



HAL
open science

La définition des objectifs de sélection

Florence Phocas

► **To cite this version:**

Florence Phocas. La définition des objectifs de sélection. Génétique des Animaux d'élevage. Diversité et adaptation dans un monde changeant., Quae, 2020. hal-03153836

HAL Id: hal-03153836

<https://hal.inrae.fr/hal-03153836>

Submitted on 26 Feb 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

4

La définition des objectifs de sélection

Florence Phocas

La définition des objectifs est une étape préalable à la mise en place de tout programme de sélection. Après avoir défini ces objectifs, une évaluation génétique des animaux peut être réalisée, permettant de classer les candidats à la sélection sur différents critères et de choisir ceux qui deviendront reproducteurs. Dans ce chapitre, il est donc important d'explicitier les notions d'objectif et de critère de sélection.

Notion d'objectif de sélection

De manière plurielle, les objectifs de sélection correspondent aux aptitudes héréditaires que l'on souhaite améliorer dans la population. Afin de choisir les reproducteurs parmi les candidats à la sélection, on cherchera à résumer cet ensemble de caractères dans une fonction — dite « objectif de sélection » — qui donne une valeur de synthèse des futurs reproducteurs. De manière singulière, l'objectif de sélection d'une population est donc une fonction qui combine les valeurs génétiques « vraies » (mais inconnues) des aptitudes à améliorer pour accroître la valeur ajoutée des animaux pour l'éleveur, la filière ou tout autre niveau d'organisation. Définir cette fonction procure un moyen rationnel de classer les animaux pour choisir ceux qui, à l'échelle de la population, offrent le meilleur compromis entre plusieurs aptitudes d'intérêt économique, environnemental ou social.

Les objectifs de sélection sont des critères d'aide à la décision non seulement pour la sélection des futurs reproducteurs au sein des populations, mais aussi pour le choix de races ou de croisements. Ils permettent aussi d'évaluer l'efficacité attendue ou réalisée d'un programme de sélection. Il est souhaitable de considérer le même objectif pour les trois finalités évoquées ci-dessus. En conséquence, un objectif de sélection doit être décrit à partir de caractéristiques qui peuvent s'appliquer aux individus ou aux populations et pour lesquelles les évolutions génétiques peuvent être prédites.

Il faut distinguer deux raisonnements de nature différente qui sont usuellement menés pour déterminer une fonction des caractères importants à améliorer :

– les *objectifs techniques* consistent à fixer des niveaux de réponse souhaités sur les caractères. Un tel choix d'objectif reflète généralement une connaissance insuffisante du bénéfice économique espéré de la sélection, liée soit à la difficulté d'établir une valeur marchande pour certains caractères, soit à une grande diversité d'objectifs entre acteurs de la sélection et des filières. Le choix d'un objectif technique peut également traduire des phénomènes économiques non linéaires (existence d'un optimum économique déjà atteint ou d'un seuil de rejet de la part des utilisateurs de la population sélectionnée) ;

– les *objectifs économiques* sont élaborés à partir des recettes et des coûts associés à l'amélioration génétique de chaque caractère. Cette fonction peut être très complexe à établir, notamment s'il faut intégrer les intérêts des divers acteurs de la filière concernée ou appréhender l'évolution future du contexte technique, économique et social. Un raisonnement prospectif est pourtant nécessaire, car l'impact de la sélection des reproducteurs n'est visible qu'au niveau de leur descendance, donc par exemple cinq ans après l'action de sélection dans l'espèce bovine.

Une difficulté importante pour définir un objectif de sélection pertinent vient de la multiplicité des acteurs impliqués dans les filières et donc de la diversité, voire de la divergence, de leurs intérêts. Ainsi par exemple, la reproduction est une priorité des sélectionneurs, des accoueurs et des éleveurs de poules (pour la production d'œufs), mais ne concerne pas directement les éleveurs de volailles destinées à la viande. Cette complexité a amené à raisonner les premiers programmes de sélection sous l'angle des objectifs techniques plutôt qu'économiques. En théorie, un objectif technique peut être remplacé par un objectif économique équivalent, qui donne les mêmes réponses à la sélection. Les pondérations obtenues par une telle démarche mettent en évidence certaines aberrations économiques liées à l'utilisation d'un objectif technique établi sans connaissance suffisante du contexte économique. Aussi la détermination d'un objectif économique doit-elle être considérée comme primordiale dans tout programme de sélection.

À partir des années 1990, les programmes de sélection intégrant de plus en plus de caractères, une approche plus globale et raisonnée économiquement des objectifs de sélection s'imposait pour les espèces ayant des programmes collectifs d'amélioration génétique, principalement les ruminants et le porc. En revanche, chez les espèces aquacoles, et encore plus chez les espèces avicoles en situation très concurrentielle entre quelques grands sélectionneurs internationaux, la sélection s'effectue essentiellement sur des objectifs techniques, le but étant de garantir un niveau de performances donné sur chacune des composantes de l'objectif, plutôt que de maximiser le bénéfice attendu de la sélection pour l'éleveur ou le citoyen. Les éleveurs de volailles ont la particularité de ne pas effectuer la reproduction au sein de leur exploitation. La sélection, la reproduction et les choix effectués à ce niveau sont réalisés par d'autres acteurs, et les priorités varient fortement selon le type d'interlocuteurs dans les filières avicoles.

Très souvent, un objectif à la fois technique et économique est envisagé, notamment pour les objectifs incluant des caractères ayant atteint un niveau optimal : le but est alors de maintenir la population à ce niveau optimal, tout en améliorant d'autres caractères génétiquement corrélés aux précédents. Il peut également s'agir d'obtenir un consensus technique entre les acteurs du programme de sélection sur les progrès génétiques relatifs souhaités pour tout ou partie des caractères à améliorer. Des contraintes réglementaires peuvent aussi amener à stabiliser le niveau génétique de certains caractères. Ainsi, par exemple, il est précisé dans la loi norvégienne sur le bien-être animal qu'on ne peut promouvoir de programmes de sélection engendrant des effets défavorables sur l'intégrité physique et mentale des animaux.

