

L'allocation des ressources chez la lapine reproductrice: des stratégies génétiques pour une performance optimale

J.J. PASCUAL, D. SAVIETTO, C. CERVERA, M. BASELGA

Institute for Animal Science and Technology, Universitat Politècnica de València, Camino de Vera, 14. 46022. Valencia. Espagne

Résumé: Cet article examine comment les programmes habituels d'alimentation et de sélection pourraient affecter l'allocation des ressources chez la lapine reproductrice. La condition corporelle des femelles change pendant le cycle de reproduction et tout au long de leur carrière reproductive en fonction de leur type génétique. Des problèmes apparaissent lorsque les animaux sont obligés de s'écarter du niveau qui est approprié pour leur type génétique, les rendant plus sensibles à la maladie, à d'autres facteurs de stress et à un échec éventuel. Chez le lapin, la sélection génétique pour la taille de portée au sevrage a augmenté la prolificité, mais aussi la capacité à obtenir des ressources sans compromettre la survie des femelles. Cela pourrait avoir également augmenté la sensibilité des animaux à leur environnement. Les lapines sélectionnées pour la longévité de leur carrière reproductive ont un soma supérieur, ce qui leur permet de mieux surmonter les défis qu'imposent les systèmes de production, et plus robustes pour surmonter les situations difficiles. Il y a indication d'une amélioration possible de la modulation du système immunitaire chez les animaux robustes.

Abstract: Resource allocation in reproductive rabbit does: genetic strategies for a suitable performance. This article reviews how frequent feeding and selection programmes could be affecting resource allocation in reproductive rabbit does. The body condition of females changes during the reproductive cycle and throughout their reproductive life according to their genetically determined level. The problems appear when the animals are forced to diverge from this appropriate level, increasing susceptibility to disease, other stress factors and eventual failure. Genetic selection in rabbit for litter size at weaning has increased prolificacy, but also the ability to obtain resources without compromising the survival of rabbit females. However, it could have also increased the susceptibility of animals to the environment. Rabbit does selected for reproductive longevity have a greater soma, which enables them to better cope with the possible productive challenges, making them more robust to overcome demanding situations. There seems to be evidence of a possible improvement of immune system modulation in robust animals.

Introduction

La santé du lapin peut être considérée comme l'un des principaux handicaps de l'élevage commercial actuel. La sensibilité du lapin aux maladies est comparable à celle d'autres animaux d'élevage intensif comme les porcs, avec un risque similaire de mortalité en élevage (Lebas, 2000; Rosell et de la Fuente, 2009). Toutefois, l'apparition d'un nouveau défi chez les espèces mineures, tel que l'entéropathie épizootique du lapin (EEL), nécessite généralement que l'on consacre une plus grande part relative de l'effort scientifique pour réduire son impact économique. Par exemple, de nombreux travaux au cours des dernières années ont porté sur une meilleure connaissance de l'influence de la nutrition sur la santé digestive des lapins en période de croissance, et les principaux résultats ont été récemment inclus dans des revues scientifiques reconnues (Gidenne et Garcia, 2006; Carabaño *et al.*, 2008, 2009).

Pour autant, cet effort ne doit pas nous éloigner de l'étude des systèmes d'élevage actuels pour la lapine reproductrice. En effet, ces systèmes pourraient déséquilibrer la répartition des nutriments et avoir un effet sur la santé globale et le bien-être général de tous les animaux de ferme et une possible implication dans

l'incidence de certaines maladies spécifiques. Au cours des deux dernières décennies, nous sommes passés de systèmes de production plus ou moins traditionnels à d'autres plus intensifs qui utilisent des lignées prolifiques modernes et qui ont entraîné une modification des besoins nutritionnels des animaux et donc une adaptation des programmes alimentaires à ces nouvelles exigences (Maertens, 1992). Il est vrai que les besoins nutritionnels du lapereau sevré ont changé à la suite de la sélection sur la vitesse de croissance - entre 0,45 et 1,23 g/jour par génération de sélection (Baselga, 2004) - même si c'est la lapine reproductrice qui a subi les effets de ces améliorations et, de façon encore plus large, les nouveaux systèmes de production.

Les programmes de sélection génétique chez la lapine reproductrice se sont principalement focalisés sur l'amélioration de la taille de la portée, que ce soit à la naissance ou au sevrage. Ces programmes ont entraîné une augmentation réelle du nombre de lapereaux nés vivants, comprise entre 0,05 et 0,13 par génération de sélection (Rochambeau *et al.*, 1994; Gómez *et al.*, 1996). Ce critère de sélection accompagné de la mise en place de l'insémination artificielle (IA) des lapines avec du sperme de mâles

sélectionnés pour leur vitesse de croissance a nettement augmenté les besoins en lait de la portée. Par contre, l'intensification du rythme de reproduction engendre une concurrence entre les glandes mammaires et les fœtus, ce qui nuit généralement à la croissance du fœtus si les besoins ne sont pas correctement satisfaits (Fortun et Lebas, 1994). Les besoins nutritionnels des lapines reproductrices ont par conséquent considérablement augmenté ces dernières années, affectant la répartition des nutriments et compromettant peut-être leur condition corporelle, leur durée de vie et la santé générale de l'élevage.

A cet égard, des travaux ont même suggéré que l'état de santé de la lapine pourrait avoir un effet sur le risque éventuel que les lapereaux souffrent de troubles digestifs pendant leur croissance. Lors d'un test comprenant cinq mille lapereaux issus de cinq cycles de reproduction, Quevedo *et al.* (2003) ont décrit une augmentation de la mortalité pendant la période de croissance et avec le vieillissement de la mère (de 5 à 29%), 22% des femelles étant responsables de 50% de la mortalité observée. En fait, García *et al.* (2005) ont observé un effet significatif de la portée sur le profil microbiotique des lapereaux, avec une fratrie présentant un taux de similarité élevé.

Pour cette raison et au vu du contexte de production actuel, de nouveaux systèmes d'élevage doivent être définis, privilégiant le bien-être des animaux et l'état de santé général de l'élevage. L'évaluation des nouvelles stratégies ne doit pas être réalisée uniquement sur l'effet testé mais prendra en compte les possibles effets collatéraux sur les autres composantes de la production (Pascual, 2004). Une stratégie adéquate pour l'alimentation et la sélection génétique des femelles reproductrices devra donc tenir compte des critères de production à court terme - tels que la taille de portée, la production de lait ou l'intervalle entre mise bas - et de ceux à long terme - tels que la condition corporelle, l'espérance de vie et l'état de santé de la femelle - tout en évaluant les effets possibles sur le développement ultérieur de la portée (la transition au sevrage, la santé gastro-intestinale ...).

La reproduction des animaux (taille de portée, production laitière, fécondité...) tout comme leur survie (santé, bien-être, durée de vie ...) sont couteuses en énergie. Chez les mammifères en particulier, les réserves corporelles sont nécessaires pour une reproduction réussie et pour les besoins d'entretien et donc pour la survie de l'animal (Theilgaard, 2006). Ainsi, l'état corporel des lapines pourrait être un facteur important lorsqu'on étudie l'association entre reproduction et survie, et par conséquent joue un rôle majeur dans la définition de programmes de sélection génétique qui soient appropriés. Le présent travail examine d'abord les particularités de la répartition des nutriments chez la

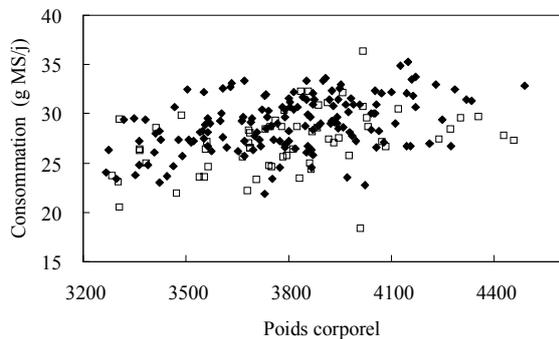
lapine, puis en quoi les programmes de sélection pourraient avoir une incidence dans l'allocation des ressources chez les lapines reproductrices, les conséquences éventuelles qui résultent de ces changements, ainsi que le rôle central de l'état corporel des femelles pour obtenir des performances adéquates en tenant compte de leur niveau génétique, de leur santé et de leur bien-être.

1. La répartition des nutriments chez les lapines reproductrices

Les différentes fonctions métaboliques de la lapine (entretien, croissance, gestation, lactation, santé ...) doivent être couvertes par les ressources disponibles (nourriture ou réserves de l'organisme). Le processus par lequel les nutriments disponibles sont acheminés, en proportions variables, vers ces différentes fonctions, est connu sous le nom de répartition des nutriments (Friggens et Newbold, 2007). La répartition des nutriments change en fonction du stade physiologique et est liée à des changements dans le profil endocrinien (Bauman, 2000), celui-ci contrôlant également l'adiposité corporelle tout au long du cycle de reproduction (Vernon *et al.*, 2001). Elle est aussi liée à l'âge de l'animal, puisque les priorités relatives de la femelle pour couvrir les différentes fonctions vitales changent tout au long de sa vie (Martin et Sauvant, 2010). Ainsi, il est communément admis que l'allocation des ressources selon les fonctions et par conséquent l'état corporel est contrôlé génétiquement.

Bien que la mobilisation des réserves puisse être engendrée par les conditions environnementales (par exemple, lorsque la consommation de nourriture est limitée à cause de conditions de stress liées à la chaleur), de nombreuses preuves montrent que disponibilité en nutriments et mobilisation sont peu liées. En fait, de nombreuses études ont montré que chez les vaches, un apport énergétique supplémentaire sous forme d'alimentation riche en calories n'a pas évité de façon satisfaisante la mobilisation de leurs réserves (Gagliostro et Chilliard, 1991; Andersen *et al.*, 2003), et cela est aussi vrai pour les lapins (Fortun-Lamothe, 1997; Xiccato *et al.*, 1999; Pascual *et al.*, 2000, 2003). Au lieu de cela, lorsque la consommation de nourriture a pu être augmentée, cet apport d'énergie supplémentaire a été fréquemment utilisé pour produire du lait (Xiccato *et al.*, 1995; Parigi-Bini *et al.*, 1996). Par exemple, il est habituel de penser que la lapine primipare a un consommation volontaire d'aliments limité tant que sa croissance n'est pas terminée, ce qui peut entraîner une mobilisation de ses réserves corporelles lors de la lactation (Xiccato, 1996; Pascual *et al.*, 2003; Fortun-Lamothe, 2006). Cependant, il ne semble pas exister de relation significative entre le poids corporel (PC) et la consommation alimentaire quotidienne au cours de la première lactation (Figure 1), car des femelles primipares présentant un écart de poids corporel (PC) de 1 kg ont une consommation alimentaire similaire.

Figure 1. Relation entre la consommation de matière sèche (g MS / j) et le poids corporel (g) chez les lapines primipares (données: □ Pascual *et al.*, 2002 et • Quevedo *et al.*, 2006b).



Si nous acceptons l'existence d'une composante génétique qui conduit à une modification temporaire des réserves corporelles, le bilan énergétique négatif que l'on observe parfois chez les lapines ne doit pas être considéré comme un dysfonctionnement chez l'animal, mais plutôt comme une possible adaptation naturelle conçue pour optimiser les chances de succès de l'évolution (Friggens et Newbold, 2007). Du point de vue de l'évolution, la sélection cunicole s'est concentrée sur la maximisation du nombre de portées viables produites dans une vie. Pour atteindre cet objectif, il faut définir un compromis optimal entre le nombre de gestations et l'investissement postnatal pour la viabilité de la portée (Friggens, 2003), c'est à dire un compromis optimal de l'investissement maternel entre les portées actuelles et les futures.

