

Evaluation génétique des caractères de fertilité femelle chez les bovins laitiers

D. BOICHARD, A. BARBAT, M. BRIEND

INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy en Josas Cedex

RESUME – Une évaluation génétique des taureaux laitiers sur la fertilité post-partum de leur filles a été mise en place en juin 1998. Elle repose sur l'analyse de près de 16 millions d'inséminations artificielles réalisées dans les troupeaux soumis au contrôle laitier depuis 1993. Le critère choisi est le résultat (succès ou échec) à chaque insémination. Son héritabilité est faible (1 à 2 %) mais sa variabilité génétique est importante (l'écart type génétique est de 5 points). La corrélation génétique entre fertilité mesurée chez la génisse et en post partum est de 0,5, montrant que ces caractères ne sont donc pas identiques. La fertilité femelle apparaît indépendante de la fertilité mâle. La corrélation génétique avec la production, mesurée en début de lactation, est défavorable (- 0,3 à - 0,5) de sorte que le taux de réussite est actuellement dégradé de - 0,3 à - 0,5 point par an par la sélection laitière.

Le modèle d'évaluation est un modèle bicaractère, considérant le taux de réussite des génisses et des vaches simultanément. Les taureaux sont évalués à partir des performances de leurs filles et petites-filles, après ajustement pour les principaux effets de milieu (troupeau, année, parité, mois, jour, intervalle mise bas insémination, âge, inséminateur, taureau utilisé pour l'accouplement) et de nombreuses interactions. L'index d'un taureau est diffusé si sa précision atteint 0,5, ce qui correspond à environ 120 inséminations post partum sur ses filles. Le poids préconisé de cet index dans l'objectif, proportionnel à l'importance économique du caractère, représente environ 20 % du poids de l'INEL.

Enfin, ce modèle fournit divers sous-produits utiles pour le suivi de la fertilité mâle.

Genetic evaluation for female fertility in dairy cattle

D. BOICHARD, A. BARBAT, M. BRIEND

INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy en Josas Cedex

SUMMARY – A genetic evaluation of dairy bulls for post partum female fertility has been implemented since June 1998. It relies on the analysis of 16 million artificial inseminations in milk recorded herds since 1993. The evaluated trait is the result (success or failure) of each insemination. Its heritability is below 2 % but its genetic standard deviation is high, around 5 %. The genetic correlation between fertility of virgin heifer and post partum fertility is around 0.5 and shows that the two traits are partially different. Male fertility and female fertility are two independent traits. The genetic correlation with production (measured in the beginning of the lactation) is antagonistic (- 0.3 to - 0.5) and, consequently, conception rate is supposed to decrease by - 0.3 to - 0.5 % per year due to dairy selection.

The evaluation model is a sire and maternal grand sire multiple traits model, considering both conception rate of heifers and lactating cows simultaneously. Environmental effects include effects of herd, year, parity, month, week day, calving insemination interval, technician, and service bull), as well as many interactions. Bull proofs are released if their reliability reaches 0.5, corresponding to 120 post partum inseminations on daughters on average. The weight of this index in the breeding objective is proportional to the economic importance of this trait and reaches 20 % of the weight of production traits.

Finally, this evaluation also provides useful by-products for male fertility monitoring.

INTRODUCTION

Jusqu'à présent, la sélection bovine laitière a surtout visé à augmenter la productivité laitière, principalement la quantité de matière protéique, et à améliorer la morphologie de la mamelle. Cependant, dans le contexte actuel de limitation des coûts de production, les caractères dits fonctionnels, comme la longévité au sens large et ses principales composantes comme la fertilité, prennent une importance économique croissante. Ce constat est d'autant plus vrai que certains de ces caractères sont génétiquement et défavorablement associés à la production, de sorte qu'ils sont dégradés sous l'effet de la sélection laitière. L'objectif de sélection est donc progressivement adapté pour prendre en compte de nouveaux caractères fonctionnels, en vue de ralentir, voire d'inverser leur évolution. Ce changement en profondeur nécessite d'abord l'enregistrement systématique et la gestion centralisée de ces caractères. Ainsi, en 1995, la base de données nationale s'est enrichie des données d'insémination artificielle (IA). Ces données de reproduction, combinées avec l'ensemble des autres informations, permettent d'une part une analyse génétique à grande échelle de ces caractères et d'autre part la mise en place d'une évaluation génétique des reproducteurs. L'évaluation génétique est un outil de première importance puisqu'elle permet de caractériser et de classer les reproducteurs, de mesurer les évolutions passées dans les populations et de prévoir leurs évolutions futures. Après la mise en place en 1997 d'évaluations génétiques des taureaux pour la longévité fonctionnelle (Ducrocq, 1997) et les comptages de cellules somatiques (Rupp et Boichard, 1997), cet article présente les résultats d'une première analyse génétique de la fertilité femelle, ainsi que les caractéristiques de l'évaluation génétique mise en place en juin 1998.

