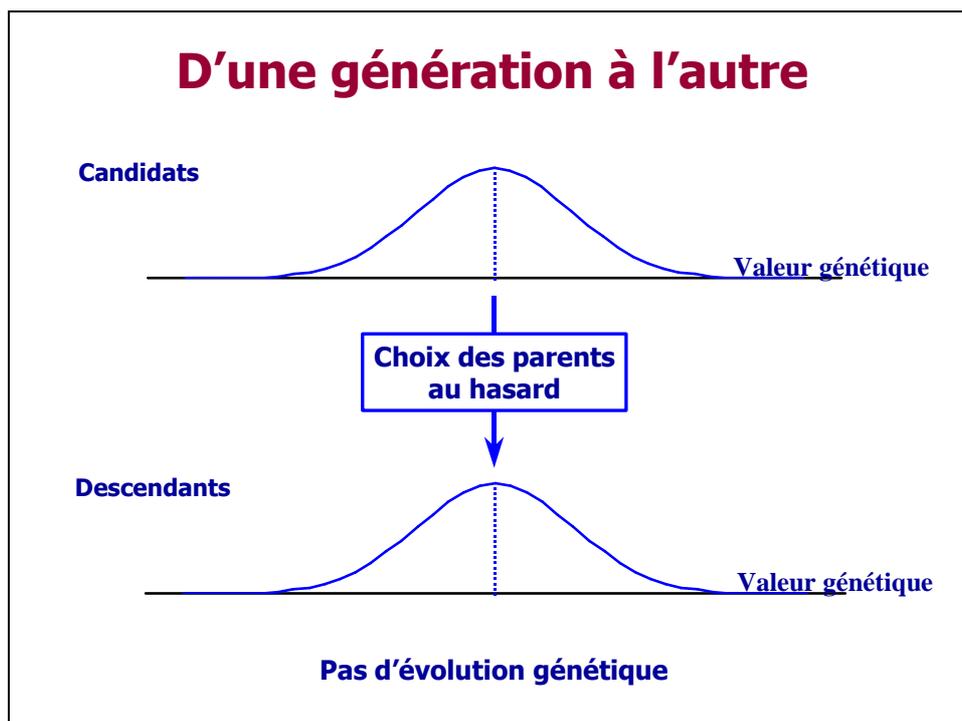


## V. LA SELECTION : PARAMETRES DU PROGRES GENETIQUE, COMPARAISON DES METHODES DISPONIBLES

Si les reproducteurs sont choisis au hasard, il n'y a pas de raison pour que la moyenne d'une population soit modifiée dans un sens ou dans un autre. *A contrario*, il y a sélection quand on retient comme parents de la génération suivante les meilleurs individus ou, plus généralement, un groupe d'individus supérieurs à la moyenne, pour un caractère donné. On peut prédire le progrès génétique sous l'effet de la sélection, ce qui est utilisé pour comparer diverses méthodes de sélection et pour recommander des stratégies aux responsables des programmes.

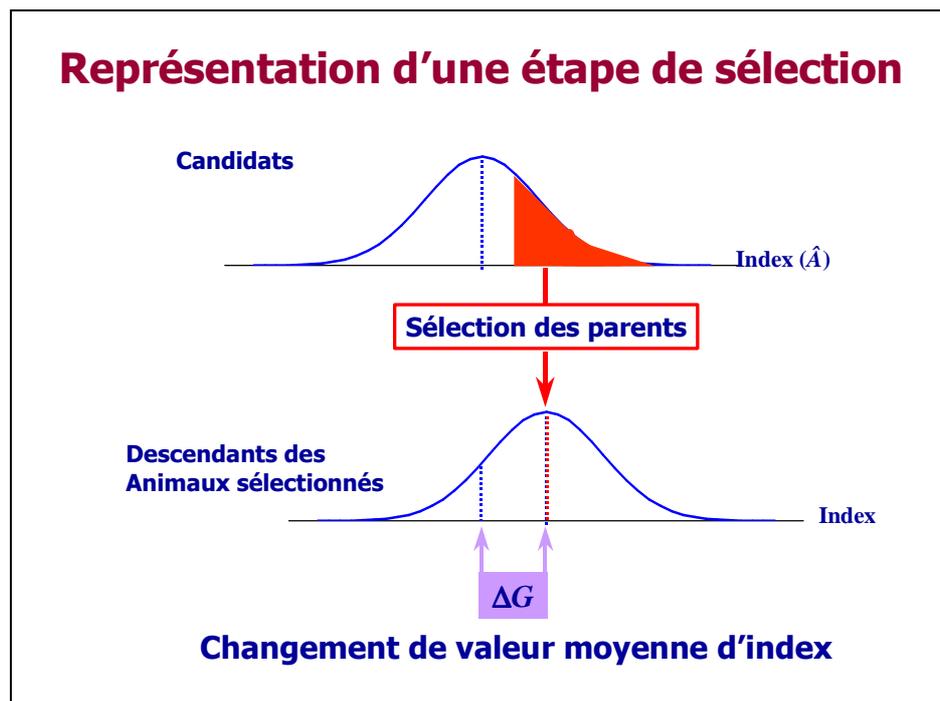


## A. La prédiction et les paramètres du progrès génétique annuel

### 1. Hypotheses

Considérons la situation la plus simple sur le plan démographique, celle d'une population où les générations sont séparées, ce qui est souvent le cas chez les volailles. Nous avons vu comment on peut prédire la réponse à une génération de sélection fondée sur les valeurs phénotypiques individuelles (GQ, chapitre IV), en utilisant les résultats établis à propos de la relation parent-descendant. Nous allons généraliser cette approche à une sélection fondée sur des index de valeur génétique construits à partir d'information(s) quelconque(s).

Soit un ensemble de candidats à la sélection qui sont comparés sur la base d'index de valeur génétique. Tous les candidats disposent de la même information et sont ainsi connus avec le même Coefficient de Détermination ( $CD$ , cf. chapitre précédent). Afin de faciliter les calculs, on suppose (1) que les index des candidats suivent une distribution normale et (2) que l'on effectue rigoureusement une sélection par troncature : on retient comme reproducteurs tous les individus dont l'index de valeur génétique dépasse un certain seuil. Cette deuxième hypothèse constitue évidemment une simplification de la réalité. Par ailleurs, on suppose que les reproducteurs, une fois sélectionnés, s'unissent au hasard.