La lapine est généralement capable d'enclencher une gestation ou pas, en fonction des ressources disponibles, ce qui peut être également piloté à l'aide de méthodes hormonales et de bio-stimulation (Theau-Clément, 2007). Cependant, la lapine ne connaît pas la quantité de ressources qui sera disponible dans le futur quand l'effort de reproduction augmentera (fin de la gestation et début de la lactation). Ainsi, la lapine gestante stocke des réserves pour la prochaine portée (comme d'autres mammifères; Oftedal, 2000), car les ressources qui seront disponibles pour la croissance du fœtus et en début de lactation affecteront clairement les chances de survie de la portée. La mobilisation des réserves corporelles observée lors de la mise bas est principalement dédiée à cette tâche (Savietto, 2013), et semble être indépendante des ressources disponibles à ce stade car l'accumulation de graisse supplémentaire sera transférée à la portée. De plus, maintenir un soma (comprend le poids, la taille et les réserves corporelles) plus lourd est coûteux en énergie,

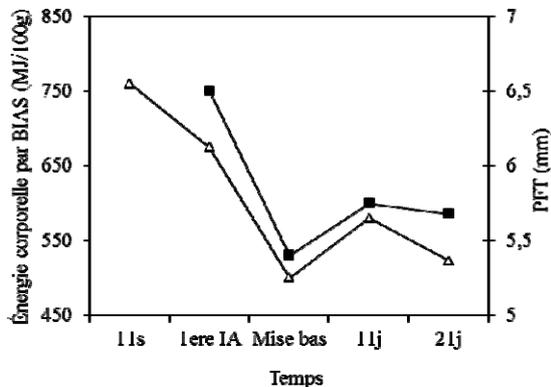
réduit la mobilité et augmente les chances d'être tué par des prédateurs (McNamara et Houston, 1990). D'autre part, fournir plus de lait qu'il n'en faut en fin de lactation n'améliorera pas les chances de survie de la portée. Par conséquent, la production de lait diminue à mesure que la nécessité de restaurer des réserves pour la future portée commence à apparaître.

Si l'on tient compte de ces observations, la mobilisation des réserves corporelles chez la lapine reproductrice, dans des conditions de ressources non limitantes, comme réponse à une consommation alimentaire, doit être envisagée de façon moins traditionnelle et plus du point de vue de l'animal, selon lequel la consommation alimentaire doit être envisagée plus comme un « supplément » résultant de la répartition des ressources chez la femelle pour assurer la viabilité des portées actuelle et future.

1.1. L'allocation des ressources chez les lapines reproductrices

L'état corporel des jeunes lapines s'améliore jusqu'à la fin de la première gestation, atteignant son pic 10 jours avant la mise bas. A partir de ce moment et jusqu'à la mise bas, les lapines reproductrices développent la plus grande mobilisation de leurs réserves corporelles, et affichent au moment de la mise bas un état corporel à son niveau le plus bas [voir la figure 2 adaptée de Pereda (2010) et Savietto (2013)]. Ce fait a été récemment confirmé par différents travaux, lors desquels l'évolution de la condition corporelle a été contrôlée à l'aide de différentes méthodes *in vivo* telles que l'épaisseur du gras péri-rénal (PFT; Quevedo *et al.*, 2005, 2006a; Theilgaard 2006, 2009), la conductivité électrique corporelle (TOBEC; Bolet et Fortun-Lamothe, 2002) et l'analyse d'impédance bioélectrique (BIA; Pereda, 2010). En fait, Pereda (2010) décrit comment le niveau de la concentration sanguine en acides gras non estérifiés (AGNE) des lapines primipares est plus élevé lors de la mise bas (en moyenne de 0,9 mmol/L) comparé à celui à l'âge de 17 semaines (0,22 mmol / L) et même à celui au 21^{ème} jour de lactation (0,33 mmol / L). Ceci est principalement dû au fait que les fœtus de lapin effectuent la plupart de leur croissance en fin de gestation (ils doublent pratiquement de volume au cours des 3 derniers jours; Moce *et al.*, 2004), tandis que le corps maternel est soumis à un catabolisme intense (Parigi-Bini *et al.*, 1990). On peut s'attendre ainsi à des épisodes de toxémie de gestation chez les lapines primipares, parfois en lien avec une alimentation *ad libitum*. Cela conduit les femelles à une plus grande mobilisation de leurs réserves en fin de gestation et augmente le risque de décès ou d'élimination et la naissance d'une portée de taille inférieure à la naissance (Rommers *et al.*, 2004; Martínez-Paredes *et al.*, 2012).

Figure 2. Evolution de l'énergie corporelle estimée par BIA (analyse d'impédance bioélectrique, Δ) et l'épaisseur du gras péri-rénal (PFT, \blacksquare) mesurée par ultrasons chez les lapines primipares [adapté de Pereda (2010) et Savietto (2013)].



Les réserves corporelles sont récupérées par la suite au cours du premier stade de lactation (Figure 2) et atteignent leur niveau maximum au jour 10 de lactation (Bolet et Fortun-Lamothe, 2002; Quevedo *et al.*, 2006b; Theilgaard *et al.*, 2006, 2009; Pereda, 2010; Savietto, 2013). Ainsi, les lapines donnent la priorité à la progéniture existante jusqu'à sa mise bas (et consacrent un grand effort pré-partum), mais donneront la priorité à la prochaine progéniture immédiatement après la mise bas (promouvant un rétablissement rapide post-partum). Cette évolution dans le temps des réserves corporelles autour de la mise à bas est légèrement différente des autres espèces, chez qui le niveau de graisse corporelle est le plus élevé juste avant la mise bas par exemple chez les truies (Sigfridson, 1996), les vaches laitières (Nielsen *et al.*, 2003). Cela est peut-être lié à la différence de leur évolution. Les vaches laitières, par exemple, mettent bas généralement une progéniture par an et les truies ne recommencent à produire l'hormone lutéinisante (LH) que seulement après le sevrage, on peut donc s'attendre à ce qu'elles dirigent une plus grande partie de leurs réserves corporelles à leur progéniture, en début de lactation.

Cependant, la stratégie évolutive des lapins est plutôt lié à leur "nombre" (taille de portée et fréquence de reproduction), le lapin étant l'un des rares animaux à être fertile dès le jour post-partum, ce qui pourrait expliquer la récupération rapide de ses réserves. À cet égard, il convient de rappeler que la forme des courbes représentant la consommation alimentaire et la production de lait chez les lapines reproductrices est complètement différente de celle observée chez d'autres espèces (les vaches laitières par exemple; NRC, 1989). Au cours de la première semaine de lactation, la courbe de la consommation alimentaire semble être plus élevée (+50 g de MS par jour) que celle observée pour le rendement en lait (+30 g de lait

par jour), ce qui permettrait une récupération des réserves corporelles.

Par conséquent, on peut supposer qu'une quantité adéquate de réserves corporelles au moment de la mise bas joue un rôle important chez la lapine pendant la reproduction. Quevedo *et al.* (2006b) ont suggéré que c'était l'état corporel des lapines au moment de la mise bas qui pourrait conditionner le succès de l'insémination artificielle (IA) au 10^{ème} jour de lactation, car plus la perte des réserves pré-partum est élevée, plus la récupération post-partum est meilleure ($r = +0,29$, $p < 0,001$) et plus la fertilité est faible pendant la lactation. Savietto (2013) a comparé l'évolution de l'épaisseur du gras péri-rénal (PFT) chez des lapines qui ont été fécondées ou non au 11^{ème} jour de lactation. Les femelles qui n'avaient pas été fécondées présentaient, de façon significative, des pertes plus importantes de PFT en fin de gestation, un PFT inférieur au moment de la mise bas et une meilleure récupération en début de lactation.

Au cours de ces dernières décennies, plusieurs travaux ont soutenu que les lapines sont sujettes à un déficit d'énergie corporelle pendant la lactation. Cela est particulièrement vrai pour les lapines croisées utilisées en élevage commercial, qui sont très productives, et dont la consommation alimentaire et énergétique ne suffit pas à couvrir les besoins en nutriments pendant la lactation et la gestation (Xiccato, 1996; Pascual *et al.*, 2006). Pourtant, la plupart des études réalisées au cours de ces dernières années et utilisant des technologies *in vivo* pour estimer l'état corporel, remettent en question cette affirmation. Plusieurs expériences basées sur des abattages comparatifs entre les mises bas (Xiccato *et al.*, 1992, 2004, 2005; Parigi-Bini *et al.*, 1996) décrivent les fréquents bilans énergétiques négatifs des lapines gestantes et en lactation pendant leurs premiers cycles de reproduction. Cependant, à notre avis, ce bilan négatif pourrait être causé davantage par le peu de temps de récupération laissé après le sevrage et la mobilisation importante se produisant en fin de gestation que par l'effort que suppose la lactation.

En fait, des bilans négatifs ont parfois été détectés au cours de la première lactation, surtout chez les lapines qui n'étaient pas gestantes, celles-ci favorisant davantage la production de lait plutôt que la récupération physique en fin de lactation (Parigi-Bini *et al.*, 1996; Xiccato *et al.*, 1999; Pascual *et al.*, 2002; Bolet et Fortun-Lamothe, 2002). Dans ces conditions, Pascual (2006) fait remarquer la pertinence d'une alimentation riche en énergie, qui augmente nettement l'ingestion d'énergie des lapines en lactation (+15%; Pascual *et al.*, 1998), bien que l'énergie soit utilisée davantage pour augmenter leur productivité (Pascual *et al.*, 1999) que pour restaurer leur condition corporelle.

Cependant, le bilan énergétique pendant la lactation semble être différent dans le cas des lapines

multipares, qui ne connaissent aucun déficit énergétique significatif (Pascual, 2006). En outre, il est parfois difficile d'établir une corrélation entre la mobilisation des graisses pendant la lactation et l'effort de lactation (rythme de reproduction, taille des portées, production de lait ...), car aucune différence significative d'état corporel au moment du sevrage n'a été détecté, en dépit des différents programmes d'alimentation et de gestion utilisés (Theilgaard *et al.*, 2009; Pereda, 2010). Dans ces deux expériences, et quels que soient les différences d'état corporel au moment de la mise bas, les animaux semblent atteindre au sevrage le même niveau d'adiposité corporelle recherchée. Des résultats similaires ont été observés par Garnsworthy et Topps (1982) chez les vaches laitières, où des femelles montrant des niveaux différents d'adiposité corporelle au vêlage, recevant la même alimentation et produisant les mêmes quantités de lait, terminent la période de traite avec des notes similaires en terme d'état corporel. Friggens (2003) suggère que les animaux sont capables de réajuster la quantité de leurs réserves corporelles pour optimiser le compromis coût-avantage que représente ce facteur de sécurité (un excès de réserves est coûteux et un déficit en réserves est dangereux). Cela permettrait d'expliquer les différences de bilan énergétique observé chez les lapines en lactation. Par conséquent, le principal risque de déséquilibre pour les lapines reproductrices pourrait tenir à ces programmes qui ne leur permettent pas d'avoir un soma adéquat 10 jours avant la mise bas, ce qui suppose un effort important et inévitable. En fait, l'un des facteurs qui conditionnent la consommation d'énergie après le sevrage est la condition corporelle de la femelle (Pascual, 2004).

