

EST-IL POSSIBLE DE SELECTIONNER DES POIDS D'ŒUFS PLUS HOMOGENES ?

DONNEES EXPERIMENTALES EN CANARD

Chapuis Hervé, Morisson Mireille, Bodin Loys

GenPhySE, Université de Toulouse, INRAE ENVT, 31326 CASTANET-TOLOSAN
herve.chapuis@inrae.fr

RÉSUMÉ

Modéliser la variabilité résiduelle d'une performance d'intérêt offre des clés pour mieux la maîtriser et ainsi améliorer l'homogénéité du caractère désiré. Ainsi, dans 3 populations expérimentales de canard (deux communes I44 et PEK77 et une Barbarie BAR11), nous avons modélisé la variabilité résiduelle du poids des œufs, qui est une mesure répétée associée aux femelles en ponte. Avec un modèle à répétabilité, l'héritabilité du poids des œufs estimée est modérée en PEK77 ($h^2=0,27\pm 0,09$) et plus élevée en BAR11 ($h^2=0,42\pm 0,10$) et I44 ($h^2=0,72\pm 0,36$). En utilisant un DHGLM, on décrit la variance résiduelle en introduisant des effets fixes et aléatoires, et en particulier une composante génétique qui traduit la sensibilité individuelle aux variations environnementales. La variance additive sur la moyenne est alors légèrement augmentée, et on estime une composante de variance significativement non nulle pour cette sensibilité, de nature à expliquer en partie la différence observée pour les écarts-types entre les canes extrêmes pour la variabilité du poids des œufs. La corrélation génétique estimée entre moyenne et variabilité du poids des œufs est quasi nulle ($\rho_{uv} = -0,03 \pm 0,10$) en BAR11, négative et donc propice à l'amélioration de l'homogénéité des performances en I44 ($\rho_{uv} = -0,30 \pm 0,17$) et positive en PEK77 ($\rho_{uv} = 0,33 \pm 0,12$). L'amélioration de l'homogénéité des caractéristiques des œufs dans les schémas « pondueuses » est donc possible, sous réserve d'utiliser un modèle adéquat.

ABSTRACT

Towards an improved uniformity of egg related traits ? An illustration using experimental Duck data.

Product uniformity is often a desirable breeding goal. Here we analyzed egg weight data from three INRAE experimental lines : two common duck populations (PEK77 and I44) and one Muscovy duck line (BAR11). Using an homoscedastic repeatability model, heritabilities ranged from moderate in PEK77 ($h^2=0,27$) to high in I44 ($h^2=0,72$). Using a DHGLM, which is a hierarchical GLM including random effects for the dispersion, we estimated a non-zero variance component for the genetic contribution to the dispersion of egg weights. We also estimated the genetic correlation between breeding values contributing to the mean value and to the dispersion of egg weights. This correlation ranged from negative, and therefore favourable, in I44 ($\rho_{uv} = -0,30 \pm 0,17$) to positive in PEK77 ($\rho_{uv} = 0,33 \pm 0,12$), and was non different from nullity in BAR11 ($\rho_{uv} = -0,03 \pm 0,10$). A positive correlation may hinder joint improvement of mean value and uniformity of performances. Therefore, proper modelling of residual variation is required to carry on a successful reduction of dispersion and simultaneously an improvement of the mean value of the trait of interest.

INTRODUCTION

Le poids des œufs est un caractère d'intérêt dans la plupart des productions avicoles. Chez les pondeuses on s'intéresse à la masse d'œufs produite, tandis que, dans la filière chair, le poids des œufs, qui est fortement corrélé au poids de l'individu à un âge précoce (Niknafs et al 2012 ; Silva et al, 2013), peut être introduit dans l'objectif de sélection.