1. DÉFINITION DU CARACTÈRE

1.1. DONNÉES DE BASE

Tableau 1 : Effectifs d'IA analysées

Race	IA sur génisses	IA post partum
Holstein	3 021 839	8 959 940
Normande	552 028	1 405 137
Montbéliarde	594 336	1 075 680
Autres races	85 954	178 595

Les données d'IA réalisées depuis 1993 dans les troupeaux au contrôle laitier sont collectées dans la base de données du Centre de Traitement de l'Information Génétique de l'INRA. Ces données brutes se limitent à l'identification de la vache inséminée, du taureau utilisé, de l'inséminateur réalisant l'acte, la date de l'IA, ainsi que diverses données optionnelles comme l'utilisation de semence fraîche ou congelée, d'un traitement hormonal, d'une semence fractionnée... Cette information brute est enrichie avec les données d'identification et de contrôle laitier, en particulier avec les dates de mise bas pour construire différents indicateurs de fertilité. Le tableau 1 présente les effectifs d'IA réalisées avant le 1er mars 1998 et incluses dans l'analyse.

1.2. CHOIX DU CARACTÈRE

L'étape suivante est la définition du caractère à sélectionner, choisi sur des critères biologiques et génétiques.

Parmi les divers critères de mesure de la fertilité et de la fécondité couramment utilisés en gestion technique, la plupart ont des propriétés peu satisfaisantes pour le généticien : certains, comme l'intervalle entre mise bas, ne sont pas disponibles pour tous les animaux ; d'autres, comme le nombre d'IA par fécondation, ou l'intervalle 1^{re}-dernière IA, dépendent de la politique de l'éleveur et du potentiel laitier de la vache : une bonne femelle vide sera réinséminée tandis qu'une femelle plus faible productrice, dans les mêmes conditions, sera plus facilement réformée. Ces problèmes conduisent à des biais difficiles à corriger dans l'évaluation génétique. Au contraire, le taux de réussite à l'IA est toujours disponible et l'objectif est toujours de le maximiser, ce qui limite les sources de biais.

D'autre part, ces différents critères correspondent à différents caractères qui n'ont pas tous la même importance génétique. En première approche, deux composantes de la fécondité, d'une part l'aptitude à ovuler et à exprimer un comportement d'oestrus, d'autre part l'aptitude à développer et maintenir une gestation, peuvent être croisées avec les deux stades physiologiques rencontrés chez la génisse et la vache en lactation, pour définir un minimum de quatre caractères femelles : la précocité de la génisse, la fertilité de la génisse, la vitesse de reprise d'activité sexuelle post partum et la fertilité post partum. La situation chez la génisse n'apparaissant ni limitante, ni dégradée, la sélection doit donc se concentrer sur les performances post partum. D'autre part, la fertilité à l'IA nous apparaît plus limitante que la vitesse de reprise d'activité sexuelle et ce, pour les raisons suivantes : la fertilité est opposée à la productivité laitière et a été sérieusement dégradée au cours des 20 dernières années ; c'est la composante la plus déterminante de l'intervalle entre mise bas ; par ailleurs, même si certaines données semblent indiquer que le comportement d'oestrus est peut-être plus fugace qu'auparavant, les ovulations reprennent généralement largement avant la 1^{re} insémination et ne constituent pas un facteur très limitant ; seul critère mesurable à grande échelle pour estimer la reprise d'activité sexuelle, l'intervalle mise bas 1^{ère} insémination est très dépendant de la politique de l'éleveur et sa pertinence pour améliorer la reprise de cyclicité et le comportement d'oestrus reste à démontrer ; enfin, le taux de réussite à l'IA permet de caractériser à la fois la fertilité femelle et la fertilité mâle (la fécondance du sperme du taureau), avec une analyse simultanée des deux caractères et une procédure de diagnostic unifiée.