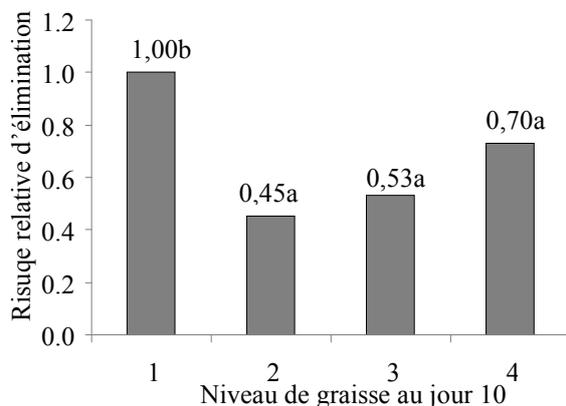
On associe généralement la concomitance de la gestation avec la lactation avec un effort productif plus important, et par conséquent une mobilisation plus importante des réserves corporelles. Cela pourrait être le cas pour les jeunes lapines reproductrices – lorsqu'il est possible de déterminer le bilan énergétique entre les mises bas (Xiccato *et al.*, 1999) - cette concomitance réduit la durée de la lactation en faveur de la prochaine portée et par conséquent le temps nécessaire à la femelle pour se préparer à la mobilisation pré-partum. Toutefois, cette concomitance lactation-gestation a souvent été associée à une récupération des réserves corporelles en fin de lactation, car la lapine gestante favorise le stockage de réserves pour la prochaine portée ce qui, par conséquent, entraîne une réduction de la production laitière (priorité pour la portée existante in utero).

Theilgaard *et al.* (2006) ont observé que le risque relatif d'élimination chez les lapines reproductrices était significativement plus élevé ($P < 0,001$) au cours de la période entre le sevrage et la mise bas suivante (7,16) que pendant la lactation (2,44) et les périodes improductives (1,00). Rosell et de la Fuente (2009),

suite à l'analyse des données de 366 162 femelles provenant de 18 élevages commerciaux, ont décrit l'étape de la gestation comme l'un des principaux facteurs de mortalité, le risque de mortalité par jour augmentant au fur et à mesure que la gestation progresse et atteignant son maximum au moment de la mise bas.

Il est clairement démontré qu'une trop faible quantité de réserves de graisse a un effet négatif, car cela implique une mobilisation insuffisante des ressources. Cependant un excès de réserves de graisse peut également avoir un effet négatif. Par exemple, les animaux qui sont très gras au moment de la mise bas ont une plus grande chance de souffrir de maladies métaboliques et consomment moins d'aliments au début de la lactation (porcs: Revell *et al.*, 1994; Brandt *et al.*, 1999; vaches: Broster et Broster, 1998; lapins: Pascual *et al.*, 1999). Theilgaard *et al.* (2006) ont analysé le risque relatif que les lapines reproductrices ont d'être éliminées pendant la lactation en fonction de leur adiposité le jour où leur condition corporelle est la plus optimale (Figure 3).

Figure 3. Estimations du risque relatif d'élimination pour les lapines reproductrices sur 6 cycles de reproduction en fonction du niveau de graisse (adapté de Theilgaard *et al.*, 2006).



Ils ont observé que le coût le plus élevé de reproduction en termes de survie se trouve chez les animaux appartenant au groupe ayant l'adiposité la plus faible. Cela indiquerait que les animaux ont aussi besoin d'une certaine quantité de graisse en début de lactation afin d'avoir suffisamment de ressources pour subvenir aux besoins de la portée sans pour autant négliger les autres fonctions de leur organisme, et pénaliser leur durée de vie. En outre, et bien qu'aucune différence significative n'ait été trouvée, le risque relatif que les animaux ont d'être éliminés augmente avec le niveau d'adiposité. Le plus grand risque d'élimination observé chez les groupes avec le niveau d'adiposité le plus élevée ou le plus faible suggère qu'il existe un niveau optimal de réserves de graisse où la reproduction a un coût plus faible, et si les animaux s'écartent de ce niveau optimal cela peut

avoir des conséquences négatives pour la reproduction.

2. La sélection génétique et l'allocation des ressources

Grâce à des programmes de sélection génétique, il a été possible d'améliorer considérablement le niveau de production des animaux. Toutefois, il a été fréquemment observé chez certaines espèces que la sélection selon des critères exclusivement productifs a eu des effets négatifs associés, comme une baisse de la fertilité, des taux plus élevés d'animaux souffrant de maladies métaboliques et une viabilité inférieure de la progéniture (chez les vaches laitières, Royale *et al.* 2002; les truies, Dourmad *et al.*, 1994; les poules, Lui *et al.*, 1995). Les lapins élevés pour la production de viande connaissent aussi ce phénomène. Comme certaines lignées sélectionnées présentent des taux de reproduction plus mauvais, le taux de remplacement des femelles reproductrices est d'environ 110% (Rosell et de la Fuente, 2009). Un autre handicap majeur dans la production cunicole est l'apparition fréquente de troubles digestifs chez les lapereaux après le sevrage (Rosell, 2003).

2.1. La sélection pour la vitesse de croissance

Un exemple qui montre les effets possibles de la sélection sur la reproduction est la sélection pour le taux de croissance. L'une des caractéristiques les plus importantes à prendre en considération pour la sélection génétique est l'indice de consommation alimentaire au cours de la période de croissance. L'alimentation post-sevrage représente en effet environ 30% des coûts totaux de production pour un élevage cunicole (Cartuche *et al.*, 2013). Comme la sélection pour l'indice de consommation coûte cher et la corrélation génétique attendue avec la vitesse de croissance est élevée -0.61 à -0.68 (Lampo et Van der Broeck, 1975; Randi et Scossiroli, 1980; Moura *et al.*, 1997), les programmes de sélection génétique pour les lignées paternelles chez le lapin se sont traditionnellement focalisés sur la sélection pour la vitesse de croissance. Cependant, des travaux récents ont suggéré que cette corrélation génétique pourrait être plus basse (-0.48 , avec même des corrélations phénotypiques inférieure à -0.20), ce qui remet en cause la sélection indirecte (Piles *et al.*, 2004).

En tout cas, il est généralement admis que les groupes génétiques provenant de lignées sélectionnées pour leur vitesse de croissance sont plus lourds, ont une vitesse de croissance et une consommation alimentaire supérieures et montrent un meilleur indice de consommation que ceux provenant de lignées sélectionnées pour la taille de portée (Orengo *et al.* 2009). Par conséquent, les animaux provenant de ces lignées paternelles ont tendance à montrer un niveau d'adiposité plus élevé (Larzul *et al.*, 2005; Pascual et Pla, 2007). Bien que l'importance des réserves corporelles pour la reproduction ait été démontrée,

une adiposité excessive a également été associée à des effets négatifs sur la reproduction (Theilgaard *et al.*, 2006). Chez les porcs par exemple, les truies les plus grasses au moment de l'accouplement ont moins de porcelets lors de la mise bas et au sevrage (Tibau *et al.*, 2003). Chez le bétail laitier, les femelles qui ont des réserves de graisse élevées présentent un retard dans l'ovulation (De Vries et Veerkamp, 2000). D'autre part, on a observé un gain journalier faible ou négativement associé à la longévité (Theilgaard, 2006). López-Serrano *et al.* (2000) par exemple, ont obtenu des corrélations négatives entre gain journalier et longévité chez les truies Large White et Landrace (-0.06 et -0.32 , respectivement). Des résultats similaires, avec une corrélation faible ou négative, ont été observés par Tholen *et al.* (1996) dans un cheptel porc australien (0.02 à -0.13).

Chez les lapines, on a observé qu'un niveau intermédiaire de graisse corporelle est optimal pour la fertilité et lorsque le niveau de graisse est inférieur ou supérieur à celui-ci, cela conduit à une baisse de la fertilité de l'ordre de 10-12% (Castellini *et al.*, 2006). La sélection des lignées paternelles se fait en fonction du gain de poids quotidien durant la phase d'engraissement et il a été détecté récemment, chez certaines de ces lignées, une détérioration des caractéristiques de reproduction, lesquelles sont nettement inférieures aux lignées maternelles (Khalil et Baselga, 2002). Toutefois, les estimations que l'on trouve dans la littérature scientifique (Camacho et Baselga, 1990; Gomez *et al.*, 1998; Garreau *et al.*, 2000; García et Baselga, 2002a; Piles et Tusell, 2012), et portant sur les corrélations génétiques chez les races entre la taille de la portée et les traits de fertilité ou de croissance, sont faibles ou nulles.

La majorité de ces lignées paternelles sont destinées à l'insémination artificielle (IA), et les résultats les plus récents associent une éventuelle augmentation de spermatozoïdes anormaux et un risque élevé de problèmes de fertilité avec la prise de poids chez les mâles reproducteurs (Du Plessis *et al.*, 2010). D'autre part, on a observé une baisse des niveaux d'androgènes et des niveaux élevés d'oestrogènes chez les individus avec plus de poids (Hammoud *et al.*, 2008). L'obésité affecte les impulsions GnRH-LH-FSH, en modifiant les fonctions des cellules de Sertoli et de Leydig, lesquelles modifient à leur tour la maturation des spermatozoïdes (Bélanger *et al.*, 2002). Ces modifications dans les profils des hormones pourraient expliquer le risque accru qu'il y a à modifier les paramètres séminaux des mâles lorsque leur poids augmente (Hammoud *et al.*, 2008).

Ces résultats controversés révèlent combien il est important de poursuivre la recherche scientifique sur les effets possibles de la sélection pour la vitesse de croissance sur l'allocation des ressources et les effets possibles sur la reproduction et la durée de vie, ainsi que sur les relations génétiques entre vitesse de croissance et reproduction (Garreau *et al.* 2004).

2.2. La sélection pour la taille de portée

Les résultats rapportés ci-dessus au sujet de la relation entre condition corporelle et reproduction, suggèrent que la sélection pour l'amélioration de la taille des portées (reproduction), fréquemment utilisée chez les lapins (García et Baselga, 2002a, 2002b; Tudela *et al.*, 2003), change la capacité des lapines à obtenir des ressources. Bien au contraire, il faut s'attendre à des conséquences négatives sur la condition corporelle et la survie.

En utilisant des techniques de congélation et de transfert (García-Ximénez *et al.*, 1996), Quevedo *et al.* (2005 et 2006b) ont étudié les effets de la sélection pour la taille de portée au sevrage sur les performances et sur les caractéristiques physiologiques et productives des lapines reproductrices grâce à la comparaison entre femelles témoin ou issues de 12 générations de sélection différentielle (tableau 1). Comme cela est mentionné ci-dessus, les femelles sélectionnées ont donné naissance à un plus grand nombre de lapereaux vivants (+1,1 lapereaux) que les femelles témoins (avant la sélection). Cependant, lorsque ces femelles sont soumises à la même pression de production (portée standardisée), on observe des différences positives en matière de consommation alimentaire et de production de lait en début de lactation chez les animaux qui ont été sélectionnés pour la taille de leurs portées.

Tableau 1. Effet de la sélection pour la taille de portée au sevrage sur les lapines reproductrices et leurs portées (adapté de Quevedo *et al.*, 2006b).

Type de femelles	Témoins	Actuelles
Nées vivantes: Primipares	8.31 ^a	10.76 ^b
Multipares	9.18	9.90
Consommation (g MS kg ^{-0.75} j ⁻¹):		
0-21 j lactation	113 ^a	117 ^b
21-28 j lactation	112	112
Production de lait (g d ⁻¹):		
0-7 j lactation	156 ^a	165 ^b
8-28 j lactation	215	218

^{a,b} Les mesures sans lettres en commun sont significatifs pour P<0.05.

