

L'AMÉLIORATION GÉNÉTIQUE DE LA RÉSILIENCE CHEZ LES POULES PONDEUSES : DES CARACTÈRES PROMETTEURS

Nicolas Bédère¹, Tom V.L. Berghof^{2,3}, Katrijn Peeters⁴, Marie-Hélène Pinard-van der Laan⁵, Jeroen Visscher⁴, Ingrid David⁶, Han A. Mulder²

¹PEGASE, INRAE, Institut Agro, 35590, Saint Gilles, France

²Wageningen University & Research Animal Breeding & Genomics, P.O. Box 338, 6700 AH Wageningen, The Netherlands

³Reproductive Biotechnology, TUM School of Life Sciences, Technical University of Munich, Liesel-Beckmann-Strasse 1, 85354 Freising, Germany

⁴Hendrix Genetics B.V., P.O. Box 114, 5830 AC Boxmeer, The Netherlands

⁵Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, GABI, 78350, Jouy-en-Josas, France

⁶GenPhySE, Université de Toulouse, INRAE, INPT, 31326, Castanet Tolosan, France

nicolas.bedere@inrae.fr

RÉSUMÉ

Notre objectif est d'estimer l'héritabilité de trois caractères de résilience chez la poule pondeuse, ainsi que leurs liens génétiques avec la production totale d'œufs. Des poules pondeuses d'une lignée BD (Rhode Island, 34 397 poules pures du nucléus et 3 898 descendantes croisées) et d'une lignée WA (White Leghorn, 33 825 pures et 6 698 croisées) ont été phénotypées. Les pures sont hébergées dans des cages individuelles, alors que les croisées sont dans des cages collectives de demi-sœurs. Les caractères de résilience ont été évalués par l'étude des écarts entre la production hebdomadaire réalisée de 25 à 83 semaines d'âge et la production attendue (moyenne du lot). Trois mesures de résilience sont extraites de ces écarts : le logarithme de leur variance (LNVAR), leur autocorrélation (AUTO-R) et le coefficient d'asymétrie de leur distribution (ASYM). Des modèles multicaractères animaux en lignées pures, et pères pour les croisées ont été utilisés pour estimer les composantes de variance des caractères de résilience et de la production totale d'œufs. Chez les pures, les caractères de résilience présentent des héritabilités faibles (LNVAR : 0,10 et 0,12 ; AUTO-R : 0,06 et 0,08 ; SKEW : 0,04 et 0,02 pour les WA et BD respectivement). En croisées, LNVAR a présenté une héritabilité moyenne (0,13 et 0,18 pour les WA et BD respectivement), alors qu'AUTO-R et SKEW ont présenté des héritabilités faibles ($h^2 < 0,03$). Les corrélations génétiques entre les caractères de résilience, ainsi qu'avec la production totale d'œufs pour LNVAR, sont favorables, en particulier chez les pures. Enfin, les corrélations génétiques des caractères de résilience entre pures et croisées sont différentes de 1,00 (entre 0,16 et 0,63). Le caractère LNVAR, héritable et ne présentant pas de corrélation génétique défavorable avec la production d'œufs, pourrait être considéré en sélection pour améliorer la résilience des poules pondeuses, sous réserve de corrélations génétiques gérables avec les autres fonctions (efficacité alimentaire, santé, bien-être, comportement...).