Quand on s'intéresse à des performances répétées d'un individu, comme la succession des poids des œufs d'une cane, on peut non seulement vouloir améliorer la moyenne de la série mais aussi son homogénéité. Comme Wolc et al (2011) l'ont souligné, l'uniformité du poids des œufs est recherchée car les trop petits œufs sont invendables tandis que les trop gros œufs sont plus sujets aux fêlures de la coquille à l'emboitage. Par ailleurs les taux d'éclosion étant réduits quand l'œuf est trop grand (Abiola et al, 2008) la forte concentration des valeurs du poids de l'œuf autour d'une moyenne donnée est aussi recherchée dans les cheptels parentaux utilisés en multiplication. Pourtant dans ces filières le poids des œufs est souvent pris en compte à travers une simple moyenne calculée sur un faible nombre d'unités (3 à 10) en un ou plusieurs points sur la courbe de ponte. Ce caractère présente généralement une héritabilité de modérée à élevée: chez le canard de 0,35 en Tsaiya (Cheng et al, 1995) à 0,61 dans la race Shan Ma (Lin et al, 2016).

Si le poids de chaque œuf est disponible, des modèles plus sophistiqués peuvent être utilisés, parmi lesquels le modèle à répétabilité est le plus commun. Selon ce modèle, qualifié d'homoscédastique, la variance résiduelle est la même pour toutes les observations. D'autres modèles, dits hétéroscédastiques, prennent en compte l'hétérogénéité des variances résiduelles dues à des effets environnementaux. San Cristobal et al (1998) ont considéré qu'à côté de ces effets environnementaux, un effet génétique pouvait aussi contribuer à l'hétérogénéité de la variance résiduelle. Une interprétation de ce modèle, reprise par Sorensen et Waagpetersen (2003), Ros et al (2004) ainsi que Rønnegard et al (2008), est qu'un pool de gène contrôle le niveau ou la moyenne du caractère et qu'un autre pool contrôle sa variabilité environnementale.

Dans la présente étude nous avons utilisé des modèles homoscédastiques puis hétéroscédastiques pour estimer les paramètres génétiques du poids des œufs dans 3 populations de canard INRAE.

1. MATERIELS ET METHODES

Les protocoles expérimentaux et les soins aux animaux ont été réalisés conformément à la directive européenne 2010/63/UE. L'expérimentation a été menée à l'UEPFG- INRAE (numéro d'accréditation C40-037-1). Les protocoles concernés avaient reçu les

agréments ministériels APAFIS#2015092213418825 pour METEPIC et APAFIS#2018013116519672 pour DUCKODAC.

1.1. Données disponibles

Nous avons utilisé les poids des œufs des femelles des lignées I44 (cane commune, utilisée dans le programme METEPIC), PEK77 et BAR11 (respectivement lignées commune et Barbarie, utilisées dans le programme DUCKODAC). Ces femelles étaient hébergées en cages individuelles, ce qui permettait de leur assigner leurs œufs lors de chaque collecte. Contrairement aux I44, en BAR11 et PEK77, les œufs étaient pesés le jour de la ponte, sauf ceux pondus le dimanche qui pouvaient être pesés le lundi. Dans la lignée I44 le délai entre ponte et pesée pouvait dépasser 7 jours et a été enregistré. Les femelles de la lignée BAR11 (n=170) provenaient de deux générations successives (2017 et 2019) et nous avons pesé 9585 œufs. A noter que, pour la génération 2017 et contrairement à la génération 2019, nous avons entrepris la pesée des œufs alors que les femelles avaient subi une mue. Les œufs de ces femelles sont donc logiquement plus lourds que ceux des œufs de la génération suivante (figure 1) mais les modèles prennent en compte cet effet. Pour la lignée I44 nous avons pesé 829 œufs pondus par seulement 52 femelles (27 ayant subi une restriction en méthionine dans l'alimentation et 25 canes témoin). En PEK77, nous disposons de 19431 poids d'œufs, pondus par 201 femelles issues de 2 générations successives (2018 et 2019).

Dans les trois populations les œufs non « incubables » (mous, fêlés, cassés, œufs doubles) ont été exclus de l'analyse.

Les statistiques élémentaires du poids des œufs de chacune des lignées figurent dans le tableau 1.

