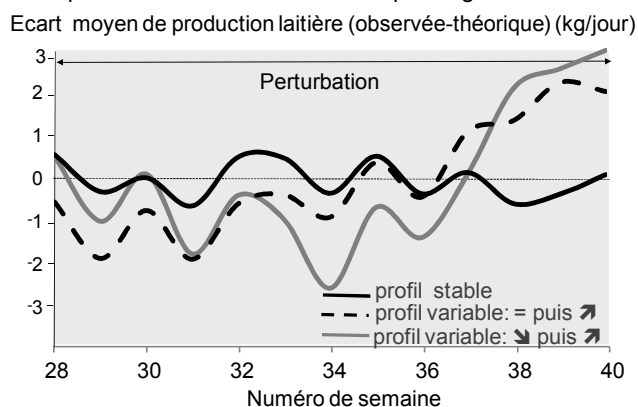
Le développement des capacités adaptatives d'un animal dépend du risque auquel il peut être exposé. Des évolutions de compromis différentes ont ainsi pu être sélectionnées dans différents types d'environnement. Il existe en effet une diversité de mécanismes, comme ceux liés à la saisonnalité de la reproduction chez certaines espèces, qui sont sensibles à des facteurs environnementaux et permettent d'anticiper des changements temporels de l'environnement (variation saisonnière de la disponibilité de la ressource alimentaire).

3.4. INVESTIR DANS L'ACQUISITION DE DONNEES REPETEES ET DEVELOPPER DES METHODES POUR TYPER LES PROFILS ADAPTATIFS

La robustesse étant la capacité à faire face à une perturbation, son évaluation doit pouvoir rendre compte de l'importance et de la durée de la déviation qu'elle génère sur un trait de performance, mais aussi de la trajectoire suivie par ce trait pour récupérer suite à l'arrêt de la perturbation (capacité à revenir ou non à l'état / au niveau avant la perturbation) (Blanc *et al.*, 2010). L'évaluation de la robustesse doit donc s'analyser en intégrant une dimension temporelle. Pour les femelles traitées, la production laitière est un trait simple à mesurer et à modéliser pour des situations où l'environnement est non limitant et peu perturbé. Cet indicateur présente aussi l'intérêt d'être sensible et réactif à des variations du niveau des apports nutritionnels (Coulon, *et al.*, 1995). Des déviations de production laitière par rapport à un modèle de courbe de lactation (courbe de lissage, modèle empirique...) peuvent servir à quantifier différents types de robustesse en situation de perturbation (Codréa *et al.*, 2011 ; Ollion *et al.*, 2013). La figure 2 décrit ainsi trois types de réponse de production laitière à une perturbation subie (non

contrôlée). Ces types de profils ont été obtenus à partir de données du troupeau de vaches laitières du domaine expérimental Inra du Pin au Haras (Delaby *et al.*, 2009). Ils ont été identifiés par une analyse en composantes principales basée sur les écarts de productions laitières obtenus chaque semaine entre la valeur de production laitière mesurée et une valeur prédite par un modèle de courbe de lactation (situation considérée comme non perturbée).

Figure 2 : Exemples de types de profils adaptatifs de production laitière identifiés lors d'une perturbation. Les types ont été définis à partir de l'évolution temporelle de l'écart entre la production laitière observée et une production laitière théorique (calculée à partir du modèle de Wood, 1967). Données provenant du domaine expérimental Inra du Pin au Haras pour des vaches conduites en pâturage tournant.



Différents profils de réponses adaptatives à une même perturbation peuvent donc être décrits à partir d'un seul trait lorsque celui-ci est réactif et sensible au type de perturbation subie. Toutefois, ne s'intéresser qu'au seul profil de dynamique de production laitière est insuffisant pour caractériser des différences de robustesse entre femelles reproductrices en raison des compromis entre fonctions qui ont été décrits précédemment. Le défi à relever en matière d'évaluation de la robustesse, repose donc sur le développement de méthodes capables de typer les robustesses en intégrant plusieurs co-dynamiques de traits (production laitière et état corporel par exemple) mais aussi des variables discontinues telles que celles qui permettent de quantifier la performance de reproduction (intervalles mise-bas-reprise de cyclicité post-partum, intervalle entre mise bas...) (Ollion *et al.*, 2013).