Si la démarche prônée par les généticiens pour rationaliser la construction des objectifs de sélection reposait jusqu'à la fin du xx^e siècle sur la modélisation de systèmes de production dont l'efficacité était souvent considérée en termes strictement économiques, des caractères sans valeur économique quantifiable présentent cependant un intérêt indéniable pour l'un des acteurs de la filière (ex. : morphologie, facilité d'élevage) ou pour la société (ex. : bien-être animal, environnement) dans une perspective de développement durable de l'élevage. Depuis le début du xxi^e siècle, les généticiens travaillant sur les animaux proposent des approches fondées sur les sciences humaines et sociales afin d'intégrer dans la fonction « objectif de sélection » diverses contraintes pour assurer conjointement viabilité économique (réduction des coûts de production), équité sociale (conditions de travail des éleveurs, qualité et sécurité alimentaire, bien-être animal) et durabilité écologique (limitation des rejets et des intrants pharmaceutiques). L'objectif de sélection (H) est alors décrit comme une combinaison linéaire associant pondération économique et valeur non marchande (figure 4.1) pour chacune des aptitudes à améliorer.

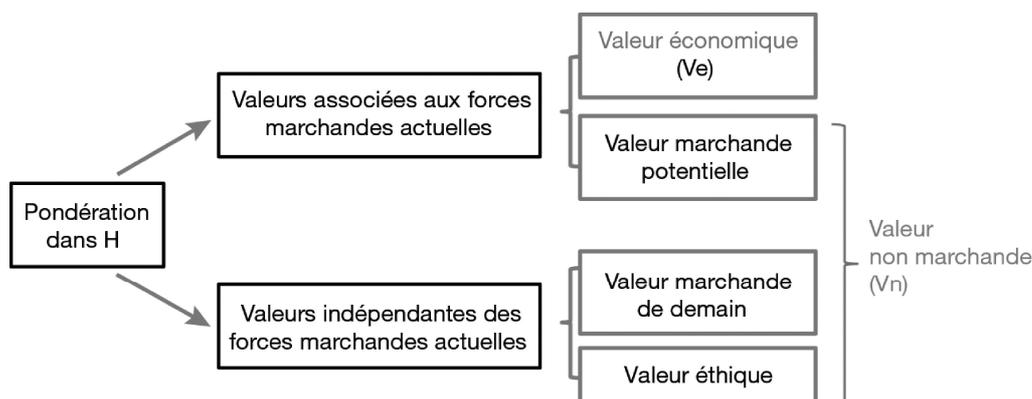


Figure 4.1. Décomposition des valeurs économiques et non marchandes dans la définition de la pondération d'un caractère de l'objectif de sélection (d'après Nielsen *et al.*, 2011).

La « valeur marchande potentielle » correspond par exemple au cas où des études de marché ont montré que les consommateurs étaient prêts à payer pour une amélioration du caractère, mais où un système approprié de certification/labellisation est manquant pour différencier le produit amélioré (ex. : meilleur bien-être animal) du produit qui ne l'est pas. Elle peut aussi correspondre à des législations

en vigueur, mais sans coût financier direct associé. Contrairement à la valeur marchande potentielle, la « valeur marchande de demain » correspond à une situation où les consommateurs ne sont actuellement pas prêts à payer pour le produit amélioré, mais où les décideurs anticipent un futur consentement à payer des consommateurs. Enfin, la « valeur éthique » correspond à une évaluation de la valeur intangible du caractère par l'individu en tant que citoyen, et non plus en tant que producteur ou consommateur.

Principes de définition de l'objectif de sélection

Les différentes approches pour définir des pondérations économiques

La manière la plus simple et la plus fréquente d'exprimer l'objectif de sélection consiste en une fonction linéaire (notée H) des valeurs génétiques (a_i) des k caractères d'intérêt économique :

$$H = \sum_i w_i a_i = w_1 a_1 + w_2 a_2 + \dots + w_k a_k$$

où le coefficient w_i est appelé « pondération économique » du caractère i .

Cette expression correspond à la linéarisation de la fonction économique f que l'on cherche à maximiser par amélioration génétique de la population. La pondération (ou valeur) économique d'un caractère X est définie comme le gain marginal sur la fonction cible f réalisé par l'amélioration d'une unité physique du caractère, les performances des autres caractères restant inchangées, fixées à leurs valeurs moyennes observées dans la population. Elle correspond donc à la dérivée partielle de la fonction f par rapport à la performance moyenne observée pour le caractère X : $w_x = f'(x)$.

Ce gain peut se mesurer en considérant comme critère économique f soit une fonction de profit, c'est-à-dire la différence ($P = R - C$) entre recettes R et coûts C totaux, soit un indice d'efficacité économique, à savoir le ratio C/R . Dans ce second cas, le calcul des pondérations économiques revient à celui qui serait fait sur la fonction de profit correspondante en incluant une contrainte de coûts totaux fixes ou de recettes constantes.

Des objectifs économiques non linéaires peuvent être envisagés, notamment pour des caractères dont l'évolution n'engendre des répercussions biologiques ou économiques défavorables qu'au-delà d'un certain seuil. En général, une linéarisation de la fonction f au voisinage des performances moyennes de la population est efficace et donc souhaitable, à condition d'actualiser régulièrement les coefficients de l'objectif pour prendre en compte l'évolution à long terme des performances moyennes de la population.

Dans le cas le plus courant d'une fonction de profit sans contrainte sur les coûts ou les recettes totales, les pondérations obtenues varient en fonction de la base de calcul (ex. : le produit final, la femelle reproductrice, l'élevage, le capital investi), ce qui pose un dilemme fort pour le choix de l'objectif pertinent en considérant