Ces résultats pourraient s'expliquer par un changement d'utilisation des ressources chez l'animal comme résultat de la sélection. De cette façon, lorsque l'on sélectionne des animaux sur la taille de la portée au sevrage, on sélectionne à la fois la prolificité (plus de lapereaux sont nés) et les critères d'aptitude maternelle (survie des lapereaux). Ce qui détermine principalement la survie de l'animal pendant la lactation est ce qui se passe les premiers jours après la mise bas, et cela est clairement lié à l'énergie ingérée par les lapereaux pendant cette période. Cela expliquerait pourquoi l'augmentation de la production

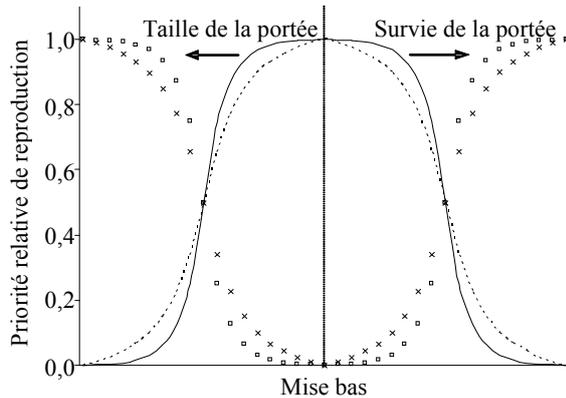
de lait liée à une plus grande ingestion des lapines est favorable.

La stratégie de procréation que les mammifères ont développée alimente la phase reproductive avec l'énergie acquise antérieurement et stockée dans les réserves corporelles. Les réserves corporelles sont ensuite utilisées pour soutenir le cycle de reproduction généralement au moment où la demande énergétique est la plus forte. Cela permet d'assurer, par exemple, la croissance du fœtus en fin de gestation ou la production de lait au début de la lactation.

Des expériences de sélection ont montré qu'il existe une relation entre la reproduction et les réserves corporelles, car la sélection pour la prolificité augmente la demande en énergie pour nourrir la portée. Ainsi, la sélection portant sur la taille de portée augmente les réserves de graisse corporelle (chez les porcs par exemple: Holl et Robinson, 2003; Estany *et al.*, 2002). En fait, Quevedo *et al.* (2005) ont suggéré que la sélection sur les critères de reproduction a permis une amélioration dans l'efficacité d'utilisation de l'énergie alimentaire pour la croissance du fœtus (0,29 et 0,33 respectivement pour les femelles témoins? et sélectionnées.). Le produit de la gestation était nettement plus élevé chez les lapines sélectionnées, bien qu'elles n'aient pas montré une ingestion d'énergie plus grande, ni une plus grande mobilisation des réserves. En outre, Quevedo *et al.* (2006b) ont observé que des animaux sélectionnés pour la taille de portée au sevrage pendant plusieurs générations présentaient une PFT plus importante au 10^{ème} jour de lactation (+0,12 ± 0,06 mm, p <0,05), ce jour représentant une condition corporelle optimale. Ainsi, il se pourrait que la sélection des animaux pour la reproduction ait produit une réponse corrélée concernant leur capacité à obtenir des ressources (van Noordwijk et de Jong, 1986; Reznick *et al.*, 2002).

Des résultats similaires ont été obtenus récemment par Saviotto (2013), qui a montré que des lapines sélectionnées (plus de 20 générations de sélection pour la taille de portée au sevrage), présentaient, dans des conditions de ressources illimitées, une consommation alimentaire quotidienne nettement plus élevée ainsi qu'une production de lait supérieure durant la première semaine de lactation, puis une production de lait plus faible pendant la dernière semaine de lactation. Friggens (2003) propose que l'investissement maternel pour la portée existante atteint son maximum au moment de la mise bas afin de maximiser la viabilité de la portée à sa naissance (Figure 4). La sélection sur la taille de portée au sevrage pourrait avoir influencé la priorité relative donnée à la portée existante, aplatisant la courbe au moment de la mise bas afin d'assurer le développement adéquat de portées plus importantes, mais aussi probablement moins matures.

Figure 4. Proposition de l'évolution de la priorité relative de reproduction pour la portée en cours [moins (· · · · ·) et plus (—) sélectionnée pour la taille de portée] et pour la future portée [moins (× × ×) et plus (□ □ □) sélectionnée pour la taille de portée] chez les lapines, de la conception au sevrage. La priorité donnée à la portée actuelle est supposée être le taux d'investissement maternel, mesuré de 0 à 1 (Friggens, 2003).



L'augmentation de la priorité pour la portée en cours, en fin de gestation, génère un effort supplémentaire pour assurer un développement adéquat du fœtus, et pourrait être lié chez cette espèce à la baisse importante de l'effort de lactation observée dans le cycle de reproduction précédent, en fin de lactation, et à la forte mobilisation observée en fin de gestation (Savietto, 2013). En outre, l'aplatissement de la courbe de la priorité supposerait un investissement maternel plus important après la mise bas (production de lait supérieure), car l'indice de survie des lapereaux est principalement déterminé par ce qui se passe durant les premiers jours après la naissance, et est clairement lié à la consommation énergétique des lapereaux au cours de cette période (Quevedo *et al.*, 2006b). Après cela, la priorité pour la portée actuelle se réduira, car produire du lait au-delà de ce qui est nécessaire pour la portée – quand celle-ci devient progressivement moins dépendante en lait maternel – n'améliorera pas les chances de survie de la portée.

Par conséquent, lorsque des animaux prolifiques sont sélectionnés pour la reproduction, on remarque que les caractéristiques de l'animal qui assurent le succès de sa sélection, comme la prolificité et la capacité à gérer plus efficacement les ressources lorsqu'elles ne sont pas limitées (que l'on pourrait définir comme «le nombre»), semblent être renforcées afin d'assurer la viabilité de portée en cours, de plus grande taille, sans pour autant avoir des effets négatifs sur la future portée.

Cependant, Savietto (2013) a observé comment, dans un environnement nutritionnel limité, des animaux sélectionnés pour la taille de portée au sevrage pendant plusieurs générations ont tardé à ajuster leur consommation de nourriture afin de compenser la

faible teneur en énergie digestible des aliments, ce qui a conduit également à une baisse de la production de lait. En revanche, chez d'autres animaux sélectionnés, on a pu vérifier que les principales caractéristiques corporelles de la femelle ont été moins altérées par la restriction alimentaire. Ces résultats semblent indiquer que la sélection pour la taille de portée augmente la sensibilité des animaux envers ce type de défi environnemental, ce qui conduit à un changement dans la répartition des nutriments et à une baisse des performances pendant cette phase de restriction.

Mais pour quelle raison la sélection pour la taille de portée engendre-elle des animaux plus sensibles à leur environnement ? Comme cela est proposé ci-dessus, les caractéristiques de bonne condition physique qui sont renforcées par ce critère de sélection sont «le nombre». Lorsque les ressources disponibles sont limitées dans le présent, la pérennité de la portée existante est remise en question, de sorte que l'animal attache probablement moins d'importance à la portée existante après la mise bas (adressant de façon relative une quantité de ressources plus faible aux caractéristiques qui sont directement liées à la performance de la portée existante, comme la consommation d'énergie et la production de lait), tandis que la prochaine portée in utero semble être sa priorité (augmentant de façon relative la source d'énergie de la future portée in utero, c'est à dire les réserves corporelles). Par conséquent, lorsque les animaux sont sélectionnés pour leurs caractéristiques de reproduction telle que la taille de portée et lorsque les ressources disponibles sont limitées, ils sont incapables d'assurer la pérennité de la portée existante allaitée, l'investissement maternel pour la portée existante se voit alors réduit (les animaux sont par conséquent moins robustes ou plus sensible à leur environnement) et leurs efforts se concentrent sur la prochaine portée in utero (Friggens, 2003), qui profitera peut-être de meilleures ressources et d'un meilleur environnement.

2.3. La sélection pour la longévité

La longévité reflète la capacité de l'animal à ne pas être éliminé ou à ne pas mourir. Les principales raisons qui mènent à l'élimination d'animaux dans les élevages sont les maladies, une fertilité et une production faible (Vollema, 1998). Au cours de ces dernières décennies, on a connu une augmentation considérable de la productivité par animal. Cette augmentation est due en grande partie au succès de la sélection pour les caractéristiques de production (par exemple, la production de lait, la croissance, la taille de portée), ceci combinée avec une formulation alimentaire améliorée et une meilleure conduite d'élevage. On a associé des effets secondaires négatifs au fait de se concentrer presque exclusivement sur les caractéristiques de production, des effets tels qu'une fertilité plus faible, une fréquence élevée de maladies métaboliques chez l'animal et une viabilité de la progéniture inférieure. Cependant, on rapporte aussi

fréquemment l'existence de relations positives entre les caractéristiques de production et la longévité (Lynch et Walsh, 1998). Ainsi, l'existence de relations positives ou négatives entre la production, la reproduction et la longévité n'est pas encore claire.

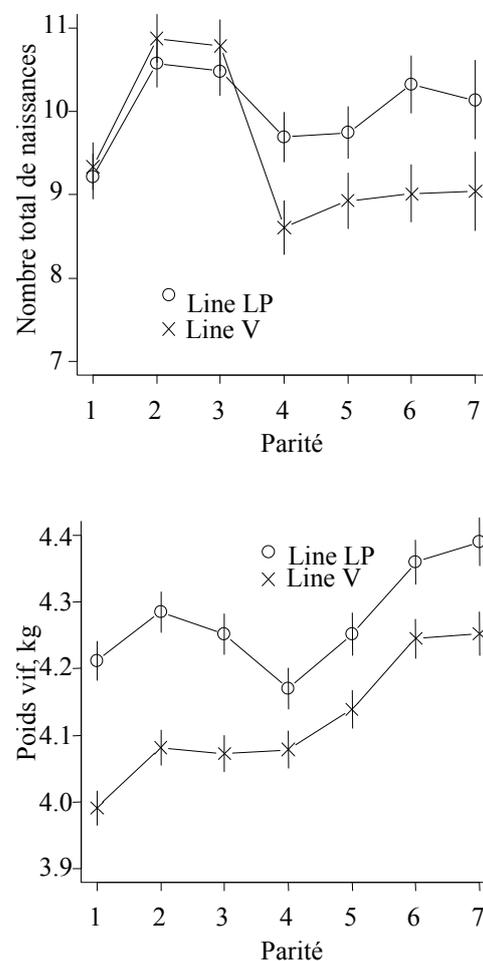
Dans l'élevage cunicole, les principales caractéristiques d'intérêt sont la vitesse de croissance, la taille de la portée et la fertilité. Jusqu'à présent, il n'y pas eu indication que la sélection pour les performances de reproduction ait des conséquences négatives sur la longévité. On a décrit par exemple, qu'une taille élevée de la portée est positivement associée à la longévité de la lapine élevée pour la production de viande (Garreau *et al.*, 2001; Sánchez *et al.*, 2006). De plus, lors d'une expérience comparant une lignée de lapins sélectionnés pour la taille de portée sur plus de sept générations avec une lignée contrôle, aucune différence en terme de longévité n'a été remarquée (Rinaldo et Bolet, 1988). Le seul travail sur l'élevage cunicole évaluant la corrélation génétique entre les performances de reproduction et la survie a constaté que cette corrélation n'était pas différente de zéro (Sánchez *et al.*, 2006).