A l'heure actuelle, notre compréhension des mécanismes impliqués dans la construction de telles trajectoires incluant des évolutions de compromis entre fonctions n'est pas suffisante pour segmenter et adapter la gestion des animaux en fonction des variations temporelles de leur robustesse, ni pour gérer au mieux les périodes les plus sensibles susceptibles d'affecter leur développement et leur longévité.

Le recueil de données répétées permis par l'émergence de l'élevage de précision ouvre de nouvelles opportunités pour mieux comprendre les dynamiques de la robustesse et les caractériser à très court terme (amplitude de réponse, vitesse de récupération) (Codréa *et al.*, 2011). De plus, l'utilisation de méthodes d'analyse multi-variées sur ces données fournit de l'information jusqu'alors inaccessible, au moins dans les conditions de terrain comme les profils temporels de bilan énergétique (Højsgaard et Friggens, 2010 ; Thorup *et al.*, 2013). Il existe donc de nouvelles opportunités pour caractériser la robustesse en incluant une dimension dynamique (trajectoires adaptatives).

En conclusion, au niveau de l'animal, l'évaluation de la robustesse nécessite d'avoir une connaissance préalable des compromis entre fonctions et de pouvoir mettre en œuvre des méthodes d'évaluation multidimensionnelle capables d'explorer de façon conjointe les déviations respectives de plusieurs performances en réponse à une perturbation. De telles orientations sont nécessaires pour pouvoir 'typer' les

robustesses et orienter les stratégies de sélection des animaux.

4. QUELS PRINCIPES RETENIR POUR EVALUER LA ROBUSTESSE DU TROUPEAU?

4.1. PRENDRE EN COMPTE LA DIVERSITE DES ANIMAUX QUI LE COMPOSENT

La définition du troupeau que nous retenons pour cette synthèse est un groupe de femelles reproductrices soumises aux règles de conduite d'un éleveur. Ces femelles peuvent différer du point de vue de leurs caractéristiques propres, (potentiel de production, âge, stade physiologique mais aussi types de robustesse). Nous considérons également qu'à ce niveau d'organisation, une perturbation est une modification de l'environnement qui va s'appliquer à un moment donné (temps calendaire) sur l'ensemble des individus du troupeau. Nos hypothèses sont que tous les individus n'auront pas la même réaction à la perturbation, et que la robustesse du troupeau résulte de la combinaison des robustesses individuelles et de la conduite de l'éleveur.

Considérée au niveau du troupeau, la robustesse est une propriété d'intérêt pour les éleveurs puisqu'elle confère aux systèmes d'élevage des capacités à se pérenniser malgré des modifications du milieu et des situations contraignantes (Sauvant et Martin, 2010). Néanmoins, caractériser la robustesse du troupeau nécessite de se positionner clairement en terme de niveau d'organisation. En effet, il est possible d'appréhender la robustesse d'un troupeau de manière empirique sans se préoccuper des niveaux sous-jacents (animaux, fonctions biologiques) en retenant des traits qui pourront être directement appréciés au niveau du troupeau, tels que les indicateurs de performances reproductives des troupeaux laitiers proposés par Seegers *et al.* (2003). Si une telle approche permet de décrire des écarts de réponses moyens entre troupeaux, elle ne permet toutefois pas d'apprécier facilement la part respective des différentes composantes du système d'élevage dans la construction de ces écarts : quelle part affecter au milieu d'élevage ? Quelle part associer aux choix de conduite de l'éleveur ? Quelle contribution propre du troupeau et des animaux qui le composent ?

En conséquence, nous défendons l'idée que pour le niveau troupeau, la robustesse doit être raisonnée et évaluée en prenant explicitement en compte le niveau sous-jacent, c'est-à-dire les animaux qui le composent. Une telle approche considère ainsi que la diversité des réponses productives et des réponses adaptatives individuelles est un objet que peut piloter l'éleveur pour optimiser la conduite du troupeau lorsqu'il est soumis à un environnement instable. Ainsi, Santucci *et al.* (1994) ont montré que dans les élevages caprins corses qui valorisent des ressources alimentaires variables (maquis et estives), un nombre régulier de mises bas annuelles peut être obtenu avec des chèvres ayant des rythmes reproductifs différents. Ainsi, des chèvres « régulières » vs « circulantes » sont identifiées sur la base de leur aptitude à réinvestir précocement ou tardivement dans un nouveau cycle de reproduction compte tenu d'un environnement nutritionnel variable. Dans cet exemple, la stabilité de performance au niveau du troupeau (robustesse) repose sur l'existence d'une diversité de types adaptatifs au niveau sous-jacent. L'éleveur peut tirer parti d'une telle diversité de robustesses au sein de son troupeau soit pour privilégier la stabilité d'une performance de troupeau au cours du temps (Cournot et Dedieu, 2004), soit pour cibler des pratiques (complémentation par exemple) sur certains types d'animaux au sein du troupeau, i.e. ceux susceptibles de fournir le meilleur rapport coût/bénéfice (Lee *et al.*, 2009).