les différentes dimensions de la filière (unité de produit, animal, producteur, investisseur, consommateur). Sous l'hypothèse d'une économie atteignant un état stationnaire d'équilibre général, les pondérations économiques doivent être évaluées en considérant que la conduite technico-économique de l'élevage est menée de manière optimale, que tous les coûts sont variables et que le profit attendu à long terme est proche de zéro dans une situation d'économie s'approchant d'un état d'équilibre entre les divers acteurs d'un marché concurrentiel. L'anomalie constatée (pondérations des caractères variables selon l'unité de calcul) avec un modèle de profit classique est ainsi éliminée en imposant deux conditions. La première condition est que tout bénéfice supplémentaire consécutif à un changement génétique qui peut être compensé par un redimensionnement de la taille de l'entreprise de production ne doit pas être considéré, car l'amélioration génétique doit permettre sur le long terme une diminution des coûts par unité de produit plutôt qu'une augmentation des recettes : en raison de la loi de l'offre et de la demande, si les quantités produites augmentent, les prix diminuent forcément. Seules les économies de coût par unité de produit doivent donc être incluses en considérant que l'entreprise doit être redimensionnée pour rester à recettes constantes. La deuxième condition est qu'il faut considérer que les ressources sont utilisées avec une efficacité maximale et donc que pour toute variation de production, il faut des changements proportionnels dans les investissements de l'entreprise. Cela signifie que les coûts fixes, comme les coûts variables, doivent être exprimés par unité de produit, plutôt que comme un coût de structure total fixe. Toutefois, ces considérations sont fondées sur l'atteinte d'un équilibre général qui ne peut jamais être atteint en raison d'innovations incessantes, car l'économie parfaite n'existe pas. Ainsi, dans un marché en croissance ou pour une entreprise individuelle, produire plus avec la même infrastructure est avantageux et l'innovation génétique peut permettre un profit certain. Les pondérations économiques dépendent essentiellement du contexte technico-économique, c'est-à-dire principalement des systèmes de production et des cours du marché. Elles ne sont donc valables que pour une période de temps limité. Un raisonnement prospectif sur plusieurs générations est pourtant nécessaire, car l'impact de la sélection des reproducteurs s'opère au niveau de leur descendance, donc plusieurs années après l'action de sélection. Dans une approche dynamique, le nombre d'expressions du caractère amélioré sur un certain laps de temps, dit « horizon d'intérêt », est également à intégrer dans le calcul des pondérations économiques. Il faut notamment considérer le fait que chaque animal de la population n'exprime pas simultanément tous les caractères d'intérêt économique, et qu'il peut les exprimer une seule fois (ex. : sa longévité) ou plusieurs fois (ex. : la production laitière) au cours de sa vie.

Si quelques approches économiques ont été conduites pour calculer les gains marginaux à partir de l'analyse statistique des données économiques des élevages mises en relation avec les performances zootechniques des troupeaux, la double nécessité d'être prospectif dans le calcul des pondérations économiques et de décrire les interrelations biologiques sous-jacentes à l'amélioration génétique des

animaux a rapidement amené à privilégier la modélisation bioéconomique de la fonction de profit. Cette modélisation décrit le cycle de production en considérant les mécanismes physiologiques sous-jacents aux performances des animaux ainsi que l'effet des changements de niveaux génétiques sur ces performances.

La modélisation bioéconomique du profit (souvent évalué au niveau d'un élevage « type ») nécessite d'identifier les caractères zootechniques en jeu et les impacts séparés de chaque caractère sur les composantes élémentaires du profit (coûts, recettes) et sur la taille de l'élevage (surface, effectif) en fonction des systèmes de production, des contraintes rencontrées (biologique, physique, économique, réglementaire) et des stratégies possibles selon l'évolution prévisible du contexte technique et socio-économique. Des contraintes sur les niveaux de production ont été ainsi considérées pour tenir compte des quotas laitiers quand ils avaient cours. Les limites techniques du système de production doivent également être prises en compte. Ainsi, pour un élevage de poisson-chat en système recirculé d'eau, les pondérations économiques de la croissance et de l'efficacité alimentaire dépendent du facteur limitant (dans leur étude, la densité dans les bassins ou la capacité d'épuration du filtre qui régule la charge en ammoniac de l'eau). Si la valeur économique de l'efficacité alimentaire est toujours positive, celle de la croissance peut être nulle en cas de charge en ammoniac limitante.

Vers une approche plus holistique des objectifs de sélection

Intégration de la notion de risque dans la prise de décision

La fonction de profit doit inclure non seulement les effets de l'amélioration génétique sur le long terme, mais aussi l'incertitude sur les gains espérés. La volatilité croissante des prix des marchés des matières premières et des produits animaux engendre une incertitude forte sur le bénéfice attendu.

Par ailleurs, en raison du comportement des acteurs de la sélection face au risque, l'intérêt économique et/ou social d'un programme de sélection n'est pas forcément une fonction linéaire de la réponse à la sélection attendue. Il s'agit alors de considérer les concepts développés en théorie de la décision pour définir des fonctions d'utilité intégrant espérance et variance du profit attendu. Cette notion d'utilité contient deux principes élémentaires : l'aversion pour le risque et la décroissance de l'utilité marginale de la monnaie (l'attrait d'un individu pour un gain donné décroît avec sa fortune initiale).

La théorie de l'utilité espérée du gain a été décrite par Von Neumann et Morgenstern en s'appuyant sur la théorie des jeux et l'aversion pour le risque généralement observée chez les parieurs. On définit l'aversion au risque en termes de préférences avant de la caractériser en termes d'utilité. Imaginons qu'un individu ait le choix entre deux scénarios pour obtenir un gain : le premier est d'accepter un gain fixe de 50 € ; le second est de jouer à pile ou face, la personne recevant 100 € ou rien du tout en fonction du résultat. Pour les deux scénarios, l'espérance du gain est de 50 €. Un individu neutre, insensible à la notion de risque, n'aura pas de préférence

pour l'un ou l'autre scénario ; un individu aimant le risque choisira de lancer la pièce, alors que l'individu montrant une aversion au risque choisira le premier scénario. La théorie de l'utilité dit que l'utilité U associée à une loterie donnant un gain monétaire x (ici 100 €) avec une probabilité de 50 % et un gain y (ici 0,00 €) avec une probabilité 50 % est la moyenne entre les utilités de x et de y :

$$E(U) = [U(x) + U(y)]/2.$$

Peu d'études ont proposé un calcul des pondérations économiques fondé sur un modèle de profit intégrant l'aversion pour le risque. Dans ces approches, les fonctions d'utilité considérées sont des fonctions exponentielles négatives : $U(P) = 1 - \exp(-\lambda P)$, où P est le profit et λ est le coefficient d'aversion pour le risque absolu, encore appelé coefficient d'Arrow-Pratt : $\lambda = -U''(P)/U'(P) > 0$, car la fonction U est croissante et concave en cas d'aversion pour le risque.

Les pondérations économiques intégrant l'évaluation du risque sont calculées comme les dérivées premières de la fonction de profit intégrant le risque $Pr = E(P) - \lambda \text{Var}(P)/2$.