## 2. Transmission d'une génération à l'autre et définition du progrès génétique ypoyhèses

Par définition, l'espérance de la valeur génétique ( $A$ ) d'un animal connaissant celles de ses parents est égale à la moyenne des valeurs génétiques additives parentales. Cela est vrai pour la valeur génétique moyenne d'un groupe de descendants. Soit en utilisant les indices  $d$ ,  $p$  et  $m$  pour désigner les descendants, les pères et les mères, respectivement :

$$E(\bar{A}_d | \bar{A}_p, \bar{A}_m) = \frac{1}{2} \bar{A}_p + \frac{1}{2} \bar{A}_m$$

Ceci représente l'espérance de la moyenne génétique totale ( $G$ ) des descendants, puisqu'en panmixie cette dernière ne fait intervenir aucun effet génétique non additif (cf. GQ chap. III).

**Par définition**, le progrès génétique est la différence entre, d'une part, la valeur génétique moyenne des descendants issus des reproducteurs sélectionnés et, d'autre part, celle que l'on aurait obtenue si les parents avaient été choisis au hasard. Soit  $\Delta G_p$  la supériorité génétique des pères sélectionnés par rapport à l'ensemble des candidats dont ils sont issus et  $\Delta G_m$  celle des mères sélectionnées, l'expression du progrès génétique ( $\Delta G$ ) découle de l'additivité :

$$\Delta G = \frac{1}{2} \Delta G_p + \frac{1}{2} \Delta G_m$$

Raisonnons au sein d'un sexe parental donné. Les parents sélectionnés ont une valeur moyenne d'index supérieure à la moyenne des candidats. La différence correspondante est désignée sous le terme de différentielle de sélection ( $S$ )<sup>20</sup> :

$$S = \overline{\text{Index}}_{\text{sélectionnés}} - \overline{\text{Index}}_{\text{candidats}}$$

Nous avons vu au chapitre précédent que l'index de valeur génétique d'un animal est égal à l'espérance de sa valeur génétique. En conséquence, l'espérance de la supériorité des parents sélectionnés ( $\Delta G_s$ ) est égale à la différentielle de sélection calculée sur les index :

$$E(\Delta G_s) = \overline{\text{Index}}_{\text{sélectionnés}} - \overline{\text{Index}}_{\text{candidats}} = S$$

---

<sup>20</sup> En génétique quantitative (fin du chapitre IV), la différentielle de sélection avait été définie comme un écart de valeur phénotypique. Ici elle est définie comme un écart d'index moyen. De façon générale, la différentielle s'exprime en fonction du critère de sélection utilisé.

Afin de disposer d'un paramètre indépendant de la variabilité du caractère sélectionné, on définit l'*intensité de sélection* ( $i$ ) comme la différentielle exprimée en unités d'écart-type (voir figure 1 et tableau 4) :

$$i = S/\sigma_{\text{Index}}$$

L'espérance de supériorité génétique des parents sélectionnés devient alors :

$$E(\Delta G_s) = S = i\sigma_{\text{Index}}$$

On montre que le Coefficient de Détermination ( $CD$ ), défini au chapitre précédent, s'exprime aussi comme le rapport entre la variance des index sur la variance des valeurs génétiques :

$$CD = [r(\text{Index}, A)]^2 = \frac{\text{var}(\text{Index})}{\text{var}(A)}, \text{ soit } \text{var}(\text{Index}) = CD \times \sigma_A^2$$

L'espérance de supériorité génétique des parents sélectionnés vaut donc :

$$E(\Delta G_s) = i\sqrt{CD}\sigma_A$$

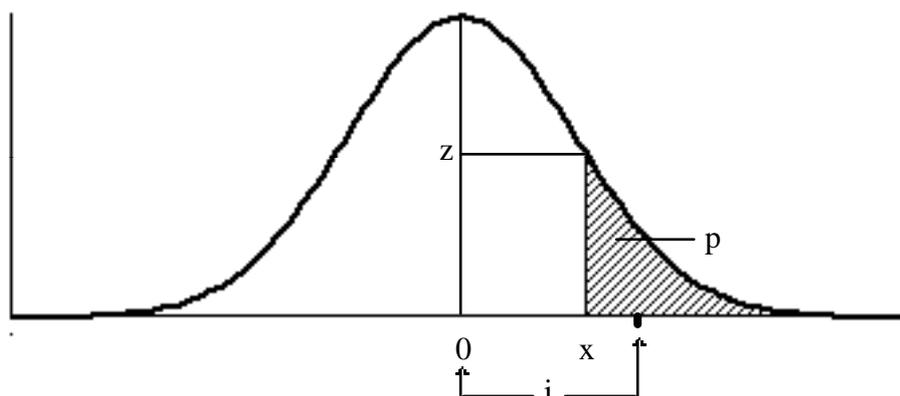
La racine carrée du  $CD$  est désignée par le terme de *précisions de la sélection* ( $R$ ) : c'est le coefficient de corrélation entre l'index et la valeur génétique vraie :

$$R = \sqrt{CD} = r(\text{Index}, A)$$

En définitive, l'espérance de la supériorité génétique des parents sélectionnés vaut :

$$E(\Delta G_s) = iR\sigma_A$$

**Figure 1.** Sélection par troncature dans une distribution normale centrée réduite.



**Tableau 4.** Intensité de sélection ( $i$ ) et seuil de sélection ( $x$ ) en fonction de la proportion d'individus retenus pour la reproduction ( $p$ , exprimée en pourcentage). Les valeurs de  $x$  pour  $p > 50\%$  s'obtiennent par symétrie (cf. figure 1).

$p$ (%)	$i$	$x$	$p$ (%)	$i$	$x$	$p$ (%)	$i$	$x$
0,01	3,958	3,719	11	1,710	1,226	41	0,948	0,227
0,02	3,789	3,540	12	1,667	1,175	42	0,931	0,202
0,03	3,687	3,432	13	1,628	1,126	43	0,914	0,176
0,04	3,613	3,353	14	1,590	1,080	44	0,896	0,151
0,05	3,555	3,290	15	1,555	1,036	45	0,880	0,125
0,06	3,506	3,239	16	1,521	0,994	46	0,863	0,100
0,07	3,465	3,195	17	1,489	0,954	47	0,846	0,075
0,08	3,429	3,156	18	1,458	0,915	48	0,830	0,050
0,09	3,397	3,121	19	1,428	0,878	49	0,814	0,025
			20	1,400	0,841	50	0,798	0,000
0,1	3,368	3,090	21	1,373	0,806			
0,2	3,171	2,878	22	1,346	0,772	51	0,782	
0,3	3,050	2,748	23	1,320	0,739	52	0,766	
0,4	2,962	2,652	24	1,295	0,706	53	0,751	
0,5	2,893	2,576	25	1,271	0,674	54	0,735	
0,6	2,834	2,512	26	1,248	0,643	55	0,720	
0,7	2,784	2,457	27	1,225	0,613	56	0,704	
0,8	2,741	2,409	28	1,202	0,583	57	0,689	
0,9	2,701	2,366	29	1,181	0,553	58	0,674	
			30	1,159	0,524	59	0,659	
1	2,666	2,326	31	1,138	0,496	60	0,644	
2	2,421	2,054	32	1,118	0,467			
3	2,269	1,881	33	1,098	0,440	65	0,570	
4	2,155	1,751	34	1,078	0,412	70	0,497	
5	2,063	1,645	35	1,058	0,385	75	0,424	
6	1,986	1,555	36	1,039	0,358	80	0,350	
7	1,918	1,476	37	1,021	0,332	85	0,274	
8	1,859	1,405	38	1,002	0,305	90	0,195	
9	1,805	1,341	39	0,984	0,279	95	0,109	
10	1,755	1,281	40	0,966	0,253	100	0,000	