Raisonnement la robustesse au niveau du troupeau nécessite de construire des indicateurs articulant le niveau animal à celui du troupeau et capables de rendre compte des leviers de robustesse permis par la diversité des capacités productives

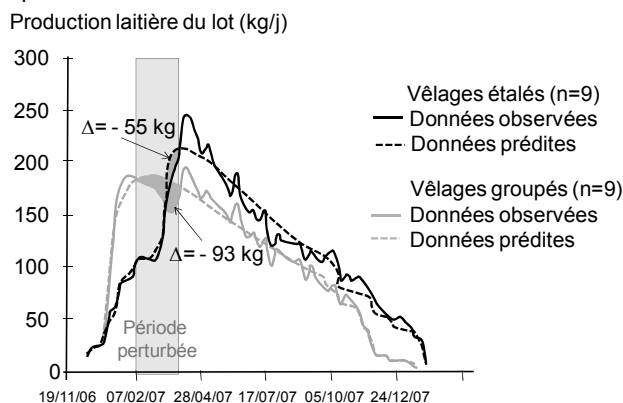
et adaptatives des individus. Cette approche est d'autant plus intéressante, que cette diversité peut être pilotée par l'éleveur (choix de la race, critères de sélection, conduite de la reproduction, pratiques d'allotement et d'alimentation) et offrir ainsi des leviers d'adaptation importants à l'échelle du système d'élevage.

4.2. CONSIDERER QUE LE CHANGEMENT DE NIVEAU D'ORGANISATION CONFERE DE NOUVEAUX LEVIERS DE ROBUSTESSE

Par rapport au niveau de l'animal, le niveau du troupeau génère de nouveaux 'leviers' de robustesse qui s'appuient sur la variabilité biologique individuelle des animaux. Cette variabilité est une diversité qui s'exprime au cours du temps en termes de stades physiologiques et de types adaptatifs. En conséquence, l'évaluation de la robustesse au niveau troupeau n'est pas triviale, même dans le cas simple où l'on considère le changement de niveau entre l'animal et le troupeau au travers d'une simple additivité des robustesses individuelles.

La première source de variabilité de réponse à prendre en compte est celle associée aux différences de stades physiologiques entre les animaux. Pottier *et al.*, (2007) ont ainsi montré l'intérêt de jouer sur la répartition des mises bas pour faire face à des pénuries fourragères estivales. Pour les femelles reproductrices, les différences de stade physiologique résultent essentiellement de choix opérés par l'éleveur en matière de conduite de la reproduction (dates de mise à la reproduction, durée de la période de reproduction) mais aussi des propres capacités des femelles à enchaîner des cycles de reproduction plus ou moins rapidement, notamment dans un environnement perturbé.

Figure 3 : Productions laitières théoriques (prédites à partir du modèle de Wood (1967) et observées de troupeaux de vaches (n=9) ayant des vêlages groupés (du 01/01 au 15/01) ou étalés (du 11/12 au 19/03). Données issues du domaine expérimental Inra du Pin au Haras.



Ainsi, la variabilité individuelle au sein du troupeau peut créer une dilution de l'effet d'une perturbation, simplement par le fait que les animaux ne sont pas tous au même stade physiologique. Dans ce sens, la figure 3 représente la production laitière cumulée de 18 vaches conduites de façon identique et ayant été séparées en deux groupes de neuf individus sur la base de leur stade physiologique (vêlages groupés vs vêlages étalés). Pour visualiser l'effet de la période perturbée sur la production laitière du troupeau, il suffit de comparer la courbe modélisée considérée comme non perturbée, avec la courbe des données observées durant la période de perturbation. Il en résulte une baisse de production laitière du troupeau plus faible dans le cas où les individus ont des stades physiologiques différents. La diversité des stades physiologiques a ainsi permis d'atténuer l'effet de la perturbation au niveau du troupeau. En conséquence, l'évaluation de la robustesse du troupeau doit être réfléchie de façon à pouvoir pondérer les déviations de trajectoires individuelles en fonction du stade physiologique des individus.