Pour toutes ces raisons, le taux de réussite à l'IA chez la femelle en post partum a donc été choisi comme caractère de fertilité femelle à inclure dans l'objectif de sélection. Parallèlement, l'intervalle mise bas 1^{re} IA fait l'objet d'études complémentaires.

1.3. DÉTERMINATION DU RÉSULTAT DE CHAQUE INSÉMINATION

Pour déterminer aussi précisément que possible le résultat (0/1) de chaque IA, les règles suivantes sont utilisées :

- si l'insémination est suivie d'une mise bas, l'insémination fécondante est déterminée par l'insémination la plus proche de la date de fécondation théorique, dans un intervalle de plus ou moins 15 jours, la date théorique étant fonction de la durée de gestation de référence de la race (comprise entre 281 et 291 jours). Toute insémination antérieure à l'insémination fécondante est déclarée non fécondante. Toute insémination postérieure à l'insémination fécondante, ou postérieure à la date de fécondation de référence plus 15 jours, est éliminée. Si deux inséminations sont réalisées dans un intervalle de 3 jours ou moins, seule la première est conservée.

- si l'insémination n'est pas suivie d'une mise bas, la dernière insémination connue est supposée fécondante. Pour les autres, les règles précédentes s'appliquent. De ce fait, dans ces conditions, le caractère s'apparente à un taux de non retour. Cependant, lorsque la durée de lactation est supérieure à 280 jours, la vache est vraisemblablement non gestante et la dernière insémination est donc supposée non fécondante. Enfin, les IA réalisées moins de trois mois avant l'indexation sont éliminées, la prédiction du résultat étant trop aléatoire.

2. DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE

2.1. PARAMÈTRES GÉNÉTIQUES DE LA FERTILITÉ

Tableau 2 : Estimations des paramètres génétiques du taux de réussite à l'IA chez la génisse ou post partum

	Holstein	Normande	Montbéliarde
Nb pères	1910	433	385
Nb vaches	691 947	95 028	78 880
h ² génisse	0,010	0,029	0,062
h ² post partum	0,013	0,012	0,011
corr. génétique	0,52	0,85	0,89

Le taux de réussite à l'IA post partum a une héritabilité comprise entre 1 et 2 % (tableau 2). Cette valeur très faible, en accord avec la littérature (Janson, 1980 ; Jansen, 1986 ; Humblot et Denis, 1986 ; Weller et Ron, 1992 ; Boichard et Manfredi, 1994) indique que la sélection sur ce caractère est difficile et surtout coûteuse. Mais contrairement à l'idée couramment répandue, héritabilité faible ne signifie pas absence de variabilité génétique. Ainsi, l'écart type génétique est d'environ 5 points de réussite à l'IA, ce qui offre des possibilités importantes d'amélioration ou de dégradation.

Le taux de réussite à l'IA est très fortement lié génétiquement aux autres critères de fécondité post partum (intervalles entre mise bas, nombre d'IA par gestation...), illustrant la redondance entre ces caractères. Par contre, la corrélation génétique avec l'intervalle mise bas 1^{re} IA, estimée en races Montbéliarde (- 0,06), Normande (- 0,02) et Holstein (- 0,11), est très faible, suggérant une quasi indépendance génétique entre taux de réussite et reprise d'activité sexuelle.

L'héritabilité du taux de réussite étant faible, se pose le problème de la quantité d'information mobilisable et donc de la précision des index, facteur essentiel de l'efficacité de la sélection. Les performances individuelles ont une valeur prédictive très faible. En conséquence, seuls les taureaux peuvent être raisonnablement caractérisés, sur la base de leur descendance. Pour les évaluer, toutes les IA de leurs filles peuvent être prises en compte, et pas seulement les IA premières. Comme la répétabilité du taux de réussite est faible, de l'ordre de 5%, cette stratégie apporte un complément d'information appréciable, même si elle conduit à un modèle plus complexe pour prendre en compte la sélection des données. Les inséminations sur génisses constituent une autre source d'information disponible précocement. Toutefois, le taux de réussite chez la génisse et le taux de réussite post partum constituent deux caractères partiellement différents, avec une corrélation génétique proche de 0,5 en race Holstein (tableau 2). Des estimations plus élevées sont obtenues en races Normande et Montbéliarde mais leur degré de précision reste limité. Les estimations de la littérature (Janson, 1981 ; Hansen et al, 1983 ; Jansen et al, 1987 ; Oltenacu et al, 1991 ; Weller et Ron, 1992) sont comprises entre 0,3 et 0,7 et sont généralement peu précises. En supposant une valeur de 0,5, cette corrélation est suffisante pour prendre en considération la fertilité des génisses comme prédicteur de la fertilité post partum, mais trop différente de 1 pour supposer qu'il s'agit du même caractère. Par contre, bien que sa répétabilité soit faible, le taux de réussite post partum constitue le même caractère au cours des lactations successives.