L'espérance du progrès génétique ( $\Delta G$ ) à l'issue d'une génération de sélection s'exprime alors comme la moyenne des espérances des supériorités des pères et des mères sélectionnés :

$$E(\Delta G) = \frac{1}{2} E(\Delta G_p) + \frac{1}{2} E(\Delta G_m) = \frac{1}{2} (i_p R_p + i_m R_m) \sigma_A$$

### 3. Généralisation : les 4 voies de transmission des gènes et le progrès génétique annuel

Les populations d'animaux domestiques ont généralement un fonctionnement plus complexe que celui considéré plus haut. Tout d'abord, elles sont souvent à générations chevauchantes. D'autre part, au-delà de la distinction entre les sexes parentaux, ce sont quatre voies de transmission des gènes qu'il faut considérer : père-fils, mère-fils, père-fille et mère-fille. Par exemple, dans la sélection des vaches laitières, pour des raisons d'effectifs requis, on est extrêmement plus sévère quand on pense élever un descendant mâle issu des reproductrices retenues que quand on pense élever une jeune femelle<sup>21</sup>.

Par ailleurs, d'un point de vue économique, il est toujours important de rapporter le progrès attendu au temps nécessaire pour que ce dernier soit transmis d'une génération à l'autre. Pour ce faire on définit *l'intervalle de génération* ( $T$ ) comme l'âge moyen des parents à la naissance de leurs descendants. Pratiquement, l'intervalle de génération se calcule comme une moyenne d'écarts d'âge entre les parents et leurs descendants. L'intervalle de génération est un paramètre démographique qui est différent de l'âge à la première reproduction. Il est fortement lié à la biologie de l'espèce. Dans les populations d'animaux domestiques, l'intervalle de génération peut prendre des valeurs différentes selon la voie considérée et selon les épreuves de sélection que l'on fait subir aux animaux.

Le progrès génétique annuel ( $\Delta Ga$ ) est égal au rapport entre la moyenne des espérances de supériorité génétique des parents sélectionnés et la moyenne des intervalles de génération :

$$E(\Delta Ga) = \overline{E(\Delta G_s)} / \bar{T}$$

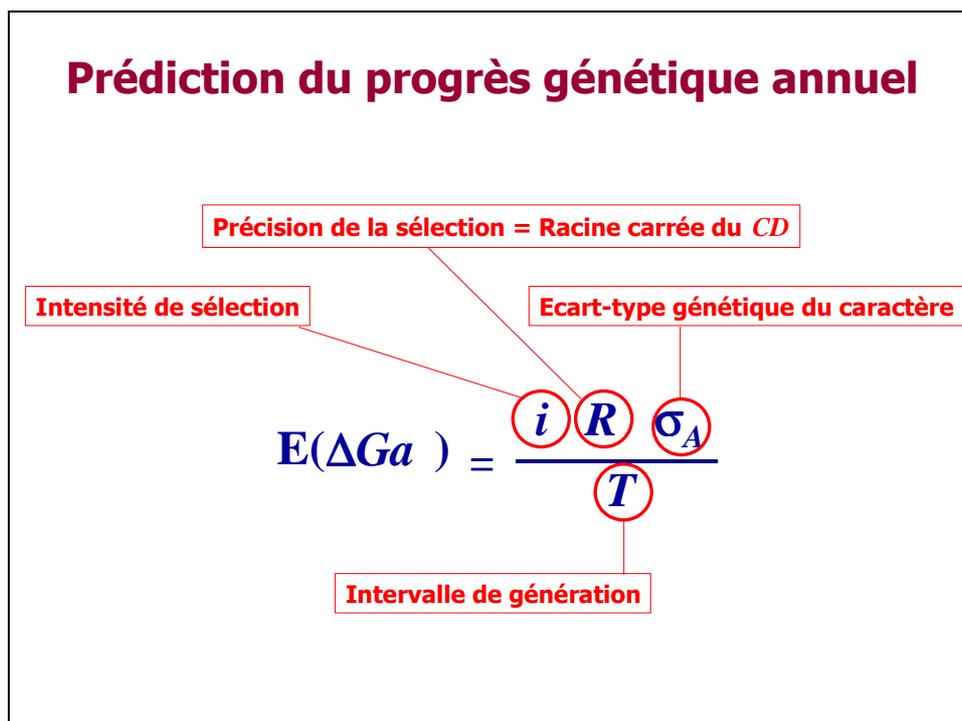
<sup>21</sup> Cette distinction sera développée et précisée au cours du TD n°1 d'amélioration génétique.

La moyenne est à effectuer sur les 4 voies de transmission des gènes (indicées  $v$ ). En matière de flux de gènes, chaque voie a le même poids ( $1/4$  des flux de gènes). L'espérance du progrès génétique annuel s'exprime donc ainsi (après simplification par  $1/4$  en haut et en bas) :

$$E(\Delta Ga) = \frac{\sum_{v=1}^4 i_v R_v}{\sum_{v=1}^4 T_v} \sigma_A$$

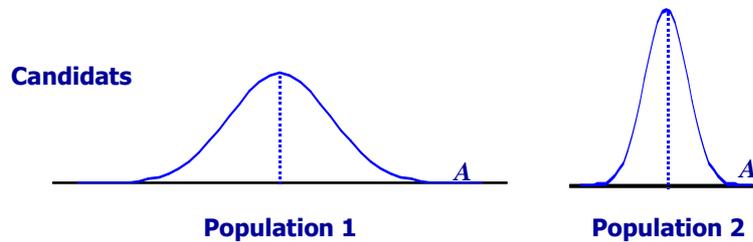
**Le progrès génétique annuel dépend donc de quatre paramètres :**

- **Un paramètre génétique** : l'écart-type génétique du caractère sélectionné. Ce dernier est souvent considéré comme une constante. Cette hypothèse n'est valable qu'à court terme. A moyen terme, il est nécessaire de tenir compte de son évolution attendue, conséquence de certains phénomènes : sélection elle-même, dérive génétique, etc.
- **Trois paramètres techniques**, l'intensité de sélection ( $i$ ), la précision ( $R$ ) et l'intervalle de génération ( $T$ ), en partie modulables par le sélectionneur. Ils ont des limites liées notamment à des contraintes biologiques et économiques. La variation d'un de ces 3 paramètres ne se fait généralement pas indépendamment des autres : la modification d'un paramètre a souvent des répercussions défavorables sur l'un des deux autres.