Récemment, Theilgaard *et al.* (2007) ont évalué les différences génétiques dans les performances de reproduction et dans les caractéristiques d'état corporel au cours des parités successives entre une lignée caractérisée par une plus grande longévité (LP) [composée d'une sélection d'animaux avec un nombre extrêmement élevé de parités (au moins 25) et une performance moyenne de reproduction] et une lignée (V) sélectionné sur 31 générations pour la taille de portée au sevrage. On a trouvé que les deux lignées avaient une performance de reproduction égale durant les trois premiers cycles. Mais lorsque les animaux ont été soumis à un environnement restreint non programmé (changement dans la gestion nutritionnelle vers une restriction alimentaire après le sevrage), dans un des élevages au cours du troisième cycle de reproduction, les femelles de la lignée V ont vu la taille de leur portée à la naissance diminuer, tandis que celles de la lignée LP ont maintenu leur prolificité, mais au détriment de leur soma : il était supérieur et il a diminué (Figure 5). Theilgaard *et al.* (2007) ont émis l'hypothèse que la supériorité du soma corporel des femelles LP adultes (+250 g que les femelles V adultes) permet à leur corps une meilleure capacité tampon, ce qui réduit leur sensibilité à l'environnement.

Par conséquent, comme cette lignée nouvellement créée semble montrer une plus faible sensibilité face à l'environnement, on en conclut que la sélection pour la longévité de la reproduction et la prolificité moyenne pourrait retarder la sénescence de la reproduction. Cependant, aucune indication d'un compromis entre reproduction et survie n'a été constatée pendant ces expériences. Lorsqu'on lui fournit des ressources suffisantes, la femelle devrait

être en mesure de mieux répondre aux exigences de la reproduction comme celles du maintien de l'organisme sans les compromettre. Ne pas apporter suffisamment d'énergie pour le maintien de l'organisme aura pour conséquence une détérioration de son état physiologique, et une reproduction continue dans ces conditions augmenterait probablement une prédisposition à la maladie et à d'autres facteurs de stress (Friggens, 2003). Ainsi, ces animaux pourraient être moins robustes et montrer une plus grande sensibilité à la maladie, à d'autres facteurs de stress et donc un échec éventuel.

Figure 5. Effet de la lignée génétique (LP et V) sur l'évolution du nombre de lapereaux nés totaux par portée et sur le poids vif des femelles au moment de la mise bas (adapté de Theilgaard *et al.*, 2007).



Chez les lapins, Theilgaard *et al.* (2007) ont observé que la lignée LP était plus lourde que la lignée V (4,27 contre 4,12 kg ; $P < 0,05$) pendant 6 cycles de reproduction. Ces résultats concordent avec des expériences de sélection pour la longévité de la carrière reproductive chez les souris (Nagai *et al.*, 1995) ou pour la reproduction tardive chez les mouches (Partridge et Fowler, 1992) ou une augmentation du poids corporel (BW) également été montré. Cela suggère que la sélection pour augmenter

la durée de vie favorise un prolongement de la croissance et contribue à un soma adulte plus résistant.

Pour confirmer ces résultats, Theilgaard *et al.* (2009) ont comparé les performances et l'état corporel des femelles LP et V lorsqu'elles sont soumises à différents niveaux d'effort productif (insémination artificielle avant mise-bas ou sevrage, taille des portées allaitée entre 5 et 9 lapereaux) lors de la deuxième lactation. Les femelles LP étaient de nouveau nettement plus lourdes que celles de la lignée V, et montraient également un meilleur état corporel ($+0,50 \pm 0,09$ mm de PFT, $P < 0,05$) et une mobilisation plus faible ($-0,11 \pm 0,03$ mmol NEFA/L; $P < 0,05$) en début de lactation. Cela confirme la supériorité du soma de ce type d'animaux pour affronter les défis reproductifs et environnementaux. En fait, les femelles LP ont produit plus de lait que les femelles V, que se soit par kg de poids vif ou de poids métabolique ($+5 \pm 2$ g·kg⁻¹·PV^{0,75}·jour⁻¹, $P < 0,05$), et surtout lorsque la demande de lait a augmenté (9 lapereaux).

Les lapines sélectionnées pour la longévité de la carrière reproductive ont un soma supérieur qui semble leur permettre de mieux faire face aux possibles défis productifs qu'elles pourraient rencontrer au cours de leur carrière reproductive. Elles semblent présenter une meilleure plasticité, leur permettant d'utiliser leur soma supérieur pour surmonter ces situations difficiles. Le fait que plus l'effort productif est important, moins on observe de différences en poids corporel (BW) entre les lignées en témoigne. Ainsi, les lapines sélectionnées pour la longévité de reproduction sont plus «robustes» dans ces situations (plus de lait pour la progéniture) et le risque d'une élimination précoce à cause d'une faible productivité est par conséquent réduit.

2.4. Robustesse

Lorsque la disponibilité des ressources n'est pas limitée, il semble qu'un plus grand nombre d'animaux sélectionnés puissent faire face la plupart du temps à des besoins supérieurs, sans trop de conséquences négatives. En fait, il n'est pas rare de trouver des relations positives entre les caractéristiques de production et la survie d'un troupeau reproducteur lorsque les animaux ont été élevés dans un environnement contrôlé, comme pour les vaches par exemple (Short et Lawlor, 1992), les truies (Serenius et Stalder, 2004) et les lapines (Theilgaard *et al.*, 2006). Cependant, lorsque les animaux sont exposés à des environnements qui sont modérément mais occasionnellement et même cycliquement sous-optimaux (c. limitation des ressources, stress thermique, défi immunologique), on remarque que les animaux très productifs sont plus sensibles à ces conditions stressantes (Schinkel *et al.*, 1999; De Greef *et al.*, 2001; Yalcin *et al.*, 2001; Windig *et al.*, 2005).

Knap (2005) a défini la notion de robustesse chez un animal d'élevage comme «la capacité de combiner un potentiel de production élevé avec une résilience aux facteurs de stress, permettant la libre expression d'un potentiel de production élevé dans des conditions environnementales très variées. D'après les résultats décrits ci-dessus, on pourrait supposer que la sélection cunicole ayant pour seul critère la reproduction pourrait avoir affecté la capacité des animaux à maintenir un niveau de reproduction élevé dans des environnements stressants, tandis que l'inclusion de critères de longévité dans la constitution de la lignée pourrait avoir contribué à accroître leur robustesse.

Saviotto (2013), dans ce but, a récemment évalué comment la sélection pour la taille de portée au sevrage (lignée V) ou pour des critères de longévité de reproduction (lignée LP) pourraient influencer sur la capacité des animaux à affronter des conditions de ressources limitées, ceci en utilisant une alimentation énergétique faible au cours des deux premiers cycles de reproduction. Les résultats de ce travail montrent comment, lorsque les ressources sont limitées, les femelles LP compensent une alimentation faiblement énergétique avec une consommation journalière supérieure, même lors de la première lactation, alors que la consommation d'énergie quotidienne des femelles V est significativement inférieure à celle observée dans des conditions non limitantes. Ainsi, les femelles LP ont réussi à maintenir leur production de lait, la croissance de leur portée et une condition corporelle intacte, ainsi que la taille de leur portée à la deuxième mise bas. Les femelles V36 par contre, ont réduit leur production de lait pour essayer de maintenir leur condition corporelle et la taille de leur prochaine portée. Lors de la seconde lactation, les femelles LP ont eu une production de lait plus faible que celle observée dans des conditions non limitantes, mais cela n'a eu aucun effet négatif sur leur condition corporelle ou sur la performance de la portée à la troisième naissance. Les femelles V36, par contre, dans des conditions restreintes, ont montré une détérioration continue de leurs performances (production laitière et condition corporelle), leur taille de portée à la troisième mise bas ayant été clairement affectée (-1,8 et -2,6 nombre de nés totaux et vivants, respectivement ; $p < 0,05$).

La Figure 6 représente l'effet du type génétique (V ou LP) sur la consommation énergétique alimentaire, le niveau des réserves corporelles et le nombre de lapereaux nés vivants, en fonction du régime énergétique utilisé (normal ou restreint). Cette figure décrit donc le niveau de sensibilité des lignées par rapport à leur environnement. Comme on peut le voir, la réaction des femelles provenant d'une lignée sélectionnée sur des critères de longévité de la carrière reproductive à un environnement plus défavorable est plus plate que celle obtenue pour les femelles sélectionnées pour la taille de portée au sevrage, dans toutes les caractéristiques contrôlées. Cela souligne

leurs différences en termes de robustesse. Dans des conditions non limitatives, les femelles sélectionnées pour la reproduction montrent une prolificité supérieure, mais lorsque la qualité de l'environnement se détériore, la capacité de ces femelles à obtenir des ressources, maintenir leurs réserves corporelles et une reproduction performante est bien plus diminuée.

Chez d'autres espèces, on a également observé des signes de baisse de performances chez des populations ayant une productivité élevée (Rauw *et al.*, 1998; Knap et Rauw, 2009; Siegel *et al.*, 2009; Veerkamp *et al.*, 2009), ceci est défendu par la théorie sur l'allocation des ressources (Beilharz, 1998; Vitrier, 2009) - les ressources énergétiques d'un individu sont limitées et leur allocation entre les fonctions métaboliques est optimisée en vue d'une meilleure adaptation de l'individu à son environnement (bonne condition physique). Par conséquent, lorsque l'on effectue une sélection génétique pour les caractéristiques de reproduction, il est possible et logique que les ressources soient redirigées vers ces caractéristiques de reproduction au détriment d'autres caractéristiques (comme les caractéristiques de robustesse, par exemple). Cela, entraîne donc une plus forte interaction génotype × environnement. Cependant, la théorie sur l'allocation des ressources considère également possible que les animaux développent des stratégies de répartition des nutriments, ce qui leur permet d'obtenir des ressources supplémentaires pour optimiser leur reproduction sans perte de robustesse, ou pour optimiser l'allocation des ressources dans le temps afin de maintenir une bonne condition physique.

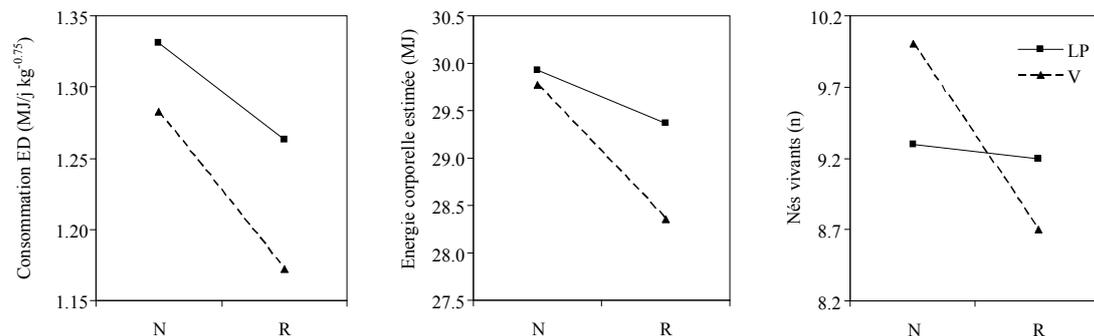
Ces résultats soulignent qu'il y a une amélioration des caractéristiques de robustesse quand les lapins sont sélectionnés ou créés pour des critères de longévité de reproduction. Ces critères devraient fournir aux animaux des outils supplémentaires pour une gestion plus appropriée des ressources disponibles lors d'un effort productif élevé (Theilgaard *et al.*, 2009) et / ou lors d'un défi nutritionnel. Par conséquent, bien que les animaux sélectionnés pour la reproduction semblent être plus sensibles au défi nutritionnel, les femelles robustes sont capables de maintenir la plupart de leurs caractéristiques de reproduction intactes dans des environnements variés, ce qui les aiderait à leur conférer une longévité plus importante.