Intégration des attentes sociales et environnementales dans les objectifs de sélection

Les approches méthodologiques pour quantifier la valeur non marchande (figure 4.1) ont été proposées dès la fin des années 1990, mais rarement appliquées dans les programmes de sélection. La partie non marchande peut être établie soit en raisonnant des gains génétiques désirés sur les caractères environnementaux ou bien les réductions de gain acceptées sur les caractères de production, soit par les méthodes d'évaluation contingente et les expériences de choix visant à estimer le consentement à payer du consommateur. Dans ces dernières approches, il est souvent difficile pour les citoyens-consommateurs d'associer précisément un consentement à payer à un niveau bien quantifié d'amélioration d'un caractère. Par ailleurs, ce sont généralement des expériences de choix hypothétiques dont les réponses peuvent notablement différer des choix qui seraient réellement opérés.

Une autre approche fondée sur une hiérarchisation des préférences déclarées entre caractères et entre acteurs (éleveurs, sélectionneurs, consommateurs...) est envisagée depuis une dizaine d'années pour rendre compte de ces situations complexes. Cette approche, initialement proposée pour définir les objectifs en sélection végétale de manière participative, a ensuite été appliquée dans le cadre de programmes de sélection animale dans certains pays du Sud, où il est difficile de quantifier l'intérêt économique de l'amélioration des caractères et où des dimensions patrimoniales et culturelles entrent en jeu dans les choix effectués. Cette approche a été récemment utilisée chez la truite arc-en-ciel pour définir un consensus dans la hiérarchie des caractères face à des intérêts divergents.

Enfin, au-delà d'une définition de l'objectif de sélection fondée sur les bénéfices économiques et sociaux attendus de l'amélioration génétique, la réduction de l'empreinte écologique doit être partie intégrante de la définition des objectifs de

sélection des populations d'animaux d'élevage au xxi^e siècle. Il s'agit d'inclure, à côté de la valeur économique de chaque caractère, sa valeur environnementale en considérant les enjeux forts de minimisation de la consommation d'énergie, de l'émission de gaz à effet de serre (GES), du potentiel d'acidification ou d'eutrophisation ou de l'utilisation de terres arables. Aujourd'hui, l'analyse du cycle de vie (ACV) est la méthode de choix pour évaluer l'impact de l'ensemble des composantes d'un système de production sur ces différents phénomènes. Par cette approche, il est possible, par exemple, de déterminer la valeur environnementale d'une augmentation de la production laitière ou de la longévité des vaches pour réduire les GES. L'ACV d'un système d'élevage de poisson-chat en circuit fermé montre ainsi que l'amélioration de l'efficacité alimentaire ou de la vitesse de croissance permet simultanément un gain économique et de valeur environnementale en matière d'acidification, de consommation en énergie ou d'émission de GES ; en revanche, seule une amélioration de l'efficacité alimentaire permet de réduire l'eutrophisation, la valeur environnementale de la vitesse de croissance étant nulle dans ce cas.

Notion de critères de sélection et méthodes pour traduire des objectifs de sélection multicaractère en indices de sélection

Les critères de sélection sont les caractères mesurables sur lesquels sont choisis les reproducteurs afin d'atteindre l'objectif de sélection. Ce sont les caractères mesurés pour objectiver la valeur des individus qui sont candidats à la sélection en calculant les index élémentaires, à savoir les valeurs génétiques prédites des caractères contrôlés. Du fait des contraintes liées au coût ou à l'impossibilité de mesurer directement sur les candidats à la sélection certaines aptitudes à améliorer (mesures *post mortem*, performances observées dans un seul sexe comme la production laitière), les caractères inclus dans l'index de sélection ne sont pas nécessairement ceux qui constituent l'objectif de sélection, mais ils doivent au moins en être de bons prédicteurs sur le plan génétique. Dans l'idéal, un bon prédicteur a une héritabilité plus élevée que le caractère objectif, lui est fortement corrélé et peut être mesuré plus précocement dans la vie de l'animal afin de réduire l'intervalle de génération. Par exemple, l'efficacité alimentaire est d'une grande importance économique et environnementale pour la production animale, mais elle est difficilement mesurable sur un grand nombre d'animaux, car la mesure de la consommation alimentaire nécessite une conduite des animaux individualisée ou un investissement dans des dispositifs de mesures individuelles grâce à l'identification électronique des animaux élevés en groupe, et donc des coûts conséquents. L'efficacité alimentaire (objectif de sélection) est donc rarement mesurée. Les mesures (critères de sélection) sont alors effectuées pour des caractères corrélés génétiquement à l'efficacité alimentaire, tels que la vitesse de croissance, le développement musculaire ou les réserves corporelles.

Une fois déterminés les critères de sélection, c'est-à-dire les caractères à mesurer, un indice synthétique de sélection est construit de manière à maximiser la corrélation entre l'indice et l'objectif. L'indice de sélection est le critère sur lequel seront triés les animaux candidats à la reproduction.

Historiquement formalisée par Hazel en 1943 en amélioration génétique des animaux, la théorie des indices de sélection s'appuie sur le modèle génétique infinitésimal pour prédire, par régression linéaire multiple, les valeurs génétiques des animaux à partir de leur propre performance et/ou de performances d'animaux apparentés. Cette théorie suppose que les performances observées (y) sont idéalement corrigées pour tous les effets de milieu. L'établissement d'un indice de sélection nécessite donc deux étapes préliminaires : l'estimation des effets de milieu que l'on peut identifier et enregistrer (effets fixes) et la correction des performances pour ces effets (voir chapitre 5).

Si l'objectif de sélection est de nature technique et correspond au maintien du niveau génétique actuel d'un caractère, l'indice de sélection est alors obtenu selon la théorie des index restreints. Cette approche a été étendue à la construction d'index fondés sur des « gains génétiques désirés » et à la recherche de progrès relatifs proportionnels entre diverses composantes de l'objectif.

Si l'objectif économique de sélection s'écrit sous la forme $H = w'a$, où a est le vecteur des valeurs génétiques à améliorer et w le vecteur des pondérations associées, l'indice de sélection optimal ($I = b'y$) est construit de manière à maximiser la corrélation entre l'indice et l'objectif de sélection.