ABSTRACT

Genetic improvement of resilience in laying hens: promising traits

Our objective was to study the genetic background of three resilience indicator traits in laying hens, and their genetic correlations with egg production. Laying hens from the BD line (Rhode Island, 34,397 purebred hens and 3,898 crossbred offspring from a BD sire) and from the WA line (White Leghorn, 33,825 purebreds and 6,698 crossbreds) were phenotyped. Purebreds were housed individually while crossbreds were housed in groups of sire half-sibs. Deviations between weekly egg production and their flock's average were calculated. The resilience indicator traits were the natural logarithm of the variance (LNVAR), the skewness (SKEW) and the lag-one autocorrelation (AUTO-R) of these deviations. Both the genetic parameters of the resilience indicator traits and their relationships with egg production (EP) were quantified by estimating variance components using multivariate analyses. In both purebred lines resilience indicators were lowly heritable (LNVAR: 0.10 and 0.12, SKEW: 0.04 and 0.02, AUTO-R: 0.06 and 0.08 in WA and BD, respectively). In crossbreds, LNVAR displayed moderate heritabilities (h^2 ranged from 0.13 to 0.21), whereas AUTO-R and SKEW were less heritable ($h^2 \leq 0.03$). Resilience indicator traits displayed favorable genetic correlations among themselves and between LNVAR and EP, particularly in purebreds. The genetic correlations between purebreds and crossbreds differed from unity (from 0.16 to 0.63). We conclude that LNVAR could be considered as a selection criterion for genetic improvement of resilience in laying hens, depending on its relationship with other functions (feed efficiency, health, welfare, behaviour...).

INTRODUCTION

Les programmes d'amélioration génétique ont sélectionné des animaux d'élevage très productifs, aux dépens d'autres caractéristiques fonctionnelles (longévité, santé, reproduction... ; Rauw *et al.*, 1998). Ces conflits entre fonctions biologiques sont expliqués par la théorie de l'allocation des ressources : quand plusieurs processus biologiques partagent les mêmes ressources, une compétition pilotée par des caractéristiques génétiques s'installe (Rendel, 1963). Or, face à des ressources naturelles finies et convoitées, et des risques de perturbations accrues (variations de température, émergences de maladies...), les animaux vont devoir aussi faire face à des dépenses supplémentaires avec des apports limités. Il y a donc un intérêt de plus en plus prégnant à sélectionner des animaux résilients, c'est à dire des animaux capables d'être peu affectés par des perturbations, ou de revenir rapidement à leur état d'origine (le phénotype concerné n'est pas nécessairement productif ; Berghof *et al.*, 2019b).

Faute de critère disponible, les programmes de sélection n'intègrent pas à présent l'amélioration de la résilience. La disponibilité récente d'outils de phénotypage à haut-débit permettrait de définir de nouveaux caractères de résilience grâce à une information répétée par animal ou par famille (Scheffer *et al.*, 2018). En effet, les animaux exposés à des perturbations présentent des phénotypes différents de ceux attendus (Friggens *et al.*, 2017). Les caractères de résilience les plus étudiés sont ainsi basés sur les écarts entre le phénotype attendu et observé sur des caractères de production. D'autres approches basées sur des trajectoires adaptatives à plus long terme ou sur des biomarqueurs (*e.g.* immunocompétence) se développent (Friggens *et al.*, 2017) mais ne sont pas traitées dans cette étude. Les caractères de résilience basés sur les écarts entre le phénotype attendu et observé présentent des héritabilités modestes et des corrélations génétiques désirables avec des caractères de production et de santé chez les bovins, les porcins et les volailles (Berghof *et al.*, 2019a; Putz *et al.*, 2019; Poppe *et al.*, 2020). La littérature existante sur les caractères de résilience chez la poule pondeuse est basée sur des phénotypes épars (poids vif par Berghof *et al.*, 2019a ; poids d'œuf par Wolc *et al.*, 2012 ; ou couleur de la coquille par Mulder *et al.*, 2016). Or, certains phénotypes sont enregistrés quotidiennement, notamment le nombre d'œufs pondus, permettant de calculer des caractères de résilience.

Les objectifs de cette étude sont d'étudier 1/ le déterminisme génétique des caractères de résilience basés sur l'enregistrement quotidien de la ponte, 2/ les relations génétiques entre les caractères de résilience et de production, et 3/ les relations génétiques entre les caractères chez les lignées pures et leur descendants croisés.