Un autre élément à prendre en compte pour la durée de vie d'une femelle est sa prédisposition aux maladies communes susceptibles d'apparaître dans les élevages cynicoles. Des changements éventuels dans l'allocation des ressources comme conséquence de la sélection génétique ou de la gestion de la reproduction devraient conduire la femelle à des situations où son niveau de condition corporelle n'est plus adéquat, ce qui augmente la sensibilité des animaux aux défis

immunologiques occasionnels. Par exemple, la plus forte baisse des réserves corporelles a lieu en fin de gestation, ce qui correspond à la période la plus intense d'élimination des femelles dans les élevages (Rosell et de la Fuente, 2009) et au taux le plus bas de lymphocytes B dans le sang (Ferrian *et al.*, 2012). Une diminution excessive des réserves lors de la mise bas conditionnera la réussite de l'accouplement au cours de la lactation suivante (Quevedo, 2005; Saviotto, 2013). Ces résultats pourraient refléter combien il est important de ne pas trop s'éloigner d'un état corporel approprié afin de garantir la reproduction et réduire le risque d'élimination. Ainsi, Guerrero *et al.* (2010) et Ferrian *et al.* (2012) ont observé une corrélation positive entre l'état corporel de la lapine et la population de lymphocytes B (de +0,40 à 0,82), et qu'il existe une corrélation positive entre les populations de lymphocytes des femelles et leurs portées (par exemple T CD5 +: +0,35). De plus, il y a un effet maternel sur la composition du microbiote digestif des lapereaux (Abecia *et al.*, 2007) et un effet portée (et/ou maternel) sur le taux de troubles digestifs chez le lapin en croissance (Quevedo *et al.*, 2003; Carabaño *et al.*, 2006).

Chez d'autres espèces, il a été démontré que la sensibilité aux défis immunitaires peut être différente selon la diversité génétique (Rauw *et al.*, 1998; Siegel et Honaker, 2009). Là, il est possible que ce type "plus robuste" d'animaux soit également capable de mieux résister aux défis immunitaires, et que l'introduction de ce type d'animal pourrait améliorer les conditions générales de santé de l'élevage. Chez les lapines, Ferrian *et al.* (2012) ont décrit récemment comment la sélection pour la taille de portée sur plus de 20 générations pourrait avoir réduit les taux moyens de lymphocytes totaux et B dans le sang (-17 et -36%, respectivement; $P < 0,05$), ceci est principalement dû à la diminution de ces populations dans le sang chez un plus grand nombre de femelles sélectionnées entre la première et la seconde mise bas. De plus, cette étude décrivait également une augmentation des taux de lymphocytes (totaux et T CD5 +) des femelles "plus robustes" lorsqu'elles étaient en chaleur alors que dans des conditions normales les populations de lymphocytes étaient à leur taux le plus bas (à la deuxième mise bas), tandis que les taux de lymphocytes chez les femelles "moins robustes" n'ont pas variés. D'autres travaux récents (Saviotto *et al.*, 2011; Ferrian, 2012), semblent converger vers cette théorie d'une amélioration de la modulation du système immunitaire chez les animaux robustes (moins sensibles au défi LPS, ou une mortalité plus faible des lapereaux au cours de la période d'engraissement), même si des travaux de recherches devraient être entrepris dans le futur pour confirmer cette question.

Figure 6 - Effet du type génétique (■ LP and ▲ V) sur l'énergie corporelle moyenne estimée, sur la consommation en énergie digestible (DE) et sur le nombre de lapereaux nés vivants (deuxième et troisième mise bas) en fonction de l'environnement alimentaire [normal (N) vs. restreint (R)].



Conclusions

Ce travail de synthèse a fourni de nombreuses preuves pour expliquer que la répartition des nutriments entre les différentes fonctions métaboliques, tout au long de la vie de la lapine, est sous l'influence forte de facteurs génétiques. L'allocation des ressources chez la lapine permet de garantir le succès de leur sélection génétique à tout moment. Par conséquent, si les lapines ont été sélectionnées sur des critères de reproduction, comme par exemple le nombre de portées viables produites dans une vie, la répartition des nutriments est défini comme un compromis optimal entre l'investissement maternel adressé à la portée existante et celle à venir, afin de maximiser le nombre de portées viables produites dans une vie. D'autre part, la constitution d'une lignée en faisant une sélection très intensive dès sa création sur la longévité de reproduction a donné des lapines qui sont caractérisées pour leur plus grande robustesse à des variations de l'environnement. La répartition des nutriments spécifique chez ces femelles robustes leur permet de mieux faire face aux défis de la reproduction, environnementaux et immunologiques qui pourraient se présenter au cours de leur carrière productive, ce qui pourrait expliquer leur plus longue espérance de vie dans l'élevage.

Remerciements

Cette étude a été réalisée grâce aux travaux développés durant la dernière décennie et avec l'aide de différentes subventions du Ministère Espagnol de la Science et de l'Innovation (AGL2000-0595-C03-03, AGL 2004-02710, AGL2008-00273 et AGL2011-30170-C02 -01).

Références

ABECIA, L., FONDEVILA, M., BALCELLS, J., MCEWAN, N.R., 2007. The effect of lactating rabbit does on the development of the caecal microbial community in the pups they nurture. *J. Appl. Microbiol.* 103:557-564.

ANDERSEN, J.B., FRIGGENS, N.C., SEJRSEN, K., SØRENSEN, M.T., MUNKSGAARD, L., INGVAERTSEN, K.L., 2003. The effects of low vs. high concentrate level in the diet on

performance in cows milked two or three times daily in early lactation. *Livest. Prod. Sci.* 81:119-128.

- BAUMAN, D.E., 2000. Regulation of nutrient partitioning during lactation: homeostasis and homeorhesis revisited. In: P.B. Cronjé (ed). *Ruminant physiology: digestion, metabolism, growth and reproduction.* CAB International, Wallingford, UK, pp. 311-328.
- BASELGA, M., 2004. Genetic improvement of meat rabbits. Programmes and diffusion. In *Proc.: 8th World Rabbit Congress, 7-10 September, 2004. Puebla, México, 1-13.*
- BEILHARZ, R.G., 1998. Environmental limit to genetic change. An alternative theorem of natural selection. *J. Anim. Breed. Genet.* 115:433-437.
- BÉLANGER, C., LUU-THE, V., DUPONT, P., TCHERNOF, A., 2002. Adipose tissue intracrinology: potential importance of local androgen/estrogen metabolism in the regulation of adiposity. *Horm. Metab. Res.* 34:737-745.
- BOLET, G., FORTUN-LAMOTHE, L., 2002. Relationship between body condition and reproductive performances in rabbit does. In *Proc.: 3rd Meeting of Workgroups 3 and 4. COST Action 848, 24-25 October, 2002. Ispra, Italy, Comm. no. 23.*
- BRANDT, H., VON BREVERN, N., GLODEK, P., 1999. Factors affecting survival rate of crossbred sows in weaner production. *Livest. Prod. Sci.* 57:127-135.
- BRECCHIA, G., BONANNO, A., GALEATI, G., FEDERICI, C., MARANESI, M., GOBBETTI, A., ZERANI, M., BOITI, C., 2006. Hormonal and metabolic adaptation to casting: Effects on the hypothalamic-pituitary-ovarian axis and reproductive performance of rabbit does. *Domest. Anim. Endocrin.* 31:105-122.
- BROSTER, W.H., BROSTER, V.J., 1998. Body score of dairy cows. *J. Dairy Res.* 65:155-173.
- CAMACHO, J., BASELGA, M., 1990. Genetic correlation between reproductive and growth traits in rabbits. In *Proc.: 4th World Congress on Genetics Applied to the Livestock Production, 23-27 July, 1990. Edinburgh, Scotland, 16:366-369.*
- CARABAÑO, R., BADIOLA, I., LICOIS, D., GIDENNE, T., 2006. The digestive ecosystem and its control through nutritional or feeding strategies. In: L. Maertens, P. Coudert (eds). *Recent advances in rabbit sciences.* ILVO, Merelbeke, Belgium, pp. 211-228.
- CARABAÑO, R., BADIOLA, I., CHAMORRO, S., GARCÍA, J., GARCÍA-RUIZ, A.I., GARCÍA-REBOLLAR, P., GOMEZ-CONDE, M.S., GUTIÉRREZ, I., NICODEMUS, N., VILLAMIDE, M.J., DE BLAS, J.C., 2008. New trends in rabbit feeding: Influence of nutrition on intestinal health. *Spanish J. Agri. Res.* 6:15-25.
- CARABAÑO, R., VILLAMIDE, M.J., GARCÍA, J., NICODEMUS, N., LLORENTE, A., CHAMORRO, S., MENOYO, D., GARCÍA-