Quelles que soient les distributions de y et a , la maximisation de la corrélation entre H et I aboutit aux relations suivantes :

$$\text{cov}(H, I) = \text{var}(I) \text{ et } E(H/I) = I, \text{ avec } b = P^{-1}Gw,$$

où P et G sont les matrices de variance-covariance des performances y , et entre composantes de a et y ; b est le vecteur des pondérations des performances qui maximisent la corrélation entre H et I .

Pour des distributions multivariées de y et a , l'indice de sélection maximise la probabilité de bon classement des candidats à la sélection et donc maximise la réponse sur l'objectif de sélection.

Les formules ci-dessus restent valables dans le cas d'une évaluation BLUP en remplaçant le vecteur y par le vecteur des valeurs génétiques prédites \hat{a} , P devenant la matrice de variance-covariance de \hat{a} .

Afin de maximiser la réponse à un cycle de sélection directionnelle sur l'objectif global, il faut sélectionner les reproducteurs dont l'index de synthèse I dépasse un seuil commun à tous les candidats à la sélection. Toutefois, si le souhait n'est pas une réponse maximale sur un objectif global, mais plutôt l'élimination systématique d'animaux avec des défauts génétiques rédhibitoires (ex. : difficulté de vêlage, agressivité), une sélection par seuils est nécessaire (figure 4.2). L'index synthétique favorise en effet le maintien d'animaux extrêmes sur chacune des composantes de l'index de synthèse, ce qui au passage préserve la variabilité génétique.

Par exemple, chez les bovins laitiers, inclure dans l'index de synthèse la résistance aux mammites permet de diminuer nettement l'incidence des mammites, tout en maintenant, voire en améliorant, la réponse économique globale malgré une

légère diminution du progrès génétique sur la production laitière. En revanche, si l'on veut absolument arrêter l'augmentation de l'incidence des mammites en utilisant un index avec restriction, la réponse économique est légèrement dégradée en raison d'une plus forte diminution du progrès génétique réalisable sur la production laitière.

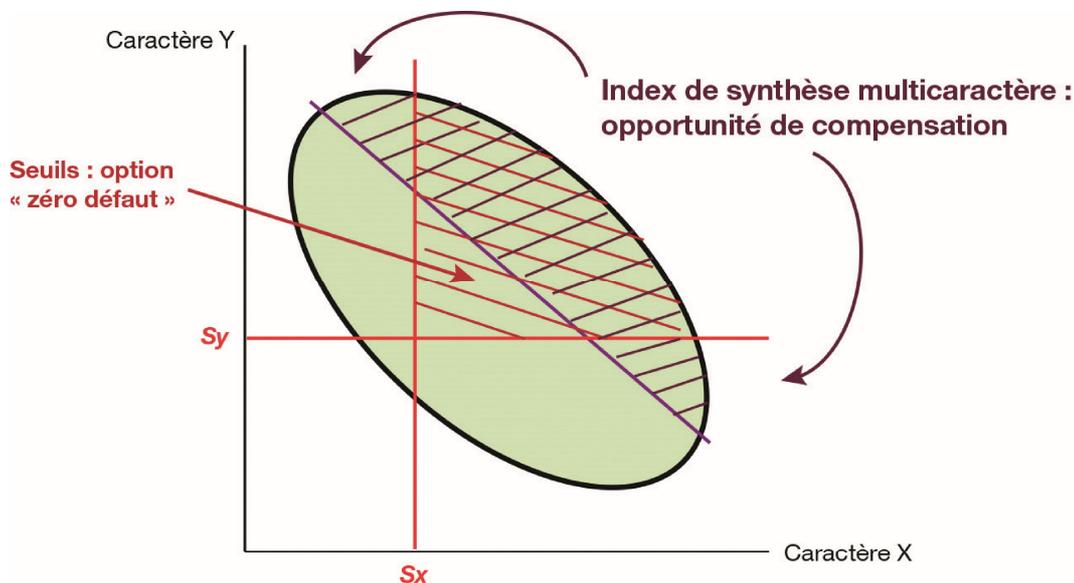


Figure 4.2. Comparaison d'une sélection par seuils indépendants (zone hachurée en rouge : N animaux ayant chacun des valeurs supérieures aux seuils S_x et S_y pour les caractères X et Y) et par index de synthèse (zone hachurée en prune : N animaux ayant la valeur la plus élevée de l'index linéaire I combinant les index élémentaires \hat{a}_x et \hat{a}_y : $I = b_x \hat{a}_x + b_y \hat{a}_y$).

L'évolution des objectifs et des critères de sélection animale

État des lieux

Au sortir de la Seconde Guerre mondiale, l'Europe, et en particulier la France, modernise son agriculture et intensifie sa production agricole pour atteindre l'autosuffisance alimentaire à la fin des Trente Glorieuses. Dans ce contexte, les programmes d'amélioration génétique des animaux d'élevage ont visé une productivité maximale des années 1950 à 1980. La sélection était généralement réalisée à partir de performances enregistrées sur un faible nombre de caractères de production. Toutefois, dès les années 1970-1980, les caractères de composition des produits, comme le taux de muscle des carcasses ou la richesse du lait en matière protéique et en matière grasse, ont été pris en compte (figure 4.3). Depuis les années 1990, les programmes d'amélioration génétique se sont progressivement réorientés. Ainsi, l'objectif premier de la sélection dans de nombreuses filières est aujourd'hui d'améliorer la robustesse des animaux inscrits dans un processus de production. Toutefois, dans les filières de monogastriques, la priorité reste à l'amélioration de la productivité des élevages tout en réduisant les intrants alimentaires, vétérinaires et de main-d'œuvre. La robustesse est un concept associé,

d'une part, à l'amélioration ou au maintien des aptitudes fonctionnelles des animaux telles que la santé, le bien-être et la capacité de reproduction dans un milieu donné d'élevage, et, d'autre part, à l'importance d'interactions génotype × environnement comme indicateur de la capacité d'adaptation des animaux à une large gamme d'environnements. D'un point de vue génétique, l'objectif est de rechercher des animaux robustes, dont les performances sont relativement stables malgré les variations de l'environnement.