1. MATERIELS ET METHODES

1.1. Population étudiée

Des enregistrements de ponte issus de poules pondeuses de 2 lignées (BD : Rhode Island et WA : White Leghorn) du schéma de sélection d'Hendrix Genetics ont été utilisés. Ils concernent 34 397 poules BD pures et 3 898 descendantes de père BD croisées avec une mère d'une autre lignée, ainsi que 33 825 WA pures et 6 698 WA croisées. Les pures sont hébergées dans des cages individuelles, alors que les croisées sont dans des cages collectives de demi-sœurs de père. La population est structurée par familles de demi-sœurs de pères avec 50 descendantes par père en pures et 70 descendantes par père en croisées. Le pedigree de chaque individu phénotypé est connu sur au moins 4 générations.

1.2. Phénotypes

La ponte est relevée plusieurs fois par semaine. A partir de ces relevés, il est possible de calculer la ponte hebdomadaire de chaque individu. Le caractère de production étudié est le nombre total d'œufs produit entre 25 et 83 semaines d'âge (**NOT**). Cet intervalle de temps représente la période souvent utilisée comme critère de sélection pour améliorer la production d'œufs.

Les caractères de résilience ont été évalués par l'étude des écarts entre la production hebdomadaire réalisée et la production attendue (moyenne du lot, c'est à dire des issues de la même date d'éclosion et élevées dans le même bâtiment ; **Figure 1A**). Trois mesures de résilience sont extraites de ces écarts de ponte (**Figure 1B**) : leur autocorrélation de décalage temporel 1 (*i.e.* décalage d'une semaine entre deux mesures, **AUTO-R** ; **Figure 1C**), le logarithme de leur variance (**LNVAR** ; **Figure 1D**) et le coefficient d'asymétrie de leur distribution (**ASYM** ; **Figure 1D**). Ces caractères sont complémentaires car ils permettent d'étudier plusieurs aspects de la résilience (Berghof *et al.*, 2019b) : plus un animal est sensible aux perturbations et plus 1/ la variance des écarts de ponte augmente, ainsi que LNVAR ; 2/ plus d'écarts négatifs que positifs vont être observés, engendrant un ASYM négatif ; 3/ plus son taux de récupération est lent, plus deux écarts consécutifs seront corrélés et donc plus AUTO-R sera élevé. Ainsi, un animal résilient doit présenter un LNVAR faible, un ASYM proche de zéro (voire positif), et un AUTO-R proche de zéro.

1.3. Traitement statistique

Des modèles bicaractères ont été utilisés pour estimer les composantes de la variance avec les données pures et croisées considérées comme deux caractères :

$$\begin{bmatrix} y_p \\ y_c \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_p & 0 \\ 0 & X_c \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_p \\ b_c \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_p & 0 \\ 0 & Z_c \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_p \\ s_c \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_p \\ e_c \end{bmatrix}$$

Où y_p est le vecteur des valeurs du caractère chez les pures et y_c celui chez les croisées. Chez les pures, un modèle animal a été employé, incluant comme effets fixes dans la matrice d'incidence X_p : un effet combiné de la date d'éclosion et de la ferme, la batterie et la rangée de la cage, un effet de la durée de vie. La matrice Z_p est la matrice d'incidence des effets génétiques et b_p , a_p et e_p sont les vecteurs des effets fixes, génétiques et résiduels, respectivement. Chez les croisées, un modèle père a été employé, incluant les mêmes effets fixes que chez les pures dans la matrice d'incidence X_p , en ajoutant l'effet fixe de la lignée maternelle. La matrice Z_c est la matrice d'incidence des effets génétiques et b_c , s_c et e_c sont les vecteurs de solutions des effets fixes, génétiques et résiduels respectivement. Les effets animaux et pères sont présumés suivre une distribution bivariée normale. L'hétérogénéité de variance résiduelle a été modélisée avec une variance résiduelle pour les pures, et par taille de cage de croisées (cages collectives de 6 ou 7 poules chez la lignée WA, et de 7 ou 8 poules chez la lignée BD). Les résidus sont également présumés suivre une distribution multivariée normale.