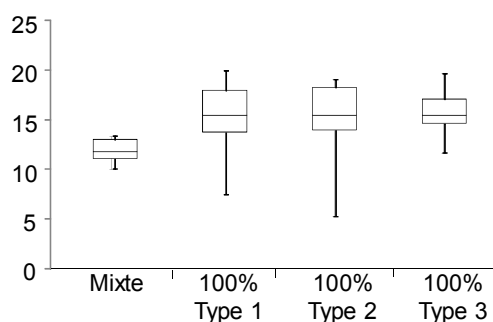
Tableau 1. Description de trois types de robustesse théorique de vaches laitières basés sur leur niveau de production laitière annuelle selon trois types de perturbation exogène.

Type de robustesse	Production laitière annuelle d'une vache (kg/an)			
	Type de séquence de perturbations			
	Aucune	Alimentaire	Thermique	Sanitaire
Type 1 : robuste aux perturbations alimentaires	8000	8000	5000	5000
Type 2 : robuste aux perturbations thermiques	8000	5000	8000	5000
Type 3 : robuste aux perturbations sanitaires	8000	5000	5000	8000

Le troupeau est aussi un niveau d'organisation où s'appréhende la variabilité biologique des animaux, notamment en termes de profils adaptatifs. Les réponses des animaux à une perturbation de l'environnement vont être variables tant du point de vue des traits qui vont varier que de l'amplitude de réponse de chacun de ces traits. Le troupeau est ainsi composé d'animaux ayant des robustesses diversifiées. Cette diversité permet d'accroître la robustesse du troupeau en élargissant la gamme des perturbations dans laquelle le troupeau peut maintenir son fonctionnement et son niveau de production stable. Pour illustrer cette propriété du niveau troupeau, trois types adaptatifs théoriques de vaches laitières, présentés dans le tableau 1, ont été utilisés pour simuler 4 troupeaux ayant des compositions contrastées de types de robustesse (100% de vaches de type 1, 100% de vaches de type 2, 100% de vaches de type 3 et mixité avec 1/3 de chaque type). La production laitière globale des troupeaux a été simulée sur 50 ans et pour 40 répétitions aléatoires de séquences de perturbation (1 perturbation tous les 3 ans). En moyenne, sur l'ensemble des simulations, la production laitière annuelle des vaches diffère peu entre troupeaux (Mixte : 7488 kg / vache / an, Type 1 : 7508 ; Type 2 : 7493, Type 3 : 7464). Cependant, les troupeaux homogènes (1 seul type de robustesse) présentent un coefficient de variation de la production laitière plus élevé (15 vs 12%) et plus variable que celui obtenu pour le troupeau mixte (figure 4).

Figure 4 : Variabilité de la production laitière annuelle de 4 types de troupeaux soumis à 40 répétitions d'aléas (alimentaires / thermiques / sanitaires) sur 50 ans : Mixte = troupeau de 100 vaches de type 1 + 100 vaches de type 2 + 100 vaches de type 3 ; Type 1 = 300 vaches de type 1 ; Type 2 = 300 vaches de type 2 ; Type 3 = 300 vaches de type 3 (les types sont définis dans le tableau 1).

Variabilité intra troupeau (coefficients de variation en %) des productions laitières annuelles prédites



La présence de différents types adaptatifs dans le troupeau mixte permet de mieux tamponner les variations de production dans un environnement avec des perturbations variées. S'il n'y avait qu'un type de perturbation, le troupeau homogène avec le type de vaches adaptées aurait été le plus robuste. En revanche avec une gamme de perturbations variées, la diversité des types adaptatifs est une source de robustesse. Cet exemple théorique est largement validé par des données empiriques dans les troupeaux multi-espèces en zone aride où il a été montré un effet d'assurance temporelle permis par la combinaison d'espèces d'herbivores. Cet effet résulte de compensations entre espèces liées aux différences de réponses à l'environnement et à l'asynchronie de ces réponses (Tichit *et al.*, 2004). L'exemple théorique présenté ci-dessus souligne aussi

l'importance d'appréhender la robustesse en lien avec les perturbations auxquelles le troupeau peut être exposé. En effet, la robustesse peut se caractériser par une grande aptitude à supporter un type de perturbation mais elle peut également s'exprimer par une aptitude moyenne à supporter une variété de types de perturbation.