Cette réorientation est cruciale pour garantir une adaptation à une plus grande diversité de systèmes de production, pour répondre aux attentes sociétales, et pour faire face aux évolutions défavorables sur des caractères de santé, de survie et de reproduction des animaux constatées dans certaines filières du fait d'un fort degré de spécialisation, induisant *in fine* une moindre efficacité des systèmes de production. Plusieurs de ces caractères dits « fonctionnels » (reproduction, survie et santé) sont pris en compte dans les dispositifs de sélection actuels avec une priorité croissante. Pour plus de précisions sur les caractères considérés, le lecteur pourra se référer à l'état des lieux des objectifs de sélection des programmes de sélection français des espèces avicole, bovine, ovine, caprine et porcine, qui a été réalisé en 2015 dans le cadre d'une étude demandée par le ministère de l'Agriculture, de l'Alimentation et de la Forêt².

La réorientation réalisée a accru fortement le nombre de caractères considérés dans les programmes de sélection, ainsi que l'illustre la figure 4.3 pour les filières de production de lait (A) et de viande (B). Il s'agit alors d'améliorer pour tout système de production une combinaison de caractères ayant trait aux fonctions biologiques de production, de reproduction, de survie et de santé des animaux. Jusqu'à présent, la prise en compte de nouveaux caractères se faisait de manière cumulative dans les programmes de sélection : le nouveau caractère vient en complément des caractères déjà sélectionnés, en faisant évoluer le poids accordé à chaque caractère dans l'objectif de sélection. La diversité des programmes d'amélioration génétique dépend non seulement de la variabilité des contraintes biologiques des espèces et de leurs milieux d'élevage, mais aussi des types de production et du degré d'antagonisme génétique entre caractères au sein des objectifs de sélection. Pour bénéficier sur le produit terminal de l'effet d'hétérosis et surtout de la complémentarité entre des aptitudes génétiquement antagonistes (ex. : les aptitudes de reproduction et de production), les programmes d'amélioration génétique dans les espèces avicoles et porcine sont des programmes de croisement de lignées paternelles et maternelles spécialisées, alors que l'essentiel des programmes de sélection des espèces aquacoles et de ruminants sont des programmes intra-population visant une production en race pure. Si les programmes d'amélioration génétique par le croisement offrent une grande flexibilité structurelle pour adapter les caractéristiques du produit terminal, ils nécessitent cependant de maintenir

² <http://agriculture.gouv.fr/outils-et-leviers-pour-favoriser-le-developpement-dune-genetique-animale-adaptee-aux-enjeux-de-lagro>.

un nombre suffisant de lignées pures en sélection en faisant continuellement évoluer leurs objectifs et leurs critères de sélection, notamment pour améliorer la robustesse des animaux.

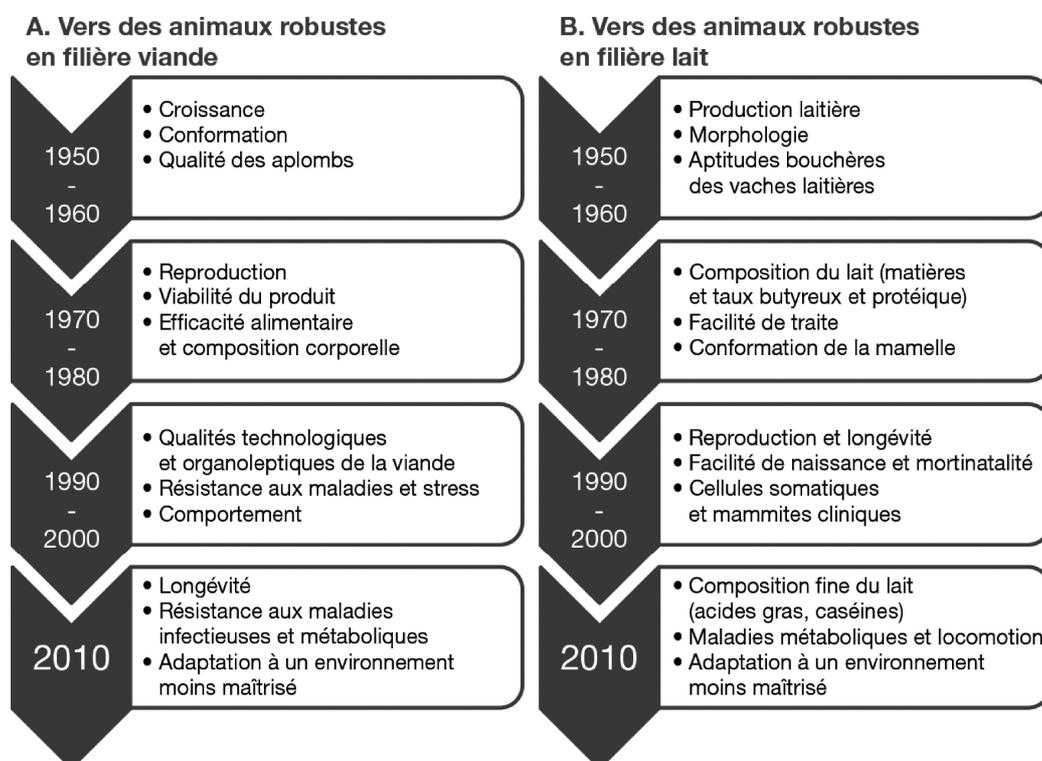


Figure 4.3. Historique simplifié de la mise en œuvre de nouveaux critères de sélection dans les programmes de sélection des volailles, porcs ou ruminants pour la production de viande (A) ou de lait (B).

Les « nouveaux » caractères à intégrer dans les objectifs et critères de sélection

Les nouveaux caractères à inclure dans les objectifs et critères de sélection animale sont fortement liés aux enjeux du développement durable des filières d'élevage au XXI^e siècle.

Économiser les ressources naturelles et réduire l'impact environnemental de l'élevage

Face à l'accroissement de la population humaine mondiale et de sa demande en protéines animales, il faut limiter la compétition pour l'usage des terres et réduire l'empreinte écologique des élevages en optimisant la transformation des ressources alimentaires en produits, tout en valorisant des ressources alimentaires locales et peu concurrentielles de l'alimentation humaine. Dès lors que l'on peut mesurer de manière fiable les quantités ingérées, on sait depuis longtemps sélectionner sur l'indice de consommation (ratio de la quantité d'aliment consommée et la quantité de viande, lait ou œufs produite) ou la consommation résiduelle (écart entre la consommation théorique d'après les performances de production et la consommation réelle) pour améliorer l'efficacité de l'utilisation de l'aliment.