D'autres modèles bivariés ont été utilisés au sein d'une population (pure ou croisée) pour l'estimation des corrélations génétiques entre deux caractères (e.g. NOT et LNVAR).

1.4. Paramètres génétiques

Chez les pures, les héritabilités ont été estimées classiquement en faisant le rapport de la variance génétique additive d'un caractère sur le total des variances génétique additive et résiduelle de ce caractère. Chez les croisées, il a fallu adapter le calcul de l'héritabilité pour tenir compte 1/ du fait que le phénotype est une moyenne de phénotypes individuels et 2/ que les individus du groupe sont apparentés. L'héritabilité était estimée par le calcul suivant :

$$h_{c,n}^2 = \frac{4\sigma_{s_c}^2}{\sigma_{s_c}^2 + n\sigma_{e_{c,n}}^2}$$

où n est le nombre de poules dans la cage, $4\sigma_{s_c}^2$ est la variance génétique additive des croisées et $\sigma_{e_{c,n}}^2$ la variance résiduelle.

A l'exception de LNVAR, pour lequel l'héritabilité était calculée avec la formule classique, de par la correspondance mathématique entre le phénotype individuel et de groupe et par les propriétés de la transformation logarithmique.

La base de données a été gérée à l'aide du logiciel R (R Core Team, 2020), le calcul des caractères de résilience également. L'estimation des composantes de la variance et le calcul des paramètres génétique ont été réalisés à l'aide du logiciel ASReml 4.1 (Gilmour *et al.*, 2015)

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Des caractères de résiliences hérissables

Les caractères de résilience et de production présentent des héritabilités faibles chez les poules pures et croisées. En effet, l'héritabilité de LNVAR a été estimée à 0,10 et 0,12, ASYM 0,04 et 0,02 et AUTO-R 0,06 et 0,08 chez les lignées WA et BD pures respectivement. Les erreurs types (e.t.) associés aux estimées de l'héritabilité étaient inférieures à 0,01. Sur des animaux apparentés à la lignée WA, les caractères de résilience basés sur les écarts de poids vif ont été étudiés et une héritabilité de 0,10 a été estimée pour LNVAR, de 0,11 pour AUTO-R, et de 0,09 pour ASYM (Berghof *et al.*, 2019a). Chez d'autres espèces, et sur des écarts de poids vif, de gain de poids, ou de production laitière, LNVAR a présenté des héritabilités entre 0,00 et 0,15 (voir les synthèses : Berghof *et al.*, 2019b ; Iung *et al.*, 2020). Des héritabilités de 0,09 pour AUTO-R et 0,00 pour ASYM ont également été rapportées à partir des écarts de production laitière chez les bovins (Poppe *et al.*, 2020). Pour NOT, l'héritabilité a été estimée à 0,11 et 0,12 chez les poules pures des lignées WA et BD respectivement. Ces résultats sont concordants avec ceux de la littérature rapportant NOT comme un caractère faiblement hérissable ($0,01 \leq h^2 \leq 0,20$; Wolc *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2019).

Chez les poules croisées, tous les caractères à l'exception de LNVAR présentent des héritabilités plus faibles qu'en lignées pures (e.t. $\leq 0,05$). C'est généralement ce qui est rapporté dans d'autres études (e.g. Besbes *et al.*, 1992 ; Nurgiantiningsih *et al.*, 2002 ; Biscarini *et al.*, 2008). Cela peut être expliqué par plusieurs facteurs : la surestimation de la variance génétique additive à cause d'effets de dominance, la diversité des environnements dans lesquels les animaux croisés évoluent, des différences de précision des estimées des composantes de la variance (e.g. dispositif déséquilibré en effectifs), à cause de la dissonance d'information d'apparement entre les pures (père et mère connus) et les croisées (père connu, mère inconnue), ou des choix de modélisation (e.g. prise en compte des interactions sociales). Cela dit, le fait que les enregistrements soient des données de groupe ou individuelles chez les croisées n'est pas censé être à l'origine de résultats différents entre les données pures et croisées (en utilisant le calcul d'héritabilité adéquat) d'après nos démonstrations mathématiques et des simulations réalisées par Peeters (2015).