1.2. Modèles d'analyse

Nous avons d'abord recherché le meilleur modèle d'analyse pour décrire le poids des œufs d'une cane en prenant en compte la nature répétée des performances mesurées à différents points au cours de sa carrière. Différents effets fixes (âge ou numéro de l'œuf dans la série de ponte, génération, nombre d'œufs total de la cane dans la série, interaction âge-génération) ont été testés et le modèle retenu était, pour les canes PEK77 et BAR11 :

$$y_{ij} = \mu + \beta_{age.generation} + p_i + u_i + \epsilon_{ij}$$

Où y_{ij} désigne le poids du $j^{\text{ème}}$ œuf de la cane i , p_i représente l'environnement commun à tous les œufs pondus par la même cane, u_i désigne la valeur génétique de cette cane i et ϵ_{ij} la résiduelle. L'effet « âge-génération », introduit comme effet fixe, permet de rendre compte de l'évolution du poids de l'œuf au cours de la période de ponte propre à chaque génération ou année. Pour les canes I44, les effets fixes étaient l'effet « régime » (*i.e.* carencé ou non en méthionine) et un effet « délai entre le jour de

ramassage et le jour de pesée », tous deux significatifs. La structure de variance est classique.

$$\text{Var} \begin{pmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{p} \\ \epsilon \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \mathbf{A}\sigma_u^2 & \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{I}_p\sigma_p^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}_n\sigma_\epsilon^2 \end{pmatrix}$$

On notera en particulier que ce modèle estime une seule composante pour la variance résiduelle, qui est la même pour toutes les observations. Ce modèle à répétibilité est donc qualifié d'homoscédastique.

Dans un second temps, nous passons à un modèle bicaractère (DHGLM), qui décrit en plus le logarithme de la variance intra cane. Pour ce faire un algorithme itératif (Felleki et al, 2012) est inséré dans l'estimation REML des paramètres, obtenue avec le logiciel asreml4 (Gilmour et al, 2015).

Dans les lignées PEK77 et BAR11, ce modèle est de la forme :

$$\begin{cases} y_{ij} = \mu + \beta_{age.génération_{ij}} + p_i + u_i + \lambda_i \epsilon_{ij} \\ \log(\lambda_i) = \frac{\eta + \gamma_{génération} + \alpha \times EN_i + v_i}{2} \end{cases}$$

Où η représente la log-variance moyenne de la population et les ϵ_{ij} sont des valeurs prises par des variables gaussiennes identiquement distribuées $N(0,1)$ indépendamment de u_i et p_i . $\gamma_{génération}$ représente l'effet fixe de la génération sur la variance et $\alpha \times EN_i$ est la régression sur le nombre total d'œufs pondus par la femelle i . Cette régression, qui s'est avérée significative, a été introduite pour rendre compte de la corrélation négative connue entre le nombre d'œufs et le poids moyen de ces derniers (par exemple -0.22 chez la poule pondeuse (Besbes et al, 1992)). v_i représente la valeur génétique sur la variabilité environnementale. Plus cette valeur est élevée et plus la performance est susceptible de présenter une grande variance.

Dans la lignée I44, représentée par une seule génération avec un contrôle de la ponte plus court que dans les deux autres lignées, le modèle sur la variance était $\log(\lambda_i) = \frac{\eta + \gamma_{régime} + \gamma_{délai_pesée} + v_i}{2}$ car il s'est avéré que la carence en méthionine et le délai d'attente affectaient également la variabilité du poids des œufs.

Dans ce modèle, qualifié d'hétéroscédastique car la variance résiduelle n'est pas unique, la structure de variance est la suivante.

$$\text{Var} \begin{pmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \begin{pmatrix} \sigma_u^2 & \sigma_{uv} \\ \rho_{uv}\sigma_u\sigma_v & \sigma_v^2 \end{pmatrix} \otimes \mathbf{A} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{I}_p\sigma_p^2 \end{pmatrix}$$

On estime ici une variance animale pour la variabilité environnementale σ_v^2 , ainsi que la corrélation ρ_{uv} entre les effets de la génétique sur la moyenne et sur la variance. Élevée et positive, elle signifie que l'augmentation de la moyenne s'accompagnera d'une augmentation de la variabilité observée. Si, au contraire, elle est négative, il est alors plus facile d'améliorer conjointement la moyenne et l'homogénéité des performances considérées.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