Dans la mesure où l'éleveur maîtrise une part de la diversité des types de robustesse et des stades physiologiques au sein de son troupeau, il apparaît évident qu'il dispose de leviers pour raisonner et construire la robustesse de son système d'élevage compte tenu de la diversité des perturbations auxquelles le système peut être exposé et de leur probabilité. Il peut ainsi adapter ses pratiques en jouant sur la diversité des individus qui composent le troupeau, ainsi que sur les rythmes de reproduction des femelles afin d'en améliorer la robustesse. Il a ainsi été démontré que le ralentissement de la reproduction de femelles de ruminants conduit à une moindre sollicitation biologique des femelles au profit d'une meilleure survie en cas de perturbation (Tichit *et al.*, 2004). A l'inverse, en élevage laitier intensif, « l'impasse » sur la fonction de reproduction pour les femelles en lactation longue (Douhard *et al.*, in press) peut être envisagée comme un levier du compromis entre production et reproduction.

Enfin, dans le cadre d'une évaluation de la robustesse au niveau du troupeau, il nous semble pertinent de développer des travaux visant à tester si des traits de robustesse particuliers peuvent émerger des interactions au sein d'un collectif d'individus. Autrement dit, existe-t-il des situations où la robustesse du troupeau est plus que la somme des robustesses individuelles ? De telles propositions se défendent si l'on se réfère aux travaux de Lécivain *et al.* (1996) qui montrent que de jeunes agnelles apprennent à valoriser plus rapidement des couverts hétérogènes lorsqu'elles sont conduites avec des brebis adultes qui ont déjà expérimenté ce type d'environnement varié et variable.

Au niveau du troupeau, un enjeu majeur est donc de pouvoir évaluer si et comment la composition du troupeau permet de répondre aux objectifs de robustesse souhaités par l'éleveur. Il nous semble que de telles investigations ne pourront être menées que par simulations, à l'aide de modèles troupeau incluant une représentation des compromis entre fonctions à l'échelle de l'animal et de leur évolution au cours du temps.

CONCLUSION

La robustesse est une propriété des animaux et des troupeaux qui rend compte de leur capacité à faire face aux perturbations de leur environnement. Sa mesure et son évaluation posent de nouvelles questions à la zootechnie car l'enjeu n'est plus de prédire les performances des animaux dans un environnement jugé non limitant mais bien d'apprécier la variabilité des réponses en situation de perturbation. Une évaluation opérationnelle de la robustesse reste à construire tant au niveau de l'animal qu'à celui du troupeau afin de répondre aux enjeux clairement identifiés actuellement, de sélection animale et d'adaptation des troupeaux et des systèmes à un environnement changeant. Il ressort de notre analyse que les méthodes d'évaluation de la robustesse à mettre en œuvre doivent 1) reposer sur l'identification des traits qui vont être sensibles au type de perturbation auquel on s'intéresse 2) être multi-traits afin d'intégrer les compromis entre traits, 3) proposer une modélisation des effets de l'âge et du stade physiologique sur les traits retenus afin d'ajuster les mesures phénotypiques

pour ces facteurs et faire émerger la 'vraie' robustesse, 4) prendre explicitement en compte les gains de robustesse permis par les changements de niveau d'organisation, Une évaluation de la robustesse réalisée dans le but de la piloter, s'appuie nécessairement sur des dispositifs couplant expérimentation de long terme et modélisation. Les expérimentations de long terme sont des plateformes idéales pour étudier la dynamique des réponses animales et leur variabilité en milieu plus ou moins contrôlé ou en situation de challenges appliqués sur des temps longs. Elles sont un support précieux pour la production de données qui permettront d'évaluer, *in vivo* et sur des temps longs, la robustesse d'animaux divers (âge, stade physiologique, génotype), conduits dans des milieux divers (comparaison de systèmes). De telles expérimentations de long terme doivent être encouragées et soutenues, tout comme le développement d'outils de phénotypage (monitoring) et de méthodes d'analyse de données multidimensionnelles s'appliquant à des dynamiques conjointes de traits. De telles bases scientifiques permettront de calibrer les lois de réponses pluriannuelles et multi-traits qui alimenteront les modèles de prédiction des types de robustesses résultant de l'interaction entre animaux, troupeau et pratiques d'élevage.