2.2. Des corrélations génétiques favorables avec la ponte

Les corrélations génétiques entre les caractères de résilience et de production semblent synergiques, du moins en lignées pures. Ceci implique que l'amélioration génétique directe d'un caractère résulterait en l'amélioration génétique indirecte de l'autre. Chez les poules des lignées pures, les

corrélations génétiques entre les caractères de résilience ont été estimées à -0,46 et -0,67 entre LNVAR et ASYM, -0,01 et -0,14 entre LNVAR et AUTO-R et -0,21 et -0,55 entre ASYM et AUTO-R chez les WA et BD respectivement. Ces corrélations génétiques sont synergiques car elles impliquent que, plus LNVAR diminue, plus ASYM augmente, et plus AUTO-R augmente. ASYM est très peu héritable et présente une moyenne phénotypique entre -1,51 et -0,40 et AUTO-R est faiblement héritable et présente une moyenne phénotypique proche de zéro (0,19 à 0,36). Des résultats similaires ont été rapportés chez des poules apparentées à la lignée WA (Berghof *et al.*, 2019a), d'autres plus mitigés chez la vache laitière (Poppe *et al.*, 2020). Phénotypiquement, l'interprétation conjointe de LNVAR et AUTO-R peut être compliquée : un animal avec un faible LNVAR peut présenter une forte AUTO-R car n'étant pas beaucoup affecté par les perturbations, les écarts de performances sont toujours fortement corrélés. Cela implique plus de travail sur la définition de ce caractère, comme le fait de ne calculer AUTO-R qu'en période de perturbation et non tout le long de la période d'observation. Chez les poules croisées, les corrélations génétiques estimées entre les caractères de résilience n'étaient pas significativement différentes de zéro entre LNVAR et ASYM ou ASYM et AUTO-R. Les corrélations génétiques entre LNVAR et AUTO-R ont été estimées entre 0,21 et 0,83.

Chez les poules des lignées pures, les corrélations génétiques entre production et résilience ont été estimées à -0,72 et -0,83 pour NOT et LNVAR, -0,05 et 0,49 pour NOT et ASYM et 0,25 et 0,38 pour NOT et AUTO-R chez les lignées WA et BD respectivement. Il s'agit de la première étude sur les relations génétiques entre les caractères de résilience et la ponte. Dans d'autres populations, il a été rapporté que LNVAR et AUTO-R sont favorablement génétiquement corrélés à la santé, la longévité, la fertilité, le statut métabolique (*e.g.* cétose chez la vache laitière), et la production laitière (Elgersma *et al.*, 2018; Putz *et al.*, 2019; Poppe *et al.*, 2020). Chez les poules des lignées croisées, Les corrélations génétiques pour NOT et LNVAR ont été estimées entre -0,80 et -0,54, -0,34 et 0,40 pour NOT et ASYM et entre -0,39 et 0,14 pour NOT et AUTO-R. Les résultats de cette étude montrent que la sélection sur NOT résulte en l'amélioration génétique indirecte de LNVAR mais potentiellement en la dégradation d'AUTO-R. Inclure des critères tels que LNVAR ou AUTO-R dans les programmes de sélection pourrait contribuer à la gestion de ces compromis entre caractère et d'améliorer la résilience des poules pondeuses (par la pondération économique dans l'objectif de sélection). Les relations génétiques avec les autres fonctions vitales doivent également être

étudiées (efficacité alimentaire, santé, bien-être, comportement...).