Les paramètres génétiques sont dans le tableau 2. Compte-tenu du faible effectif considéré, les valeurs associées à la lignée I44 sont estimées avec une erreur standard plus importante que les deux autres populations. On constate en particulier que l'effet d'environnement commun de la cane sur la moyenne des poids d'œufs, estimé avec une faible précision dans le modèle homoscédastique, disparaît quand on introduit un effet individuel dans la variation résiduelle. Cet artefact n'est pas observé dans les deux autres lignées, pour lesquelles les erreurs standard sont bien plus faibles. Avec le modèle homoscédastique, les héritabilités obtenues pour le poids de l'œuf sont modérées en PEK77 ($h^2=0,27\pm 0,09$) et plus élevées en BAR11 ($h^2=0,42\pm 0,10$) et en I44 ($h^2=0,72\pm 0,36$).

La variance σ_v^2 est significativement différente de zéro dans chacune des populations considérées. On constate également que l'introduction d'une part individuelle génétique dans la variance résiduelle fait augmenter, dans les trois populations, l'estimation de σ_u^2 (i.e. la variance génétique de la moyenne du poids des œufs). Si l'estimation de la variance σ_v^2 peut paraître faible, elle suffit néanmoins à expliquer une large part de la variabilité observée entre les écarts types de poids d'œuf, car l'échelle utilisée est exponentielle. En PEK77 par exemple, les estimations montrent qu'une cane très variable (v_i supérieure à $+2\sigma_v$) présente une valeur génétique pour l'écart-type du poids des œufs 2.28 fois plus élevée que celle d'une cane très peu variable (v_i inférieure à $-2\sigma_v$). Le rapport de ces valeurs génétiques étant en effet égal à $e^{2\sigma_v} = 2.28$. Ces estimations expliquent en grande partie la grande dispersion des écart-types des observations brutes intra cane qui varient de 2,71 à 6,47 soit un rapport de 2.4 entre les extrêmes dans cette population.

Les corrélations ρ_{uv} obtenues sont très variables d'une population à l'autre et illustrent 3 situations que l'on peut rencontrer en sélection. Dans la lignée BAR11, la corrélation est proche de zéro. Ce qui signifie qu'on peut sélectionner indépendamment sur la moyenne ou sur la variance du poids des œufs sans altérer significativement l'autre caractère. Dans la lignée I44, cette corrélation est négative, et donc favorable si l'on souhaite augmenter la moyenne et l'homogénéité du poids des œufs. En effet réduire la variance résiduelle revient à améliorer l'homogénéité des caractères. Dans la lignée PEK77 enfin, nous avons estimé une corrélation significativement positive entre moyenne et variance. Une telle valeur serait un obstacle si l'on souhaitait augmenter la moyenne et réduire la variance du poids des œufs. Elle est modérée donc l'obstacle n'est pas infranchissable. Cependant il est capital de la prendre en compte, au travers d'une

modélisation adéquate, si l'on souhaite mener de front la sélection sur deux objectifs antagonistes.

Enfin il faut rappeler l'importance de la modélisation de la moyenne avant de s'atteler à la description des effets intervenants dans la variance. En effet on s'intéresse ici à la variance résiduelle, c'est-à-dire après avoir pris en compte les facteurs connus et identifiés d'évolution de la moyenne, tels que, par exemple l'âge des pondeuses. On voit bien, sur la figure 1, l'augmentation du poids des œufs à l'entrée en ponte avec l'âge de la cane. Sélectionner une cane au poids des œufs peu variable ne revient pas à favoriser celle qui n'aura pas suivi cette tendance et n'aurait pondu que des petits œufs. Cela revient plutôt à sélectionner celle dont les poids des œufs ne s'éloignent pas de la courbe d'évolution générale.

CONCLUSION

En utilisant des données expérimentales de poids d'œuf en nombre limité, nous avons mis en évidence l'existence d'une variabilité génétique de la variance environnementale qui peut être interprétée comme une sensibilité plus ou moins grande à des variations environnementales. Si cette variabilité génétique était exploitée elle conduirait à des productions d'œufs plus homogènes.