Åby, B.A., Aass, L., Sehested, E., Vangen, O. 2012. *Livest. Sci.*, 150, 80-93

Amer, P.R. 2012. *Animal*, 6, 551-556

Bateson, P., Gluckman, P. 2011. *Plasticity, robustness, development and evolution.* Cambridge University Press, Cambridge, UK. 156p.

Bjerre-Harpøth, V., Friggens, N.C., Thorup, V.M., Larsen, T., Ingvarsen, K.L., Moyes, K.M. 2012. *J. Dairy Sci.*, 95, 2362-3380

Blanc F., Bocquier F., Agabriel J., D'Hour P., Chilliard Y. 2006. *Anim. Res.*, 55, 489-510.

Blanc, F., Dumont, B., Brunschwig, G., Bocquier, F., Agabriel J. 2010. *INRA Prod. Anim.*, 23, 65-80

Bodin, L., Bolet, G., Garcia, M., Garreau, H., Larzul, C., David, I. 2010. *INRA Prod. Anim.* 23,11-22

Bryant, J.R., Lopez-Villalobos, N., Pryce, J.E., Holmes, C.W., Johnson, D.L. 2006. *New Zealand J. Agric. Res.* 49, 371-381

Codr ea, M.C., Højsgaard, S., Friggens, N.C. 2011. *J. Anim. Sci.*, 89, 3089-3098

Coulon, J.B., P rochon, L., Lescourret, F. 1995. *Ann. Zootech.*, 44, 189-199

Cournut, S., Dedieu B. 2004. *Anim. Res.* 53, 383-403

De Goede, D.M., Gremmen, B., Blom-Zandstra, M. 2013. *NJAS-Wageningen J. Life Sci.*, 64-65, 1-7

Delaby, L., Faverdin, P., Michel, G., Disenhaus, C., Peyraud, J.L. 2009. *Animal*, 3, 891-905

D'Hour, P., Petit, M., Pradel, P., Garel, J.P. 1995. *Renc. Rech. Rum.*, 2, 105-108

Dumont, B., Fortun-Lamothe, L., Jouven, M., Thomas, M., Tichit, M. 2013. *Animal*, 7,1028-1043

Douhard, F., Friggens, N.C., Tessier, J., Martin, O., Tichit, M., Sauvant, D. in press. *J. Dairy Sci.*

Friggens, N.C. 2003. *Livest. Prod. Sci.* 83, 219-226

Friggens, N.C., Van der Waaij, E.H. 2009. In Rauw W.M., *Resource allocation theory applied to farm animal production.* CAB Interna. Pub., UK. 302-320.

Friggens, N.C., Disenhaus, C., Petit, H.V. 2010. *Animal*, 4, 1197-1213

Gluckman, P.D., Lillycrop, K.A., Vickers, M.H., Pleasants, A.B., Phillips, E.S., Beedle, A.S., Burdge, G.C., Hanson, M.H. 2007. *PNAS*, 104, 12796-12800

Godfrey, K.M., Gluckman, P.D., Hanson, M.A. 2010. *Trends. Endocrine. Met.* 21,199-205

Højsgaard, S., Friggens, N.C. 2010. *J. Dairy Sci.*, 93, 582-592

Ingvarsen, K.L. 2006. *Anim. Feed Sci. Tech.*, 126, 175-213

Kirkwood, T.B.L., Kapahi, P., Shanley, D.P. 2000. *J. Anat.*, 197, 587-590

Knap, P.W. 2005. *Anim. Prod. Sci.* 8, 763-773

Knap, P.W. 2009. *Robustness.* In Rauw W.M., *Resource allocation theory applied to farm animal production.* CAB Interna. Pub., UK. 288-301.