2.3. Des corrélations génétiques modestes entre populations pures et croisées

Les corrélations génétiques entre les pures et les croisées pour le même caractère indiquent que le caractère en pures partage une faible partie du déterminisme génétique du caractère en croisées. En effet, les valeurs des corrélations génétiques entre pures et croisées ont été estimées entre 0,16 et 0,63. Les corrélations génétiques entre les pures et les croisées habituellement varient entre 0,45 et 0,87 chez les volailles et les porcins dans la littérature (voir les synthèses : Wientjes and Calus, 2017; Duenk *et al.*, 2021). Le fait que la corrélation génétique entre une population pure et croisée pour un même caractère soit inférieure à 1 peut s'expliquer par plusieurs phénomènes dont : 1/ les interactions génotype-par-génotype (effets de dominance, épistasie...), 2/ les interactions génotype-par-environnement (différences d'environnement entre les pures et les croisées impliquant différentes expressions du génome et du reclassement parmi les candidats à la sélection), 3/ des différences de définition du caractère entre les deux populations : bien que la variable soit la même, la mesure peut différer (exemple : donnée individuelle ou de groupe, effet expérimentateur...). Cela implique que les données des animaux croisés peuvent être utiles car elles apportent une information supplémentaire à celle des pures et peuvent améliorer la précision des valeurs génétiques estimées des reproducteurs de lignées pures sur des caractères croisés (Wei and van der Werf, 1994; Bijma and van Arendonk, 1998).

CONCLUSION

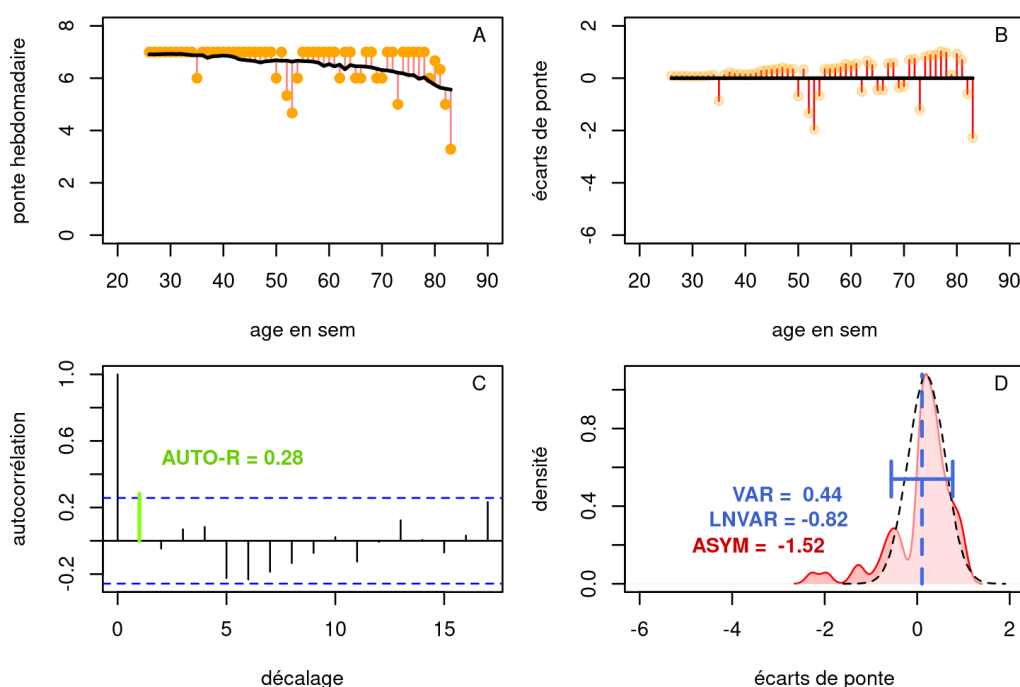
Les résultats de cette étude montrent que LNVAR et AUTO-R sont héritables, et sont favorablement génétiquement corrélés à la ponte. Ce sont des indicateurs de résilience complémentaires : LNVAR indique la sévérité et la durée d'une réponse à une perturbation alors qu'AUTO-R indique le taux de récupération. LNVAR semble déjà pouvoir faire l'objet d'études d'inclusion dans les programmes de sélection, alors qu'AUTO-R pourrait faire l'objet de nouvelles définitions pour mieux cibler les périodes perturbées. Les corrélations génétiques pour le même caractère entre les populations pures et croisées sont modestes, ce qui suggère que le déterminisme génétique du caractère est en partie différent dans les deux populations. Cela implique que des stratégies de sélection intégrant l'information des croisées peuvent être bénéfiques aux programmes d'amélioration génétique de la résilience chez les poules pondeuses.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Berghof T.V.L. *et al.*, 2019a. *Front. Genet.*, (10), 1216.