## Paramètres du progrès génétique

### 1) La variance génétique du caractère



On attend plus de progrès génétique  
en population 1 qu'en population 2

## Paramètres du progrès génétique

### 2) La nature du critère de sélection

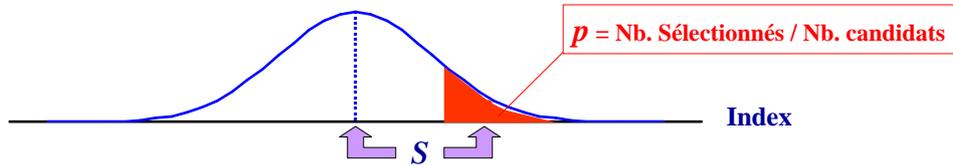
Corrélation entre l'index et la valeur génétique vraie

$$R = [CD]^{1/2}$$

⇨ Point précédent du cours

## Paramètres du progrès génétique

### 3) La sévérité du choix



#### Intensité de sélection :

$i = \text{Différentielle standardisée} = S / \text{écart-type d'index}$

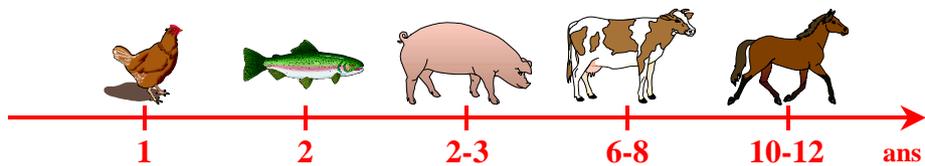
→ Figure 1 et tableau 4 du polycopié

## Paramètres du progrès génétique

### 4) Le temps que ça prend

#### Intervalle de génération :

$T = \text{Ecart d'âge moyen entre un ensemble de descendants et leurs parents}$



## B. Comparaison des principales méthodes de sélection (un caractère)

Les index de valeur génétique combinent souvent des informations de nature différente : performance individuelle, valeurs d'apparentés (cf. chapitre IV). Il arrive qu'un type donné d'information ait un poids prépondérant dans l'index de valeur génétique, comme par exemple la moyenne des performances d'un grand nombre de descendants. Il arrive enfin que la sélection soit effectuée sur la base d'un seul type d'information. Cette dernière situation définit les principales méthodes de sélection que l'on peut employer en vue d'améliorer un caractère. Dans cette section, nous allons comparer ces différentes méthodes ; l'expression des index de valeur génétique et des *CD* correspondants est disponible au chapitre IV (tab. 1 et section D). La comparaison portera sur l'incidence des méthodes sur les paramètres du progrès génétique annuel ainsi que sur la facilité de mise en oeuvre et le coût. Enfin, nous montrerons en quoi ces méthodes peuvent (et doivent) être utilisées en complémentarité.

### Les principales méthodes de sélection

Méthode	Information valorisée
<b>Sélection massale</b> <i>Mass selection</i>	<b>Performance(s) individuelle(s)</b>
<b>Sélection sur ascendance</b> <i>Pedigree selection</i>	<b>Performance(s) des parents</b> <b>Index des parents</b>
<b>Sélection sur descendance</b> <i>Progeny testing</i>	<b>Performance moyenne d'un petit échantillon des descendants</b>
<b>Sélection sur collatéraux</b> <i>Family selection</i>	<b>Performance moyenne des frères et sœurs (pleins f-s et demi-f-s)</b>

## 1. La sélection massale

La sélection massale<sup>22</sup> consiste à choisir les reproducteurs en fonction de leur(s) performance(s) individuelle(s). Pour obtenir une évaluation génétique des candidats, il suffit de contrôler les performances. Ainsi, la sélection massale n'implique pas la tenue d'un état civil, ce qui a des avantages dans les situations où aucun état civil n'est disponible.

- La précision (= racine carrée du *CD*) de la sélection massale, dépend du caractère mesuré puisqu'elle est égale à la racine carrée de l'héritabilité (cf. Tableau 3).
- Il suffit d'un seul contrôle par candidat à la sélection. Or le coût d'un contrôle n'est jamais nul et des contraintes matérielles limitent toujours la capacité de contrôle au sein d'une population. Ainsi, l'évaluation sur propre performance maximise le nombre d'animaux évalués pour une même capacité de contrôle et, à nombre de reproducteurs retenus constant, la sélection massale permet de maximiser l'intensité de sélection.
- A durée d'utilisation constante, la sélection massale permet de minimiser l'intervalle de génération pour les caractères dont la mesure peut s'effectuer avant la puberté, comme le poids à la naissance, la vitesse de croissance, etc. Dans ce cas, en effet, on peut faire reproduire les animaux dès qu'ils en sont biologiquement capables. Dans le cas contraire, les intervalles de génération sont plus longs.

Du fait de sa simplicité, on cherche parfois à se contenter de la sélection massale, dès lors qu'elle peut être appliquée avec une précision suffisante. Elle ne peut cependant pas s'appliquer dans toutes les situations : (i) lorsque le caractère concerné ne s'extériorise pas chez les candidats à la sélection (car ne s'exprimant que dans un seul sexe) et (ii) lorsque la mesure du caractère nécessite l'abattage de l'animal. Il est alors nécessaire, soit de mesurer un caractère fortement corrélé au caractère désiré (mais ce n'est pas toujours possible) soit de recueillir des informations sur des apparentés.

La sélection massale est la méthode de sélection la plus simple à mettre en oeuvre, ce qui en constitue l'avantage majeur. Elle autorise une forte intensité de sélection. Son principal inconvénient réside dans l'impossibilité qu'il y a de l'appliquer à certains caractères : ceux qui ne s'expriment que dans un sexe ou que l'on ne peut mesurer qu'après abattage.

<sup>22</sup> Ce terme provient de l'anglais *mass selection*, qui signifie "sélection dans la masse". On parle aussi de sélection individuelle.