Les schémas de sélection d'autres espèces, comme la poule pondeuse, utilisent plusieurs mesures sur les œufs, pour lesquelles l'homogénéité est aussi recherchée (notamment les caractéristiques visibles telles que la taille, la couleur et la forme). A notre connaissance, les sélectionneurs n'intègrent pas ces modèles dans leur évaluation de routine. Cette analyse peut fournir des clés pour une première exploration, sachant qu'il faudra prendre en compte la corrélation génétique entre la moyenne et la variance du caractère d'intérêt et d'abord l'estimer.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abiola S et al, 2008, Archivos de Zootecnia, (57), 83–6
 Besbes B et al, 1992, Genet Sel Evol,(24), 539-552
 Cheng TS et al, 1995, Genet Sel Evol, (27),459-472
 Felleki M. et al, 2012, Genetics Research, (94), 307-317.
 Gilmour A. et al, 2015, In: ASReml User Guide Release 4.1 VSN International Ltd
 Lin R. et al, 2016, Poult. Sci, (95), 2514-2519
 Niknafs S. et al, 2012, Trop Anim Health Prod.
 Rönnegård L. et al, 2010, Genet Sel Evol, 42, 1–10
 Ros M. et al, 2004, Genetics, (168), 2089–2097
 San Cristobal-Gaudy M. et al, 1998, Genet Sel Evol, (30),423-451
 Silva L. et al, 2103, Livest. Sci. (153) 27-32
 Sorensen D. et al, 2003, Genetics Research, (82), 207–222.
 Wolc A et al, 2011, Brit. Poult. Sci., (52), 537-540

Tableau 1. Statistiques élémentaires du poids des œufs dans 3 populations expérimentales de canard INRAE. PEK77 et I44 sont des lignées de canard commun. BAR11 est une population Barbarie. méd = médiane, moy = moyenne, std = écart-type

population	modalité	effectif		poids des œufs						
		N fem	N œufs	min	1 ^{er} quart	méd	3 ^{ème} quart	max	moy	std
I44	régime carencé	27	426	48,5	61,4	65,5	68,6	77,6	64,9	5,2
	régime témoin	25	403	41,9	66,5	70	73,4	85,8	69,7	5,9
PEK77	gen.2018	98	10882	60	79	83	87	107	83,1	5,6
	gen.2019	103	8549	60	75	79	83	99	79	5,6
BAR11	gen.2017	71	4007	55	79	84	89	110	84,2	7,7
	gen.2019	99	5578	55	72	77	81	100	76,6	6,6

Tableau 2. Paramètres génétiques du poids des œufs avec un modèle homoscedastique à répétabilité ou avec un DHGLM, qui décrit également la variabilité résiduelle. σ_p^2 = variance de l'environnement permanent lié à la pondeuse, σ_ϵ^2 = variance résiduelle, σ_u^2 = variance génétique sur la moyenne, σ_v^2 = variance génétique sur la variabilité, ρ_{uv} = corrélation génétique entre moyenne et variance.

	Modèle homoscedastique à répétabilité					DHGLM			
	σ_p^2	σ_u^2	σ_ϵ^2	h^2	p^2	σ_p^2	σ_u^2	σ_v^2	ρ_{uv}
PEK77	7,7±2,2	7,9±3,0	13,8±0,1	0,27±0,09	0,53±0,03	7,8±2,2	8,9±3,0	0,17±0,02	+0,33±0,12
BAR11	5,6±3,7	18,8±5,6	20,4±0,4	0,42±0,10	0,54±0,03	3,1±3,5	23,8±6,0	0,22±0,03	-0,03±0,1
I44	2,4±9,2	21,9±15,8	6,0±0,3	0,72±0,36	0,80±0,05	0,0	25,6±5,9	0,54±0,17	-0,30±0,17

Figure 1. Poids moyen des œufs mesuré dans la lignée BAR11.
En rouge génération 2017, en bleu génération 2019