Berghof T.V.L. *et al.*, 2019b. *Front. Genet.*, (9), 692.
 Besbes B. *et al.*, 1992. *Genet Sel Evol*, 539–552.
 Bijma P. et van Arendonk, J.A.M., 1998. *Anim. Sci.* (66), 529–542.
 Biscarini F. *et al.*, 2008. *J. Anim. Sci.*, (86), 2845–2852.
 Duenk P. *et al.*, 2021. *J Anim Sci.*, (99), 8, 1-24.
 Elgersma G.G. *et al.*, 2018. *J. Dairy Sci.*, (101), 1240–1250.
 Friggens N.C. *et al.*, 2017. *Animal*, (11), 2237–2251.
 Gilmour A.R. *et al.*, 2015. Programme ASReml 4.1. Disponible sur : www.vsnl.co.uk.
 Iung L.H. *et al.*, 2020. *J Anim Breed Genet*, (137), 263–280.
 Liu Z. *et al.*, 2019. *BMC Genet*, (20), 67.
 Mulder H.A. *et al.*, 2016. *Genet Sel Evol*, (48), 39.
 Nurgartinsih V. *et al.*, 2002. *Arch. Anim. Breed.* (45), 501–508.
 Peeters K., 2015. Ph.D. de l'université de Wageningen. Disponible sur : <https://edepot.wur.nl/361159>.
 Poppe M. *et al.*, 2020. *J. Dairy Sci.*, (103), 1667–1684.
 Putz A.M. *et al.*, 2019. *Front. Genet.*, (9), 660.
 R Core Team, 2020. Available at: <https://www.R-project.org>.
 Rauw W.M. *et al.*, 1998. *Livest. Prod. Sci.*, (56), 15–33.
 Rendel J. M., 1963. *Genetics*, (48), 391–408.
 Scheffer M. *et al.*, 2018. *Proc Natl Acad Sci USA*, (115), 11883–11890.
 Wei M. *et al.*, 1994. *Anim. Sci.*, (59), 401–413.
 Wientjes Y.C.J. *et al.*, 2017. *J. Anim. Sci.*, (95), 3467.
 Wolc A. *et al.*, 2012. *Animal Genetics*, (43), 87–96.
 Wolc A. *et al.*, 2011. *Poult. Sci.*, (90), 30–34.

Figure 1. Illustration des caractères de résilience chez une poule pondeuse



Légende : Le graphique **A** représente la ponte hebdomadaire observée d'une poule en fonction de l'âge (points orange) et la ponte attendue (moyenne du lot, courbe noire). Le graphique **B** représente les écarts de ponte (segments rouges). Le graphique **C** est le corrélogramme de la série temporelle des écarts de ponte en fonction du décalage temporel entre deux points, et le segment vert représente l'autocorrélation de décalage 1 (caractère AUTO-R). Le graphique **D** représente la distribution des valeurs des écarts de ponte (courbe rouge), la courbe noire et pointillée représente la distribution normale la plus proche, laissant apparaître les queues de distribution entre la distribution normale théorique et celle observée. Le coefficient d'asymétrie de la distribution (caractère ASYM) est en rouge. Le segment vertical pointillé bleu représente la moyenne observée des écarts de ponte et le segment horizontal bleu leur variance (qui une fois transformée par logarithme népérien donne le caractère LNVAR).