## 2. La sélection sur ascendance

La sélection sur ascendance consiste à choisir les reproducteurs en fonction des informations dont on dispose sur leurs parents ou sur des ancêtres plus éloignés. La mise en oeuvre de cette méthode (comme celle des autres méthodes généalogiques) repose sur la disponibilité de fichiers d'état civil fiables et tenus à jour. Ainsi, lorsque les enjeux génétiques ou commerciaux sont importants, il est nécessaire de procéder à une vérification de la filiation sur la base du polymorphisme biologique (cf. Ch.III, § B.1).

- La précision de la sélection sur ascendance est en général faible. En effet, une seule performance individuelle renseigne mieux sur la valeur génétique que la connaissance d'une performance de chaque ancêtre du pedigree<sup>23</sup> complet<sup>24</sup>. Cet inconvénient peut être tempéré dans le cas où l'on utilise un index d'ascendance fondé sur les index (et non les performances) des parents directs (cf. Tableau 3).
- Compte tenu de la précision modérée à faible de cette évaluation, on évite d'effectuer une forte pression de sélection à cette étape (l'intensité est généralement modérée).
- Le choix sur ascendance est généralement très précoce des reproducteurs, dès leur naissance, ce qui permet de minimiser l'intervalle de génération. En fait, le choix s'effectue le plus souvent dès la conception, en procréant une nouvelle génération de candidats à la sélection en accouplant les tout meilleurs reproducteurs de la génération précédente : on parle d'**accouplements raisonnés**. Cette étape est capitale, notamment si les jeunes animaux ainsi procréés doivent passer au filtre de procédures ultérieures longues et coûteuses de sélection. Plus généralement, il n'y a qu'en procédant de la sorte que l'on peut réellement cumuler le progrès génétique au fur et à mesure que se succèdent les générations : on parle également de **recyclage du progrès génétique**.

La sélection sur ascendance est la sélection la plus précoce que l'on puisse faire, ce qui en constitue l'avantage majeur. On doit l'utiliser pour un premier tri des reproducteurs. Son principal inconvénient réside dans sa faible précision. Aussi, ce premier tri doit être affiné par la suite au moyen d'autres méthodes.

<sup>23</sup> Mot anglais provenant de l'ancien français *pié de grue* (source : Le Petit Robert). L'empreinte du pied de la grue est en effet une marque à trois traits, comme lorsque l'on symbolise une filiation avec un trait pour le père, un pour la mère et un pour le descendant (source : La Hulotte, n°27).

<sup>24</sup> Cette réalité ne semble pas encore admise dans certains milieux de l'élevage du cheval de sport ou de course ou chez certains éleveurs traditionalistes de bovins allaitants, où, pour juger du mérite d'un animal, on attache beaucoup d'importance à remonter sa généalogie sur quatre générations, voire plus.

### 3. La sélection sur descendance

Dans un dispositif d'évaluation génétique en routine, dans des populations à générations chevauchantes, quand un animal a un descendant contrôlé (mesuré pour le caractère), l'information correspondante est incorporée à son index de valeur génétique. La mise en place d'une épreuve spécifique de sélection fondée sur la valeur moyenne de la descendance n'est, en revanche, organisée que dans certaines occasions : on parle d'épreuve de la descendance. Cette épreuve spécifique n'est commodément applicable que pour les mâles et, dans les faits, elle est essentiellement pratiquée pour les mâles des espèces peu ou pas prolifiques.

- La précision de la sélection sur descendance est très élevée : elle peut tendre vers 1.
- Compte tenu de sa lourdeur de mise en œuvre, elle n'est généralement pas appliquée à des effectifs très importants de candidats : l'intensité de sélection n'est pas maximisée.
- La sélection sur descendance a l'inconvénient d'être tardive, notamment si la mesure du caractère nécessite que les descendants eux-mêmes se soient reproduits. Les résultats de l'évaluation interviennent quand les pères testés sont déjà âgés (6 ans pour les taureaux laitiers). L'intervalle de génération est alors notablement allongé.

L'organisation de l'épreuve sur descendance requiert une logistique importante et un travail de coordination très important, que les descendants mesurés soient élevés en ferme ou en station. A ce titre, elle n'est pas accessible à des éleveurs individuels mais seulement à des organismes regroupant un grand nombre d'éleveurs (union de coopératives d'insémination, par exemple). Elle nécessite le suivi d'un protocole rigoureux : choix non orienté des mères « support de testage », répartition de la descendance d'un même mâle dans plusieurs élevages, absence d'élimination de descendants pour des causes en lien avec les caractères mesurés, absence de traitement préférentiel entre descendance, etc. Le coût de l'épreuve sur descendance est généralement très élevé, conséquence à la fois de l'organisation nécessaire et de l'entretien d'un grand nombre de mâles candidats, et/ou de leur stock de semence, en attente des résultats. A titre d'exemple, on estime (en 2005) que le prix de revient d'un taureau laitier à l'issue de son épreuve de la descendance est de l'ordre de 50 000 Euros. Pour toutes ces raisons, l'épreuve de la descendance n'est mise en œuvre que lorsqu'une précision élevée est exigée (reproducteurs appelés à une large diffusion, *via* l'insémination notamment). En France, elle concerne essentiellement les ruminants laitiers et les ruminants allaitants.

La sélection sur descendance est la méthode qui permet d'obtenir le maximum de précision et elle est applicable pour tous les caractères. Ce sont là deux avantages majeurs. La sélection sur descendance représente cependant l'inconvénient d'allonger notablement l'intervalle de génération.

Sur le plan pratique, la mise à l'épreuve de la descendance est coûteuse et nécessite des infrastructures importantes et une organisation rigoureuse : elle ne peut être le fait d'éleveurs individuels.

Les animaux mis à l'épreuve doivent avoir été triés au préalable par d'autres méthodes, plus précoces et pouvant s'appliquer à un grand nombre de candidats.

#### **4. La sélection sur collatéraux**

La sélection sur collatéraux consiste à sélectionner les reproducteurs à partir de la moyenne des performances de leurs demi- ou pleins frères-sœurs. Elle est surtout développée dans les espèces où l'on peut disposer de familles nombreuses : volailles, poissons, lapins, porcs. Une des difficultés majeures de cette méthode est de limiter les effets d'environnement commun aux membres d'une même famille, ces derniers s'ils ne sont pas pris en compte pouvant en effet conduire à retenir prioritairement les candidats issus des familles ayant bénéficié d'un environnement particulièrement favorable.