Les autres prédicteurs potentiels de la fertilité femelle sont peu utilisables en pratique. Il n'existe aucune relation entre fertilité mâle et fertilité femelle, c'est-à-dire entre fécondance de la semence d'un taureau et fertilité de ses filles, de sorte que les 400 IA réalisées par chaque taureau mis en testage ne peuvent pas servir à prédire la fertilité de ses filles (Jansen, 1986 ; Rahejan et al, 1989 ; Boichard et Manfredi, 1994).

2.2. RELATION AVEC LA PRODUCTION

L'opposition entre taux de réussite et production dépend fortement de la durée de lactation considérée. A partir du 4^e mois, la gestation a un effet dépressif croissant et marqué sur la lactation. D'autre part, la durée de lactation des vaches fécondées précocement, limitée par la fin de la gestation, est généralement inférieure à 305 jours, ce qui induit une opposition artificielle et forte entre fertilité et production de référence. L'opposition réelle entre fertilité et production doit donc être estimée en début de lactation, à partir des 3 ou 4 premiers contrôles laitiers. Même dans ces conditions, la littérature est assez homogène et la corrélation génétique est négative, modérée (Janson et Andreasson, 1981 ; Hansen et al, 1983 ; Van Arendonk et al, 1989) à forte (Berger et al, 1981 ; Boichard et Manfredi, 1994) selon les auteurs. Nos estimations obtenues sur les populations actuelles sont assez modérées (tableau 3). Par contre, les corrélations phénotypiques sont toujours très faibles, comprises entre 0,00 et - 0,05.

Tableau 3. Estimations des corrélations génétiques entre taux de réussite et production laitière

	Holstein	Normande	Montbéliarde
Quantité de lait	-0,32	-0,11	-0,32
Quantité de matière grasse	-0,29	-0,08	-0,35
Quantité de matière protéique	-0,25	-0,11	-0,35

Sur la base de ces estimations, on peut penser que l'opposition entre production et fertilité s'est traduite par une dégradation d'environ - 0,3 à - 0,5 point de réussite chaque année sous l'effet de la sélection laitière. Par ailleurs, les estimations sur les mêmes populations françaises montrent que la production en 100 jours semble génétiquement indépendante de l'intervalle mise bas 1^{re} IA en races Normande et Montbéliarde, tandis qu'un léger antagonisme est observé en race Holstein, plus marqué pour les quantités de lait (0,21) et de matière grasse (0,17) que pour la matière protéique (0,08). La bibliographie mentionne généralement un antagonisme modéré.

3. EVALUATION GÉNÉTIQUE

3.1. MODÈLE

Compte tenu des paramètres génétiques estimés, deux caractères distincts sont considérés conjointement dans une analyse bicaractère, la fertilité des génisses et la fertilité post partum. L'héritabilité étant très faible, le modèle choisi est un modèle de type père plus grand-père maternel, ce qui signifie que la valeur des mâles est prédite directement à partir des performances de leurs filles et petites-filles. Les parentés entre taureaux sont prises en compte.

Le résultat (0/1) de chaque IA post partum est analysé intra race de vache. En plus des effets génétiques d'intérêt (l'effet du père et du grand-père maternel de la vache), le modèle prend en compte les effets suivants : troupeau, année, inséminateur, mois d'IA, jour de la semaine, numéro de lactation et intervalle mise bas IA, race du taureau et taureau utilisé pour l'accouplement. De nombreuses interactions avec l'année et la région sont également estimées. L'effet milieu permanent affectant la vache est estimé pour prendre en compte la répétabilité et la sélection des données au cours du temps.

Un modèle analogue est considéré pour la fertilité des génisses, dans lequel l'âge à IA remplace l'intervalle mise bas IA.