À l'exception majeure des espèces aquacoles, la question n'est donc plus vraiment la mesure de l'efficacité alimentaire elle-même, mais plutôt la composition de la ration utilisée pour cette mesure. Il faut rechercher des animaux plus efficaces, ingérant et valorisant mieux l'herbe et les fourrages qui en découlent pour les ruminants, acceptant de nouvelles ressources alimentaires (ex. : algues, insectes) ou des aliments locaux contenant plus de fibres alimentaires, de moindres qualités énergétique et protéique pour les monogastriques. L'objectif est d'améliorer l'efficacité de transformation de ces régimes alternatifs en produits animaux, alors que l'amélioration réalisée jusqu'à présent concernait l'efficacité de la transformation de rations peu fibreuses, riches en énergie et en protéines, et très digestibles. La question posée concerne alors l'existence d'interactions génotype × aliment affectant les performances et induisant un reclassement éventuel des reproducteurs selon l'aliment considéré.

Par ailleurs, à efficacité alimentaire constante, on peut chercher à réduire la quantité des rejets animaux et des émissions de GES (en particulier la production de méthane entérique chez les ruminants). La connaissance de leur composition est également indispensable pour leur bonne valorisation comme fertilisant ou pour la production d'énergie. Ainsi, l'amélioration de la composition des rejets, par exemple en améliorant l'équilibre du ratio azote/phosphore des rejets des monogastriques en fonction de leur utilisation ultérieure, est une piste de recherche intéressante pour de nouveaux critères de sélection dans une perspective agroécologique.

Adapter les animaux au stress thermique et améliorer leur santé dans des environnements moins contrôlés

Le changement climatique rend nécessaire l'adaptation des animaux aux stress abiotiques (chaleur, humidité) et biotiques (pathogènes) du fait de l'évolution induite des conditions sanitaires en élevage.

En cas de stress thermique prolongé, on observe une diminution des niveaux de production et de reproduction des animaux liée à une réduction de leur ingestion. Pour garantir la durabilité de systèmes de production animale, il est donc important de sélectionner des animaux résistants à la chaleur. Jusqu'à présent, le critère principal de sélection sur la résistance à la chaleur est le maintien des performances de production en condition de stress thermique. D'autres caractères comme les changements de température corporelle, de production de chaleur ou de rythme respiratoire sont étudiés comme critères potentiels de sélection de la thermo-tolérance.

L'émergence de maladies à l'échelle d'un troupeau est certes multifactorielle, mais dépend notamment de la résistance/tolérance intrinsèque des animaux à l'apparition de troubles infectieux ou parasitaires. Cependant, les connaissances concernant l'influence de la génétique sur des caractères de santé sont encore limitées. La première approche appliquée est fondée sur une sélection génétique directement dirigée vers la résistance à une maladie spécifique. Cette stratégie est intéressante pour les maladies à forte incidence et à impact économique

conséquent. Mise en œuvre dès les années 1980 dans les pays scandinaves puis largement déployée dans tous les pays, elle a montré son efficacité pour limiter les mammites des vaches laitières. En revanche, peu d'autres résistances à des maladies ont été directement sélectionnées jusqu'à maintenant. Mentionnons cependant la sélection depuis 2002 sur la résistance à la tremblante pour le cheptel national ovin, ainsi que l'émergence cette dernière décennie de programmes de sélection de la résistance des petits ruminants aux strongles gastro-intestinaux ou de la résistance des poissons à certaines maladies infectieuses comme la nécrose pancréatique chez le saumon.

Si la sélection sur la résistance à un agent pathogène spécifique a montré son efficacité, cette approche a une limite importante : améliorer la résistance à un agent pathogène n'implique pas nécessairement que l'on améliore la résistance générale de l'individu, notamment à d'autres pathogènes. Or il est rare qu'un seul agent pathogène prédomine, et celui à combattre en priorité dépend fortement des conditions de production. De plus, cibler un mécanisme de résistance unique chez l'hôte peut entraîner un contournement rapide par le pathogène, rendant la sélection réalisée inefficace. Une alternative consiste à sélectionner pour la résistance aux troubles infectieux non spécifiques. Une approche plus globale consisterait à améliorer l'immunocompétence générale des animaux en sélectionnant sur un ensemble de caractères héréditaires associés aux réponses du système immunitaire pour résister aux infections, comme la production d'anticorps, la réponse cellulaire et l'activité phagocytaire. Toutefois, l'efficacité d'une telle approche pour améliorer la santé générale des animaux d'élevage n'est pas clairement établie à l'heure actuelle, bien qu'une forte variabilité génétique des réponses immunes ait été observée dans diverses espèces.

Conclusion

Orienter la sélection vers plus de robustesse, de santé et d'efficacité alimentaire des animaux en situation de ressources limitantes (quantité et/ou qualité) est nécessaire pour toutes les filières animales. Améliorer la robustesse des animaux vise à promouvoir leurs capacités individuelles d'adaptation en intégrant dans les programmes de sélection de nombreux caractères, en particulier de santé, et d'adaptation à des ressources alimentaires peu digestibles, à des environnements changeants et variés, et à des climats chauds. Les objectifs de sélection doivent être remis à jour régulièrement pour prendre en compte ces nouveaux caractères. Cela amène à redéfinir le poids relatif des caractères de production par rapport aux caractères fonctionnels des animaux en tenant compte d'enjeux non seulement économiques, mais aussi environnementaux et sociétaux. Par ailleurs, face à l'incertitude croissante du contexte socio-économique futur dans toutes les filières, il s'agit d'intégrer la notion de risque dans l'orientation des programmes de sélection pour répondre de mieux en mieux à une gamme de besoins variés en matière de profil de reproducteurs et d'adaptation à la diversité des systèmes de production et des environnements rencontrés.

En raison de la complexité croissante des enjeux d'une gestion durable des populations d'animaux d'élevage, il devient impossible aux seuls maîtres d'œuvre des programmes de sélection de juger de l'importance relative à accorder aux caractères à améliorer. Pour actualiser les objectifs de sélection, il est alors indispensable de développer des outils et des démarches communes aux divers acteurs des filières, mais aussi d'établir un dialogue avec les responsables des politiques d'aménagement des territoires ainsi qu'avec le secteur associatif pour considérer les attentes sociales fortes. Il paraît alors nécessaire de privilégier les systèmes de recherche qui visent à appréhender les perspectives multiples des divers acteurs, encourager la participation et l'action et résoudre les conflits pour le bien commun et futur. En effet, aucun changement opérationnel ne peut être effectué sans l'implication de toutes les parties concernées et une représentation adéquate de leurs points de vue.