- A moins de disposer d'un grand nombre de collatéraux et de pouvoir planifier la répartition des animaux de façon à éviter les effets d'environnement commun (cas des volailles), la sélection sur collatéraux ne présente guère d'intérêt dès lors qu'il est possible d'appliquer la sélection massale (cas des poissons). En effet, cette dernière est souvent autant ou plus précise que la sélection sur collatéraux, notamment quand on ne dispose que de demi-frères-sœurs. Cependant, pour les caractères peu héritables, l'information sur collatéraux peut compléter utilement l'information individuelle.
- En matière d'intensité de sélection, la sélection sur collatéraux peut être moins optimale que la sélection massale.
- L'intérêt de l'information relative aux collatéraux est qu'elle est généralement obtenue de façon contemporaine avec les performances individuelles (quand elles existent). Ainsi, dans les cas de caractères impossibles à mesurer sur les candidats eux-mêmes, la sélection sur collatéraux permet de se dispenser d'une évaluation sur descendance,

ce qui évite ainsi d'allonger l'intervalle de génération. C'est typiquement le cas des souches de poules pondeuses, où les coqs sont sélectionnés sur la base des performances moyennes de leurs pleines sœurs (environ une dizaine) et de leurs demi-sœurs (environ une centaine). C'est également le cas du choix des verrats pour lesquels un effort de sélection est réalisé sur les caractéristiques de qualité de la viande afin d'éviter leur détérioration, les verrats étant évalués sur la base des performances d'un collatéral abattu.

L'évaluation sur collatéraux est en général assez peu précise et sa fiabilité peut être mise en défaut en cas d'effet d'environnement commun, phénomène relativement courant pour des pleins frères-sœurs. Son intérêt réside surtout dans la possibilité d'évaluer des candidats pour des caractères qui ne s'expriment que dans un sexe ou dont la mesure nécessite l'abattage, et ce sans passer par l'évaluation sur descendance qui est longue et coûteuse. La sélection sur collatéraux est principalement employée chez les volailles, compte tenu des caractéristiques biologiques de ces espèces et de la maîtrise importante des conditions de milieu qui existe en sélection avicole.

## **C. Aperçu de situations moins élémentaires et exemples**

### **1. La complémentarité des méthodes de sélection**

Nous avons vu aux chapitres précédents que chaque méthode de choix des reproducteurs a des avantages et des inconvénients, les inconvénients de l'une pouvant être compensés par les avantages de l'autre. En référence aux paramètres du progrès génétique annuel (cf. § A.2), aucune méthode n'a que des avantages, aucune n'a que des inconvénients. Il est donc logique d'utiliser successivement ces diverses méthodes.

La première méthode disponible dans le temps est la sélection sur ascendance. Même peu précise, elle permet un premier tri des candidats. Cette première sélection est à effectuer dès que cela est possible, y compris dès la conception (accouplements raisonnés) pour permettre d'affecter les moyens qui seront mobilisés aux étapes suivantes aux animaux dont on peut penser, *a priori*, qu'ils sont parmi les meilleurs.

## Complémentarité des méthodes de sélection

*En pratique,*  
différentes informations et différentes méthodes de sélection  
sont combinées

	Taureaux d'IA Races laitières	Verrats	Coqs Souches pondeuses
<b>Ascendance</b> (accouplements raisonnés)	X ↓	X ↓	X ↓
<b>Performance indiv.</b>	Croissance Fonction sexuelle	Croissance, dév <sup>nt</sup> musc.	
<b>Collatéraux</b>	↓	Croissance, dév <sup>nt</sup> musc. Qualité de la viande	Production d'œufs
<b>Descendants</b> (Epreuve de la descendance)	Caractères laitiers et fonctionnels		

L'étape suivante, indispensable compte tenu de la faible précision de l'étape précédente, est constituée par la sélection massale. Permettant une forte intensité de sélection, le choix correspondant est efficace, sauf dans le cas de caractères à faible héritabilité. Compte tenu de la simplicité de cette sélection et de son peu d'impact sur l'intervalle de génération, on est amené à s'en contenter dès que possible, c'est-à-dire dès que l'on peut faire les mesures nécessaires sur les candidats à la sélection et que l'on ne cherche pas une précision trop élevée. On peut également remédier au manque de précision, ou à l'impossibilité de faire la mesure sur les candidats, en tenant compte des performances de leurs collatéraux.

Pour des caractères non mesurables sur les candidats et lorsqu'une précision élevée est nécessaire (reproducteurs mâles qui seront largement diffusés après sélection), il est indispensable d'effectuer une sélection sur descendance, malgré la lourdeur de mise en oeuvre de cette méthode et le rallongement de l'intervalle de génération qu'elle entraîne.

Il est intéressant de constater que l'utilisation successive dans le temps de toutes ces méthodes permet d'employer chacune d'elles de façon optimale : progression de la précision et du coût, diminution de l'intervalle de génération. Il faut par ailleurs veiller, en fin de programme, à ce que ce soient les meilleurs reproducteurs d'une génération donnée qui procréent les candidats

à la sélection de la génération suivante. C'est de cette manière que le progrès génétique peut se cumuler de génération en génération. Cet objectif de « recyclage du progrès génétique » revient en fait à la première étape du programme vue plus haut, c'est-à-dire au premier tri des animaux sur la base de leur ascendance. Pratiquement, on y parvient au moyen des accouplements raisonnés. Ne pas procéder ainsi équivaut à la « mort génétique » des reproducteurs de haute qualité mis en évidence à chaque génération.

Ces diverses étapes constituent la trame de tout programme de sélection. Il est évident que chacun des programmes de sélection est adapté aux conditions particulières dans lesquelles il est mis en oeuvre : espèce, type de production et caractères à améliorer, mode de reproduction, organisation et environnement technique, etc.