Les paramètres génétiques considérés sont les suivants : 2 et 5 % pour l'héritabilité et la répétabilité des deux caractères, 0,5 pour leur corrélation génétique, 1 % pour la variance taureau.

L'analyse du taux de réussite, caractère tout-ou-rien, est réalisée avec un modèle linéaire. Bien qu'un modèle à seuil (Gianola et Foulley, 1983) soit théoriquement mieux adapté, Weller et Ron (1992) et Boichard et Manfredi (1994) ont montré que pour la fertilité, dont la moyenne est proche de 50 %, les deux approches donnent des résultats pratiquement identiques. Bien que prédit à partir des deux types de données, chez la génisse et la vache post partum, cet index caractérise la fertilité post partum. Sous-produit de l'analyse, l'index de fertilité des génisses n'est pas publié. En cohérence avec les autres index fonctionnels, l'index édité est exprimé en unité d'écart type génétique. Il varie donc dans une gamme de - 3 à + 3. Une valeur de + 1 correspond à une supériorité génétique du taureau de + 5 % de réussite à l'IA, et donc un effet moyen transmis à ses filles de + 2,5 %. L'index n'est publié que si sa précision (ou carré de la corrélation entre valeur génétique estimée et valeur vraie) est suffisante, le seuil étant fixé, comme pour les autres caractères fonctionnels, à 0,5. En moyenne, ce seuil est atteint avec 120 IA sur vaches, ou 100 IA sur vaches plus 100 IA sur génisses. Il constitue une contrainte importante puisque le premier index fertilité d'un taureau n'est généralement publié qu'un an après la première évaluation laitière. Courant pour les caractères de production, un CD de 0,7 demande environ 400 IA post partum et n'est généralement pas atteint durant la phase de testage.

Ces évaluations génétiques, diffusées pour la première fois en juin 1998, seront calculées deux fois par an en juin et octobre.

3.2. EVOLUTION GÉNÉTIQUE

La corrélation génétique entre production et fertilité étant négative, la majorité des taureaux très laitiers ont des évaluations de fertilité femelle négatives (tableau 4).

Tableau 4 : Evolution du niveau de fertilité femelle (% réussite) des taureaux d'IA en fonction de leur niveau laitier (INEL)

Classe d'INEL	Holstein	Normande	Montbéliarde
Tous	-0,3	-0,1	-0,0
5-15	-0,2	0,9	0,3
25-35	-1,2	-0,6	-0,7
35-45	-1,5	-2,0	-1,2
>45	-2,4	0,2	-2,2

Taureaux d'IA nés de 1987 à 1991

Cette corrélation devrait se traduire par une évolution génétique défavorable. Cependant, pour les filles des taureaux nés entre 1987 et 1991, seuls millésimes connus de façon quasi exhaustive, on ne constate pas de dégradation génétique de la fertilité (tableau 5). Mais le recul reste assez limité et il n'est pas possible de généraliser cette conclusion, qui n'est pas en accord avec les paramètres génétiques estimés à partir de la variabilité intra année et qui peut dépendre de l'impact d'un nombre limité d'origines.

Tableau 5 : Evolution du niveau de fertilité femelle (% réussite) des taureaux d'IA en fonction de leur année de naissance

Année naissance	Holstein	Normande	Montbéliarde
87	-1,3	-1,0	0,0
88	-0,2	-1,3	0,3
89	0,6	0,6	-0,1
90	0,1	0,9	-0,2
91	-0,4	0,0	-0,1

D'une façon générale, mais plus particulièrement lorsque les caractères sont opposés, une sélection par seuils indépendants est à proscrire, au profit d'un index global pondérant chaque caractère par sa valeur économique. Boichard (1990) avait estimé la valorisation d'un point de réussite à l'IA à environ 20 F par vache et par an, ce qui correspond à 100 F par point d'index fertilité.

Tableau 6 : Niveau génétique sur l'INEL et la fertilité femelle (% réussite) des 5% meilleurs taureaux nés depuis 1987 en fonction de l'objectif de sélection

Objectif	Réponse	Holstein	Normande	Montbéliarde
INEL	INEL	46	46	40
	FER	-1,4	-0,7	-1,7
INEL+	INEL	45	45	40
4xFER	FER	-0,6	0,3	0,0

Dans l'attente d'une nouvelle définition des index de synthèse, nous proposons donc de valoriser le point d'index fertilité femelle à 4 points d'INEL environ. Comme le montre le tableau 6, cet objectif limite beaucoup la dégradation de la fertilité avec une réduction de progrès laitier assez minime.