Kolmodin, R., Strandberg, E., Madsen, P., Jensen, J., Jorjani, H. 2002. *Acta Agr. Scand. A-An.*, 52, 11-24

L crivain, E., Abreu da Silva, M., Demarquet, F., Lasseur, J. 1996. *Renc. Rech. Ruminants*, 3,249-252

Lee, G.J., Atkins, K.D., Sladek, M.A. 2009. *Anim. Prod. Sci.*, 49, 624-629

Luxford, B.G., Buis, R.C., Beilharz, R.G. 1990. *J. Anim. Breed. Genet.*, 107, 188-195

Martin, O., Sauvant, D. 2010a. *Animal* 4, 2030-2047

Martin, O., Sauvant, D. 2010b. *Animal* 4, 2048-2056

Morm de, P., Foury, A., Terenina, E., Knap, W.P. 2011. *Animal*, 5, 651-657

Mosnier, C., Agabriel, J., Lherm, M., Reynaud, A. 2009. *Agr. Syst.*, 102, 77-88

Nagai, J., Harris, D.L., McAllister, A.J. 1980. *Theor. Appl. Genet.*, 58, 59-69

Ollion, E., Ingrand, S., Espinasse, C., Trommenschlager, J.M., Blanc, F. 2013. In *Book of abstracts, 64th Annual Meeting of the EAAP*, p. 496.

Pottier, E., Delaby, L., Agabriel, J. 2007. *Fourrages*, 191, 267-284

Pryce, J.E., Royal, M.D., Garnsworthy, P.C., Mao, I.L., 2004. *Livest. Prod. Sci.*, 89, 125-135

Puillet L., Martin O., Sauvant D., Tichit M. 2010. *Animal*, 4, 2084-2098

Puillet, L., Martin, O., Tichit, M., R ale, D. 2013. In *Book of abstracts, 64th Annual Meeting of the EAAP*, p. 494

Roff, D.A. 2002. *Life history evolution.* Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, USA. 526 p.

Roff, D.A., Mostow, S., Fairbairn, D.J. 2002. *Evolution* 56, 84-95

Royal, M.D., Darwash, A.O., Flint, A.P.F., Webb, R., Woolliams, J.A., Lamming, G.E. 2000. *Anim. Sci.*, 70, 487-501

Royal, M.D., Pryce, J.E., Woolliams, J.A., Flint, A.P.F. 2002. *J. Dairy Sci.*, 85, 3071-3080

Santucci, P., Calomiti S., Bouche R., Vallerand F. 1994. *Renc. Rech. Ruminants*, 1, 155-160

Sauvant, D., Martin, O. 2010. *INRA Prod. Anima.*, 23,5-10

Schmidely P., Duvaux-Ponter, C., Laporte-Broux, B., Tessier J., Friggens N.C. 2011. In *Book of abstracts, 62nd Annual Meeting of the EAAP*, p. 303

Seegers, H., Malher X., Fouchet M., Quillet, J. 2003. *Renc. Rech. Ruminants* 10,135-138

Stearns, S.C. 1992. *The evolution of life histories.* Oxford University Press, Oxford, USA. 262 p.

Stearns, S.C., Ackermann, M., Doebeli, M. 1998. *Exp. Gerontology*, 33,785-792

Strandberg, E. 2009. In Klop i , M., Reents, R., Philipsson, J., Kuipers, A., *Breeding for robustness in cattle.* Wageningen Academic Publishers, The Netherlands. 17-34.

Ten Napel, J., Van der Veen, A.A., Ossting, S.J., Groot Koerkamp, P.W.G. 2011. *Livest. Sci.*, 139, 150-160

Tichit, M., Hubert, B., Doyen, L., Genin, D. 2004. *Anim. Res.*, 53, 405-417

Tichit, M., Puillet, L., Martin, O., Douhard, F., Friggens, N.C., Sauvant, D. 2012. In *book of abstracts, 63rd Annual Meeting of the EAAP*, p. 338

Thorup, V.M., Højsgaard, S., Weisberg, M.R., Friggens, N.C. 2013. *Animal.*, 1-9

Viet, A.F., Ezanno, P., Petit, E., Devun, J., Vermesse, R., Fourichon, C. 2013. *J. Anim. Sci.*, 91,413-424

Wood, P.D.P. 1967. *Nature*, 216, 164-165

Waddington, C.H. 1940. *J. Genet.*, 41, 75-139

West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental plasticity and evolution,* Oxford University Press, Inc., USA. 797 p.

Zera, A., J., Harshman, L.G. 2001. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32, 95-126