- REBOLLAR, P., GARCÍA-RUIZ, A.I., DE BLAS, J.C., 2009. New concepts and objectives for protein-amino acid nutrition in rabbits: a review. *World Rabbit Sci.* 17:1-14.
- CARTUCHE, L., PASCUAL, M., GÓMEZ, E.A., BLASCO, A. 2013. Estimación de pesos económicos en un sistema de producción de conejos de carne. In Proc.: 38 Symposium de Cunicultura, 30-31 May, 2013. Zamora, Spain, 8-11.
- CASTELLINI, C., DAL BOSCO, A., CARDINALI, R., 2006. Effect of post-weaning rhythm on the body fat and performance of rabbit does. *Reprod. Nutr. Dev.* 46:195-204.
- DE GREEF, K.H., JANSS, L.L.G., VEREIJKEN, A.L.J., PIT, R., GERRITSEN, C.L.M., 2001. Disease-induced variability of genetic correlations: Ascites in broilers as a case study. *J. Anim. Sci.* 79:1723-1733.
- DE VRIES, M.J., VEERKAMP, R.F., 2000. Energy balance of dairy cattle in relation to milk production variables and fertility. *J Dairy Sci.* 83:62-69.
- DOURMAD, J.Y., ETIENNE, M., PRUNIER, A., NOBLET, J., 1994. The effect of energy and protein-intake of sows on their longevity: a review. *Livest. Prod. Sci.* 40:87-97.
- DU PLESSIS, S.S., CABLER, S., MCALISTER, D.A., SABANEH, E., AGARWAL, A., 2010. The effect of obesity on sperm disorders and male infertility. *Nat. Rev. Urol.* 7:153-61.
- ESTANY, J., VILLALBA, D., TIBAU, J., SOLER, J., BABOT, D., NOGUERA, J.L., 2002. Correlated response to selection for litter size in pigs: I. Growth, fat deposition, and feeding behaviour traits. *J. Anim. Sci.* 80:2556-2565.
- FERRIAN, S., GUERRERO, I., BLAS, E., GARCÍA-DIEGO, F.J., VIANA, D., PASCUAL, J.J., CORPA, J.M., 2012. How selection for reproduction or foundation for longevity could have affected blood lymphocyte populations of rabbit does under conventional and heat stress conditions. *Vet. Immunol. Immunop.*, 150: 53-60.
- FORTUN-LAMOTHE, L., 1997. Effects of dietary fat on reproductive performance of rabbit does: A review. *World Rabbit Sci.* 5:33-38. Fortun-Lamothe, L., 2006. Energy balance and reproductive performance in rabbit does. *Anim. Reprod. Sci.* 93:1-15.
- FORTUN, L., LEBAS, F., 1994. Effets de l'origine et de la teneur en energie de l'aliment sur les performances de reproduction de lapines primipares saillies post partum. Premiers resultats. In Proc.: 6^{èmes} Journées de la Recherche Cunicole, 6-7 Décembre 1994. La Rochelle, France, 285-292.
- FRIGGENS, N.C., 2003. Body lipid reserve and the reproduction cycle: towards a better understanding. *Livest. Prod. Sci.* 83:219-236.
- FRIGGENS, N.C., NEWBOLD, J.R., 2007. Towards a biological basis for predicting nutrient partitioning: the dairy cow as an example. *Animal* 1:87-97.
- GAGLIOSTRO, G., CHILLIARD, Y., 1991. Duodenal rapeseed oil infusion in early and midlactation dairy cows. 2. voluntary intake, milk production, and composition. *J. Dairy Sci.* 74:499-509.
- GARCÍA, M.L., BASELGA, M., 2002a. Estimation of genetic response to selection in litter size of rabbits using a cryopreserved control population and genetic trends. *Livest. Prod. Sci.* 74:45-53.
- GARCÍA, M.L., BASELGA, M., 2002b. Estimation of correlated response on growth traits to selection in litter size of rabbits using a cryopreserved control population and genetic trends. *Livest. Prod. Sci.* 78:91-98.
- GARCÍA, J., GÓMEZ-CONDE, M.S., CHAMORRO, S., NICODEMUS, N., DE BLAS, J.C., CARABAÑO, R., PÉREZ DE ROZAS, A., BADIOLA, I., 2005. Proyecto INIA sobre enteropatía mucoide: resultados sobre las investigaciones en nutrición. In Proc.: XXX Symposium de Cunicultura, 19-20 May, 2005. Valladolid, Spain, 157-165.
- GARCÍA-XIMÉNEZ, F., VICENTE, J.S., CIFRE, P., BASELGA, M., 1996. Foundation of a maternal rabbit line using hysterectomy and embryo cryopreservation. In Proc.: 6th World Rabbit Congress, 9-12 July, 1996. Toulouse, France, Vol. 1, 285-288.
- GARNSWORTHY, P.C., TOPPS, J.H., 1982. The effect of body condition of dairy cows at calving on their food intake and performance when given complete diets. *Anim. Prod.* 35:113-119.
- GARREAU, H., SZENDRO, ZS., LARZUL, C., ROCHAMBEAU, H. DE., 2000. Genetic parameters and genetic trends of growth and litter size traits in the White Pannon breed. In Proc.: 7th World Rabbit Congress, 4-7 July, 2000. Valencia, Spain. Vol. A, 403-408.
- GARREAU, H., LARZUL, C., DUCROCQ, V., 2001. Analyse de longévité de souche de lapins INRA 1077. In Proc.: 9^{èmes} Journées de la Recherche Cunicole, 28-29 Novembre, 2001. Paris, France, 217-220.
- GARREAU, H., PILES, M., LARZUL, C., BASELGA, M., ROCHAMBEAU, H. DE., 2004. Selection of maternal lines: last results and prospects. In Proc.: 8th World Rabbit Congress, 7-10 September 2004. Puebla, Mexico, 14-25.
- GIDENNE, T., GARCÍA, J., 2006. Nutritional strategies improving the digestive health of the weaned rabbit. In: Maertens L., Coudert P. (eds). Recent advances in rabbit sciences. ILVO, Merelbeke, Belgium, pp. 211-227.
- GLAZIER, D.D., 2009. Trade-offs. In: Rauw W.M. (ed). Resource allocation theory applied to farm animal production. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 44-60.
- GÓMEZ, E., RAFEL, O., RAMÓN, J., BASELGA, M., 1996. A genetic study on a line selected on litter size at weaning. In Proc.: 6th World Rabbit Congress. 9-12 July, 1996. Toulouse, France, Vol. 2, 289-292.
- GÓMEZ, E.A., RAFEL, O., RAMON, J., 1998. Genetic relationships between growth and litter size traits at first parity in a specialized dam line. In Proc.: 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 11-16 January, 1998, University of New England, Armidale, UK, 25:552-555.
- GUERRERO, I., FERRIAN, S., BLAS, E., PASCUAL, J.J., CANO, J.L., CORPA, J.M., 2010. Evolution of the peripheral blood lymphocyte populations in multiparous rabbit does with two reproductive management rhythms. *Vet. Immunol. Immunop.* 140:75-81.
- GUNN, R.G., SIM, D., HUNTER, E.A., 1995. Effects of nutrition in utero and in early life on the subsequent lifetime reproductive performance of Scottish Blackface ewes in two management systems. *Anim. Sci.* 60:223-230.
- HAMMOUD, A.O., GIBSON, M., PETERSON, C.M., MEIKLE, A.W., CARRELL, D.T., 2008. Impact of male obesity on infertility: a critical review of the current literature. *Fertil. Steril.* 90:897-904.
- HOLL, J.W., ROBISON, O.W., 2003. Results from nine generations of selection for increased litter size in swine. *J. Anim. Sci.* 81:624-629.
- KHALIL, M.H., BASELGA, M., 2002. Rabbit genetic resources in Mediterranean countries. *Options Méditerranéennes. Série B. Etudes et Recherches; n. 38. CIHEAM-IAMZ. Zaragoza. Spain.* 262 pp.
- KNAP, P.W., 2005. Breeding Robust Pigs. *Aust. J. Exp. Agr.* 45:763-773.
- KNAP, P.W., RAUW, W.M., 2009. Selection for high production in pigs. In: Rauw W.M. (ed). Resource allocation theory applied to farm animal production. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 210-229.
- LAMPO, P., VAN DER BROECK, L., 1975. The influence of heritability of some breeding parameters and the correlation between parameters with rabbit. *Archiv. Geflügelkunde* 39:208-211.
- LARZUL, C., GONDRET, F., COMBES, S., ROCHAMBEAU, H., DE., 2005. Divergent selection on 63-day body weight in the rabbit: response on growth, carcass and muscle traits.

- Genet. Sel. Evol. 37:105-122.
- LEBAS, F., 2000. Biología (Biology). In: Enfermedades del conejo. Rosell J.M. (ed). Mundi-Prensa Libros S.A., Madrid, Spain, Vol. 1, pp. 55-126.
- LIU, G., DUNNINGTON, E.A., SIEGEL, P.B., 1995. Correlated responses to long-term divergent selection for eight-week body weight in chickens: growth, sexual maturity, and egg production. *Poultry Sci.* 74:1259-1268.
- LÓPEZ-SERRANO, M., REINSCH, N., LOOFT, H., KALM, E., 2000. Genetic correlation of growth, perirenal fat thickness and exterior with stayability in Large White and Landrace sows. *Livest. Prod. Sci.* 64:121-131.
- LYNCH, M., WALSH, B., 1998. Genetics and analysis of quantitative traits. Sinauer Associates Inc.
- MAERTENS, L., 1992. Rabbit nutrition and feeding: a review of some recent developments. *J. Appl. Rabbit Res.* 15:810-818.
- MARTIN, O., SAUVANT, D., 2010. A teleonomic model describing performance (body, milk and intake) during growth and over repeated reproductive cycles throughout the lifespan of dairy cattle. 1. Trajectories of life function priorities and genetic scaling. *Animal* 4:2030-2047.
- MCNAMARA, J.M., HOUSTON, A.I., 1990. The value of fat reserves and the trade-off between starvation and predation. *Acta Biotheor.* 38:37-61.
- MOCE, M.L., SANTACREU, M.A., CLIMENT, A., BLASCO, A., 2004. The effect of divergent selection for uterine capacity on fetal and placental development at term in rabbits: Maternal and embryonic genetic effects. *J. Anim. Sci.* 82:1046-1052.
- MOURA, A.S.A.M.T., KAPS, M., VOGT, D.W., LAMBERSON, W.R., 1997. Two-way selection for daily gain and feed conversion in a composite rabbit population. *J. Anim. Sci.* 75:2344-2349.
- NAGAI, J., LIN, C.Y., SABOUR, M.P., 1995. Lines of mice selected for reproductive longevity. *Growth Develop. Aging* 59:79-91.
- NICODEMUS, N., GARCÍA, J., CARABAÑO, R., DE BLAS, J.C., 2007. Effect of substitution of a soybean hull and grape seed meal mixture for traditional fiber sources on digestion and performance of growing rabbits and lactating does. *J. Anim. Sci.* 85:181-187.
- NIELSEN, H.M., FRIGGENS, N.C., LØVENDAHL, P., JENSEN, J., INGVAERTSEN, K.L., 2003. Influence of breed, parity, and stage of lactation on lactational performance and relationship between body fatness and live weight. *Livest. Prod. Sci.* 79:119-133.
- NOORDWIJK, A.J., DE JONG, G., 1986. Acquisition and allocation of resources: their influence on variation in life history tactics. *Am. Nat.* 128:137-142. NRC., 1989. Nutrient requirements of dairy cattle. In: National Research Council. 6th Edition. National Academy Press, Washington, D.C., USA. 157 pp.
- OFTEDAL, O.T., 2000. Use of maternal reserves as a lactation strategy in large mammals. *Proc. Nutr. Soc.* 59:99-106.
- ORENGO, J., PILES, M., RAFEL, O., RAMON, J., GÓMEZ, E.A., 2009. Crossbreeding parameters for growth and feed consumption traits from a five diallel mating scheme in rabbits. *J. Anim. Sci.* 87:1896-1905.
- PARIGI-BINI, R., XICCATO, G., CINETTO, M., 1990. Energy and protein retention and partition in pregnant and non-pregnant rabbit does during the first pregnancy. *Cuni-Sciences* 6:19-29.
- PARIGI-BINI, R., XICCATO, G., DALLE ZOTTE, A., CASTELLINI, C., STRADAIOLI, G., 1996. Effect of remating interval and diet on the performance and energy balance of rabbit does. In Proc.: 6th World Rabbit Congress, 9-12 July, 1996. Toulouse, France, Vol. 1, 253-258.
- PARTRIDGE, L., FOWLER, K., 1992. Direct and correlated responses to selection on age at reproduction in *Drosophila Melanogaster*. *Evolution* 46:76-91.
- PASCUAL, J.J., 2004. Animal and feeding factors affecting voluntary feed intake of reproductive rabbit does. In Proc.: 55th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, 5-9 September, 2004. Bled, Slovenia, 10:176.
- PASCUAL, J.J., 2006. Nutrition-reproduction-body condition of rabbit does considering rabbit selection for litter size and longevity. *Alpharma Rabbit Symposium*, Madrid, Spain, 27 pp.
- PASCUAL, J.J., CERVERA, C., BLAS, E., FERNÁNDEZ-CARMONA, J., 1998. Effect of the high fat diets on the performance and food intake of primiparous and multiparous rabbit does. *Anim. Sci.* 66:491-499.
- PASCUAL, J.J., TOLOSA, C., CERVERA, C., BLAS, E., FERNÁNDEZ-CARMONA, J., 1999. Effect of diets with different digestible energy content on the performance of rabbit does. *Anim. Feed Sci. Technol.* 81:105-117.
- PASCUAL, J.J., CERVERA, C., FERNÁNDEZ-CARMONA, J., 2000. The effect of dietary fat on the performance and body composition of rabbits in their second lactation. *Anim. Feed Sci. Technol.* 86:191-203.
- PASCUAL, J.J., MOTTA, W., CERVERA, C., QUEVEDO, F., BLAS, E., FERNÁNDEZ-CARMONA, J., 2002. Effect of dietary energy source on the performance and perirenal fat thickness evolution of primiparous rabbit does. *Anim. Sci.* 75:267-279.
- PASCUAL, J.J., CERVERA, C., BLAS, E., FERNÁNDEZ-CARMONA, J., 2003. High energy diets for reproductive rabbit does: effect of energy source. *Nutrition Abstracts and Reviews. Series B: Livestock Feeds and Feeding* 73:27R-39R.
- PASCUAL, J.J., XICCATO, G., FORTUN-LAMOTHE, L., 2006. Strategies for doe's corporal condition improvement – relationship with litter viability and career length. In: Maertens L., Coudert P. (eds). *Recent advances in rabbit sciences*. ILVO, Mellebeke, Belgium, pp. 247-258.
- PASCUAL, M., PLA, M., 2007. Changes in carcass composition and meat quality when selecting rabbits for growth rate. *Meat Sci.* 77:474-481.
- PEREDA, N.L., 2010. Evaluación de la técnica del análisis de impedancia bioeléctrica para predecir la composición corporal: aplicación en conejas sometidas a diferentes sistemas de alimentación durante la recría. Ph.D. Thesis. Universidad Politécnica de Madrid. Spain, 196 pp.
- PILES, M., TUSELL, L., 2012. Genetic correlation between growth and female and male contributions to fertility in rabbit. *J. Anim. Breed. Genet.* 129:298-305.
- PILES, M., GÓMEZ, E.A., RAFEL, O., RAMON, J., BLASCO, A., 2004. Elliptical selection experiment for the estimation of genetic parameters of the growth rate and feed conversion ratio in rabbits. *J. Anim. Sci.* 82:654-660.
- QUEVEDO, F., PASCUAL, J.J., BLAS, E., CERVERA, C., 2003. Influencia de la madre sobre el crecimiento y la mortalidad de los gazapos en cebo. In Proc.: XXVIII Symposium de Cunicultura, 2-4 April, 2003. Alcañiz, Spain, 115-122.
- QUEVEDO, F., CERVERA, C., BLAS, E., BASELGA, M., COSTA, C., PASCUAL, J.J., 2005. Effect of selection for litter size and feeding programme on the performance of young rabbit females during rearing and first pregnancy. *Anim. Sci.* 80:161-168.
- QUEVEDO, F., CERVERA, C., BLAS, E., BASELGA, M., PASCUAL, J.J., 2006a. Long-term effect of selection for litter size and feeding programme on the performance of reproductive rabbit does. 1. Pregnancy of multiparous does. *Anim. Sci.* 82:739-750.
- QUEVEDO, F., CERVERA, C., BLAS, E., BASELGA, M., PASCUAL, J.J., 2006b. Long-term effect of selection for litter size and feeding programme on the performance of reproductive rabbit does. 2. Lactation and growing period. *Anim. Sci.* 82:751-762.