Remerciements

L'auteur remercie Hélène Gilbert, Hélène Larroque et Edwige Quillet de l'Inra et Daniel Guéméné du Syndicat des sélectionneurs avicoles et aquacoles français (Syaaf) pour leurs relectures et commentaires qui ont permis d'éclairer dans ce chapitre la diversité des situations observées dans les filières animales.

Pour en savoir plus

Besson M., Komen H., Aubin J., de Boer I.J.M, Poelman M., Quillet E., Vancoillie C., Vandeputte M., van Arendok J.A.M, 2014. Economic values of growth and feed efficiency for fish farming in recirculating aquaculture system with density and nitrogen output limitations: a case study with African catfish (*Clarias gariepinus*). *J. Anim. Sci.*, 92, 5394-5405.

Colleau J.J., Phocas F., 1994. Introduction des caractères secondaires dans les programmes de sélection intensifs chez les bovins laitiers. *Renc. Rech. Ruminants*, 1, 253-256.

Colleau J.J., Régaldo D., Gastinel P.L., 1994. Adaptation de l'index français de sélection laitière (INEL) au contexte des quotas. *Inra Prod. Anim.*, 7, 151-167 (INEL).

Dickerson G.E., 1970. Efficiency of animal production: molding the biological components. *Journal of Animal Science*, 30, 849-859.

Dockès A.C., Magdelaine P., Daridan D., Guillaumin A., Rémondet M., Selmi A., Gilbert H., Grasteau S., Phocas F., 2011. Adapter l'élevage, les animaux d'élevage et la sélection animale à une perspective de développement durable. Points de vue croisés des acteurs des filières de la distribution et des associations. *Inra Prod. Anim.*, 24, 285-296.

Gibson J.P., Kennedy B.W., 1990. The use of constrained selection indexes in breeding for economic merit. *Theor. Appl. Genet.*, 80, 801-805.

Grimsrud K.M., Nielsen H.M., Navrud S., Olesen I., 2013. Households' willingness-to-pay for improved fish welfare in breeding programs for farmed Atlantic salmon. *Aquaculture*, 372, 19-27.

Groen A.F., Steine T., Colleau J.J., Pedersen J., Pribyl J., Reinsch N., 1997. Economic values in dairy cattle breeding, with special reference to functional traits. *Livest. Prod. Sci.*, 49, 1-21.

Gunia M., Mandonnet N., Arquet R., Alexandre G., Angeon V., Phocas F., 2013. Economic values of body weight, reproduction and parasite resistance traits for a Creole goat breeding goal. Animal, Economic values of body weight, reproduction and parasite resistance traits for a Creole goat breeding goal. *Animal*, 7, 22-33.

- Hazel L.N., 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics*, 28, 476-490.
- Hazel L.N., Dickerson G.E., Freeman A.E., 1994. The Selection Index. Then, now, and for the future. *J. Dairy Sci.*, 77, 3236-3251.
- Itoh Y., Yamada Y., 1987. Comparisons of selection indices achieving predetermined proportional gains. *Genet. Sel. Evol.*, 19, 69-82.
- Kanis E., De Greef K.H., Hiemstra A., van Arendonk J.A.M., 2005. Breeding for societally important traits in pigs. *J. Anim. Sci.*, 83, 946-957.
- Kempthorne O., Nordskog A.W., 1959. Restricted selection indices. *Biometrics*, 15, 10-19.
- Kulak K., Wilton J., Fox G., Dekkers J., 2003. Comparisons of economic values with and without risk for livestock trait improvement. *Livestock Production Science*, 79, 183-191.
- Lundemann C., Byrne T.J., Sise J.A., Amer P.R., 2012. Selection indices offer potential for New Zealand sheep farmers to reduce greenhouse gas emissions per unit of product. *International Journal of Agricultural Management*, 1, 29-40.
- McClintock A.E., Cunningham E.P., 1974. Breeding in dual purpose cattle populations: defining the breeding objective. *Animal Production*, 18, 237-247.
- Nielsen H.M., Amer P.R., Byrne T.J., 2014. Approaches to formulating practical breeding objectives for animal production systems. *Acta Agriculturae Scand Section A*, 64, 22-12.
- Okeno T.O., Magothr T.M., Kahi A.K., Peters K.J., 2012. Application of risk-rated profit model functions in estimation of economic values for indigenous chicken breeding. *Trop. Anim. Health Prod.*, 44, 1279-1287.
- Olesen I., Groen A.F., Gjerde B., 2000. Definition of animal breeding goals for sustainable production systems. *J. Anim. Sci.*, 78, 570-582.
- Phocas F., Belloc C., Bidanel J., Delaby L., Dourmad J.Y., Dumont B., Ezanno P., Fortun-Lamothe L., Foucras G., Gonzales-Garcia E., Hazard D., Larzul C., Lubac S., Mignon-Grasteau S., Moreno C.R., Tixier-Boichard M., Brochard M., 2017. Quels programmes d'amélioration génétique des animaux pour des systèmes d'élevage agro-écologiques? *Inra Prod. Anim.*, 30, 31-46.
- Sae-Lim P., Komen H., Kause A., van Arendonk J.A.M., Barfoot A.J., Martin K.E., Parsons J.E., 2012. Defining desired genetic gains for rainbow trout breeding objective using analytic hierarchy process. *Journal of Animal Science*, 90, 1766-1776.
- Schumpeter J.A., 1911. Théorie de l'évolution économique. Recherche sur le profit, le crédit, l'intérêt et le cycle de la conjoncture. Traduction française, 1935. <http://dx.doi.org/doi:10.1522/cla.scj.the>.
- Smith C., James J.W., Brascamp E.W., 1986. On the derivation of economic weights in livestock improvement. *Animal Science*, 43, 545-551.
- Von Neumann J., Morgenstern O., 1944. *Theory of Games and Economic Behavior*, Princeton University Press, Princeton, 617 p.