## **2. La prise en compte simultanée de plusieurs caractères**

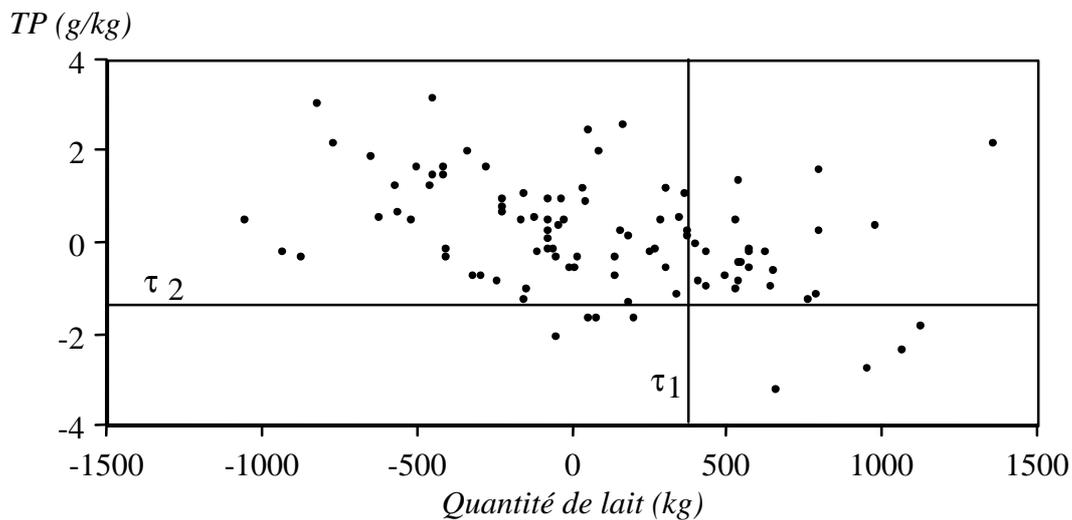
Dans la plupart des situations concrètes, la sélection vise à l'amélioration simultanée de plusieurs caractères. Par exemple, chez les animaux producteurs de viande, on vise à améliorer, d'une part, les aptitudes de reproduction et d'élevage : fertilité, prolificité (pour les espèces concernées), qualités maternelles, taux de sevrage des jeunes etc. et, d'autre part, les aptitudes dites bouchères : vitesse de croissance, indice de consommation, développement musculaire, qualité de la viande, etc. On saisit dès lors la complexité du problème, d'autant plus que beaucoup des caractères que l'on souhaite améliorer ne sont pas indépendants.

### ***a. Conséquence d'une liaison génétique entre caractères***

La liaison génétique entre deux caractères s'apprécie par la **corrélation génétique**, notée  $r_a$  et définie comme la corrélation entre les valeurs génétiques additives d'un même individu pour deux caractères différents (cf. GQ, § III.C.3). Quand on réalise une sélection sur un caractère, les reproducteurs retenus ont en espérance une valeur génétique supérieure à la moyenne des candidats. Ils ont donc, pour un second caractère génétiquement lié au caractère sélectionné, une valeur génétique différente de la moyenne des candidats : supérieure à la moyenne en cas de corrélation positive, inférieure en cas de corrélation négative. Ainsi, sans que l'on ait rien fait pour cela, la réponse à la sélection sur le caractère sélectionné s'accompagne d'une réponse corrélée sur le second, dont il est possible de prédire l'ampleur. L'encadré ci-dessous donne une illustration de ce phénomène, à défaut d'en donner ici une démonstration formelle.

### Conséquences du choix de taureaux laitiers pour deux caractères différents

La figure ci-dessous représente la distribution des index de valeur génétique de taureaux laitiers pour deux caractères : quantité de lait (Lait, en kg/lactation) et taux protéique (TP, en g/kg). Chaque individu est repéré par un point dont l'abscisse est égale à sa valeur d'index pour le Lait et dont l'ordonnée est égale à sa valeur d'index pour le TP. Les animaux considérés constituent l'ensemble des taureaux de race *Normande* mis à l'épreuve de la descendance parmi ceux nés en 1988, avec leurs résultats tels que publiés par l'INRA et l'Institut de l'Élevage en août 1994. Il s'agit donc d'un ensemble d'animaux contemporains, qui n'avait pas encore fait à l'époque l'objet d'une sélection sur la base de ces résultats.



Les caractéristiques de cet ensemble de candidats à la sélection sont les suivantes :

Effectif : 97

CD moyen : Lait : 0,78

TP : 0,86

Valeur moyenne :

Lait : + 86 kg

TP : + 0,17 g/kg

Corrélation entre les index Lait et TP : - 0,40

Considérons que l'on doit retenir 20 taureaux parmi ces 97 et comparons trois stratégies possibles de sélection. Une stratégie « Lait » consiste à retenir les 20 meilleurs pour l'index de valeur génétique pour le Lait, soit en se reportant à la figure ci-dessus, à sélectionner tous les taureaux qui se situent à droite du seuil  $\tau_1$ . Une stratégie « TP » consiste à retenir les 20 meilleurs pour l'index de valeur génétique pour le TP, soit à sélectionner tous les taureaux qui se situent au dessus du seuil  $\tau_2$ . Une stratégie « mixte » consiste à retenir les 20 meilleurs pour une combinaison de lait et de taux. Les résultats, consignés ci-après, montrent clairement les conséquences d'une sélection unicaractère lorsque le caractère sélectionné est en opposition génétique avec un second caractère : une sélection sur le Lait se traduirait par une différentielle de sélection maximale pour ce caractère mais s'accompagnerait d'une dégradation du niveau moyen de TP, et vice-versa. La sélection combinée permet de progresser sur les deux caractères, mais pour un caractère donné, la différentielle exercée est plus faible que celle correspondant à une sélection sur ce seul caractère (dispersion des efforts de sélection).

Stratégie	Différentielle de sélection (en unités d'index)	
	Lait	TP
Lait	+ 662	- 0,7
TP	- 216	+ 1,7
Mixte	+ 550	+ 1,2

Afin d'éviter ce type d'évolution défavorable, il est nécessaire de faire porter l'effort de sélection simultanément sur tous les caractères d'intérêt. Signalons dès maintenant que cela entraîne une dispersion des efforts de sélection, quelle que soit la valeur des corrélations génétiques entre caractères, dispersion qu'il faut accepter. A pression de sélection constante, une sélection simultanée sur deux caractères se traduira, pour un caractère donné, par une manque à gagner par rapport au progrès génétique que l'on aurait attendu si ce caractère avait été seul sélectionné. En effet, à effectifs constants, la prise en compte d'un deuxième caractère n'autorise plus à ne prendre que les tous meilleurs pour le premier caractère. Ce phénomène est également illustré dans l'encadré ci-après.

### ***b. La sélection par seuils indépendants***

Le principe de cette méthode est de fixer des seuils pour chacun des caractères : seuls sont retenus les animaux dont tous les index dépassent les seuils respectifs. Un des problèmes est précisément celui de la fixation de ces seuils, qu'il est souvent difficile de définir de manière objective en vue d'un progrès global. En outre, cette méthode n'est pas optimale dans la mesure où elle ne permet pas à des animaux de compenser une valeur légèrement inférieure à l'un des seuils par des valeurs nettement au dessus des autres. Elle est néanmoins bien adaptée au cas où les informations nécessaires sont obtenues à des époques différentes de la vie de l'animal : on peut effectuer des tris successifs dans le temps, ce qui évite de conserver tous les candidats à la sélection jusqu'au terme des opérations. En évoquant la complémentarité des méthodes de sélection (ascendance, massale, etc., cf. § C.1), plusieurs caractères étaient considérés et c'est une méthode de ce type, par éliminations successives, qui était appliquée.