4. EFFETS NON GÉNÉTIQUES

Parallèlement aux index, l'évaluation génétique fournit des estimations pour l'ensemble des effets du modèle. Ainsi, la

fertilité décroît quasi linéairement avec le numéro de lactation (- 1 à 2 % par lactation) ; elle est généralement minimale en hiver avec un creux d'environ - 2 à - 5 % suivant les régions ; elle est très faible juste après le vêlage et s'accroît graduellement jusqu'à 60 jours post partum, puis se stabilise ensuite, sauf en race Holstein où elle continue à augmenter plus lentement ; elle présente un creux de - 2 à - 4 % le lundi quand l'activité d'IA du dimanche est réduite ; enfin, le modèle permet d'estimer les effets taureau et inséminateur. Ces effets qui reflètent la qualité de production et de mise en place de la semence sont transmis aux centres d'insémination, comme outil de suivi de leur activité et de maîtrise de la qualité. Comme pour les index, ces effets constituent un progrès important par rapport aux moyennes brutes de taux de non retour, avec lesquelles la corrélation ne dépasse pas 0,6. En effet, les moyennes brutes sont affectées par certains effets de milieu, en particulier l'âge des femelles inséminées, le mois et le rang d'insémination, tandis que les estimées du modèle prennent en compte ces différents effets. Dans le futur, l'effet taureau-année pourra être remplacé par l'effet éjaculat lorsque cette information sera disponible à grande échelle, permettant alors un suivi fin du processus de production de semence.

CONCLUSION

La mise à disposition d'index pour un nombre croissant de caractères (plus de 20 actuellement) illustre une modification progressive mais profonde du travail de sélection. Autrefois exclusivement orientée vers une augmentation de la productivité, quel qu'en soit le coût biologique et économique sur les autres caractères, la sélection vise toujours la productivité mais cherche maintenant à ne plus dégrader, voire à améliorer, certains caractères fonctionnels qui, pour certains comme la fertilité et la résistance aux mammites, ont atteint des niveaux déjà très bas. Le risque majeur lié à la multiplication de ces index est la dispersion de l'effort de sélection, avec pour résultat l'absence de progrès génétique et donc de rentabilité de la sélection. Il convient donc de définir un objectif de sélection clair dans lequel chaque caractère est pondéré par son importance économique réelle.

Berger, P.J., Shanks, R.D., Freeman, A.E., Laben, R.C., 1981. J. Dairy Sci., 64, 114-122

Boichard, D., 1990. Livest. Prod. Sci., 24, 187-204

Boichard, D., Manfredi E., 1994. Acta Agric. Scand., Sect A, 44, 138-145

Ducrocq, V., 1997. 4^e Renc Rech Rum, 215-218

Gianola, D., Foulley, J.L., 1983. Genet. Sel. Evol, 15, 201-224

Hansen, M., 1979. Livest. Prod. Sci., 6, 309-319

Hansen, L.B., Freeman, A.E., Berger, P.J., 1983. J Dairy Sci., 66, 306-314

Humblot, P., Denis, J.B. 1986. Livest. Prod. Sci., 14, 139-148

Jansen, J. 1986. Livest. Prod. Sci., 15, 153-164

Jansen, J., Van Der Werf, J., De Boer, W., 1987. Livest. Prod. Sci., 17, 337-350

Janson, L., 1980. Acta Agric. Scand., 30, 427-436

Janson, L., 1981. Acta Agric. Scand., 31, 299-312

Janson, L., Andreasson, B., 1981. Acta Agric. Scand., 31, 313-322

Oltenuacu, P., Frick, A., Lindhe, B., 1991. J. Dairy Sci., 74, 264-268

Raheja, K.L., Burnside, E.B., Schaeffer, L.R., 1989. J. Dairy Sci., 72, 2679-2682

Rupp, R., Boichard, D., 1997. 4^e Renc Rech Rum, 211-214

Van Arendonk, J.A.M., Hovenier, R., De Boer, W. 1989. Livest. Prod. Sci., 21, 1-12

Weller, J.I., Ron, M., 1992. J. Dairy Sci., 75, 2541-2548