- RANDI, E., SCOSSIROLI, R.E., 1980. Genetic analysis of production traits in Italian New Zealand White and California pure-bred populations. In Proc: 2nd World Rabbit Congress, 17-18 April, 1980. Barcelona, Spain, Vol. 1, 192-201.
- RAUW, W.M., KANIS, E., NOORDHUIZEN-STASSEN, E.N., GROMMERS, F.J., 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci.* 56:15-33.
- REVELL, D.K., WILLIAMS, I.H., MULLAN, B.P., SMITS, R.J., 1994. Body fatness influences voluntary feed intake and live weight loss during lactation in primiparous sows. *J. Anim. Sci.* 72:389.
- REZNICK, D., NUNNEY, L., TESSIER, A., 2002. Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction. *Trends Ecol. Evol.* 15:421-425.
- RINALDO, D., BOLET, G., 1988. Effect of selection for litter size at weaning on reproductive life of female rabbits. In Proc.: 4th World Rabbit Congress, 10-14 October, 1988. Budapest, Hungary, Vol. 1, 269-275.
- ROCHAMBEAU, H., DE BOLET, G., TUDELA, F., 1994. Long term selection. Comparison of two rabbit strains. In Proc.: 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 7-12 August, 1994. Guelph, Canada, 257-260.
- ROMMERS, J.M., MEIJERHOF, R., NOORDHUIZEN, J.P.T.M., KEMP, B., 2004. Effect of feeding program during rearing and age at first insemination on performances during subsequent reproduction in young rabbit does. *Reprod. Nutr. Dev.* 44:321-332.
- ROSELL, J.M., 2003. Health status of commercial rabbitries in the Iberian peninsula. A practitioner's study. *World Rabbit Sci.* 11:157-169.
- ROSELL, J.M., DE LA FUENTE, L.F., 2009. Culling and mortality in breeding rabbits. *Prev. Vet. Med.* 88:120-127.
- ROYAL, M.D., PRYCE, J.E., WOOLLIAMS, J.A., FLINT, P.F., 2002. Genetic relationships between commencement of luteal activity postpartum and calving interval, production, body condition score and linear type traits in holstein-friesians. In Proc.: 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 19-23 August, 2002. Montpellier, France, 30:705-708.
- SÁNCHEZ, J.P., BASELGA, M., DUCROCQ, V., 2006. Genetic and environmental relationships between longevity and litter size in rabbits. *J. Anim. Breed. Genet.* 123:180-185.
- SAVIETTO, D., 2013. Environmental and genetic factors driving robustness in reproductive rabbit does. Ph.D. Thesis. Universidad Politécnica de Valencia. Valencia, Spain.
- SAVIETTO, D., RÓDENAS, L., MARTÍNEZ-PAREDES, E., MARTÍNEZ-VALLESPÍN, B., GARCÍA-DIEGO, F.J., FERNÁNDEZ, C., PASCUAL, J.J., BLAS, E., CERVERA, C., 2011. Origen genético de las conejas, condiciones ambientales de lactancia y supervivencia de gazapos en el cebadero. In Proc.: XXXVI Symposium de Cunicultura, Peñíscola, 12-13 May, 2011. Castellón, Spain, 65-68.
- SCHINKEL, A.P., RICHERT, B.T., FRANK, J.W., KENDALL, D.C., 1999. Genetic by environmental interactions for pig growth. *Purdue Swine Day Report* 93-103.
- SERENIUS, T., STALDER, K.J., 2004. Genetics of length of productive life and lifetime prolificacy in the Finish Landrace and Landrace and Large White pig populations. *J. Anim. Sci.* 82:3111-3117.
- SHORT, T.H., LAWLOR, T.J., 1992. Genetic parameters of conformation traits, milk yield, herd life in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 75:1987-1998.
- SIEGEL, P.B., HONAKER, C.F., RAUW, W.M., 2009. Selection for high production in poultry. In: Rauw W.M. (ed). Resource allocation theory applied to farm animal production. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 230-242.
- SIGFRIDSON, K., 1996. Feeding for longevity – Strategies for pregnant and lactating sows. In Proc.: NJF-seminar no. 265. Longevity of Sows, 27-28 March, 1996. Research Centre Foulum, Denmark, 46-51.
- THEAU-CLÉMENT, M., 2007. Preparation of the rabbit doe to insemination: a review. *World Rabbit Sci.* 15:61-80.
- THEILGAARD, P., 2006. Prolificacy, reproductive longevity and body reserves in female rabbits examined using selection lines. Ph.D. Thesis. Universidad Politécnica de Valencia. Spain, 126 pp.
- THEILGAARD, P., SANCHEZ, J.P., PASCUAL, J.J., FRIGGENS, N.C., BASELGA, M., 2006. Effect of body fatness and selection for prolificacy on survival of rabbit does. *Livest. Sci.* 103:65-73.
- THEILGAARD, P., SÁNCHEZ, J.P., PASCUAL, J.J., BERG, P., FRIGGENS, N.C. BASELGA, M., 2007. Late reproductive senescence in a rabbit line hyper selected for reproductive longevity, and its association with body reserves. *Genet. Select. Evol.* 39:207-223.
- THEILGAARD, P., BASELGA, M., BLAS, E., FRIGGENS, N.C., CERVERA, C., PASCUAL, J.J., 2009. Differences in productive robustness in rabbits selected for reproductive longevity or litter size. *Animal* 3:637-646.
- THOLEN, E., BUNTER, K.L., HERMESCH, S., GRASER, H.U., 1996. The genetic foundation of fitness and reproduction traits in Australian pig populations 1. Genetic parameters for weaning to conception interval, farrowing interval, and stayability. *Aust. J. Agr. Res.* 47:1261-1274.
- TIBAU, J., BIDANAL, J.P., REIXACH, J., SOLER, N., 2003. Genetic relationship between litter traits, piglet growth and sow feed consumption and body reserves mobilization in Duroc pigs. In Proc.: 54th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, 31 August to 3 September, 2003. Rome, Italy, 363.
- TUDELA, F., HURTAUD, J., GARREAU, H., ROCHAMBEAU, H., 2003. Comparaison des performances zootechniques des femelles parentales issues d'une souche témoin et d'une souche sélectionnée pour la productivité numérique. In Proc.: 10^{èmes} Journées de la Recherche Cunicole, 19-20 November, 2003. Paris, France, 53-56.
- VAN NOORDWIJK, A.J., DE JONG, G., 1986. Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history tactics. *American Naturalist* 128:137-142.
- VEERKAMP, R.F., WINDIG, J.J., CALUS, M.P.L., OUWELTJES, W., DE HAAS, Y., BEERDA, B., 2009. Selection for high production in dairy cattle. In: Rauw W.M. (ed). Resource allocation theory applied to farm animal production. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 243-260.
- VERNON, R.G., DENIS, R.G.P., SØRENSEN, A., 2001. Signals of adiposity. *Domest. Anim. Endocrin.* 21:197-214.
- VOLLEMA, A.R., 1998. Longevity of dairy cows: a review of genetic variances and covariances with conformation. *Anim. Breed. Abstr.* 66:781-802.
- WINDIG, J.J., CALUS, M.P.L., VEERKAMP, R.F., 2005. Influence of herd environment on health and fertility and their relationship with milk production. *J. Dairy Sci.* 88:335-347.
- XICCATO, G., 1996. Nutrition of lactating does. In Proc.: 6th World Rabbit Congress, 9-12 July, 1996. Toulouse, France, Vol. 1, 29-47.
- XICCATO, G., PARIGI-BINI, R., DALLE ZOTTE, A., CARAZZOLO, A., COSSU, M.E., 1995. Effect of dietary energy level, addition of fat and physiological state on performance and energy balance of lactating and pregnant rabbit does. *Anim. Sci.* 61:387-398.
- XICCATO, G., BERNARDINI, M., CASTELLINI, C., DALLE ZOTTE, A., QUEAQUE, P.I., TROCINO, A., 1999. Effect of postweaning feeding on the performance and energy balance of female rabbits at different physiological states. *J. Anim. Sci.* 77:416-426.
- YALCIN, S., OZKAN, S., TURKMUT, L., SIEGEL, P.B., 2001. Responses to heat stress in commercial and local broiler stocks. 1. Performance traits. *Brit. Poultry Sci.* 42:149-152