### ***c. La sélection sur index multicaractère***

Ici, le principe est d'effectuer une sélection sur un critère unique, qui est une combinaison des index pour différents caractères. Par exemple, pour les races traites de ruminants, des index synthétiques laitiers combinent les index de quantité (en kg) de matière protéique (MP) ou de matière grasse (MG), et de taux (en g/kg) protéique (TP) et butyreux (de matière grasse, TB).

Le choix des pondérations à accorder à chaque caractère est un problème majeur en soi. Souvent, ce choix est guidé par une démarche revenant, schématiquement, à calculer les répercussions en terme de revenu, de l'augmentation de la moyenne de la population d'une

unité de chaque caractère. Des index multicaractères sont définis dans la très grande majorité des situations de sélection. Leur usage, comme critère de sélection, dépend néanmoins de l'intérêt porté, ou non, au cas particulier de chaque animal. Chez les volailles ou le porc, les troupeaux de sélection ont des effectifs importants et on s'intéresse essentiellement à l'évolution de la moyenne des populations : les index multicaractères ont ici été facilement adoptés. Chez les herbivores, les troupeaux sont de petite taille et les éleveurs sont sensibles à la notion d'animal à aptitudes équilibrées : les index de synthèse sont utilisés à l'échelon des organismes de sélection mais beaucoup moins chez les éleveurs individuels qui utilisent principalement les index publiés caractère par caractère.

## **La définition des objectifs de sélection**

### **L'exemple des bovins laitiers (1)**

#### **Que demandera-t-on à une vache laitière demain ?**

**De produire un lait riche en matières utiles (MP et MG)**

→ **Importance du mode de fixation du prix du lait**

**De s'élever facilement, dans son milieu, et à moindre coût**

→ **Favoriser ce qui facilite l'élevage et la bonne santé des animaux**

→ **Le cas échéant, favoriser l'adaptation aux contraintes du milieu**

**En France, grande diversité  
de races, de milieux et de systèmes d'élevage, de produits**

**Des tendances globales mais une certaine diversité  
des objectifs de sélection**

## La définition des objectifs de sélection

### L'exemple des bovins laitiers (2) : Index de synthèse

#### 1) Index Economique Laitier (INEL) – valable pour toutes les races

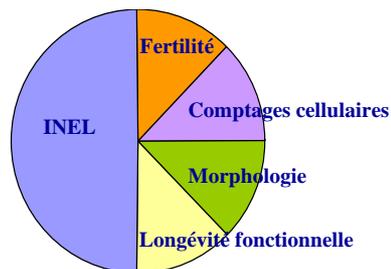
Combinaison linéaire de :

- Quantités de matière (MP, MG)
- Taux (TP, TB)

cf. TD AG-1

#### 2) Index de Synthèse UPRA (ISU) – défini race par race

Exemple de l'ISU en Prim'Holstein



### 3. Les étapes d'un programme de sélection

#### Les différentes étapes d'un programme de sélection

Définition des objectifs de sélection

Recueil de l'information zootechnique

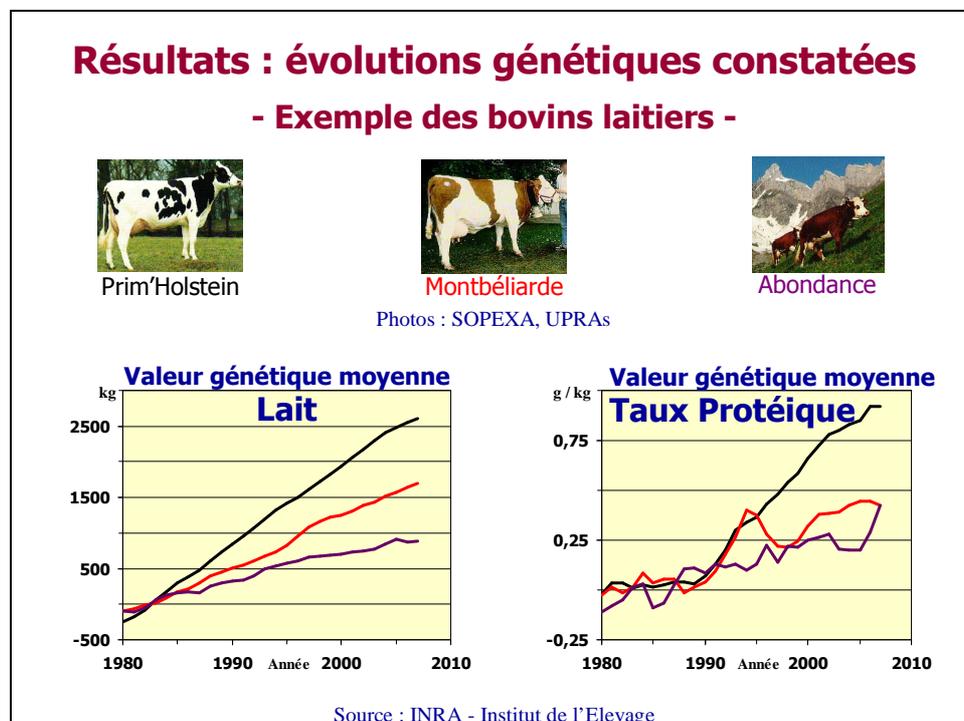
Evaluation génétique

Choix des reproducteurs

Utilisation des reproducteurs

#### 4. Un exemple d'évolution génétique sous l'effet de la sélection : le cas des bovins laitiers

La mise en évidence de l'évolution génétique au sein des populations d'élevage se fait, en absence de « lignées témoins », à partir des seules données de la population considérée. Deux circonstances sont favorables : (i) l'existence d'un historique, sous forme de fichiers de données phénotypiques et généalogiques remontant sur plusieurs décennies et (ii) l'emploi d'une méthode d'évaluation (le BLUP-modèle animal, cf. Ch.IV) permettant de dissocier au mieux les effets de milieu, et notamment les effets « année », et les valeurs génétiques. Ainsi, l'évolution des moyennes d'index par année de naissance des animaux (les index étant tous exprimés en écart à la même base de référence cf. Ch.IV § C.2.a) donne une image fiable de l'évolution génétique de la population. En divisant le progrès accumulé sur une certaine durée par le temps qui s'est écoulé, on obtient directement une estimation du progrès génétique annuel (cf. § A.2) réalisé. La diapositive ci-dessous présente une telle évolution pour deux caractères chez les bovins laitiers : les différences constatées entre races s'expliquent par des différences d'objectifs (races plus ou moins spécialisées), d'effectifs (base de sélection plus ou moins large) et d'histoire (recours à des croisements extérieurs ou non).



## 4. La sélection assistée par le génotypage ou par le marquage

### *a. Gènes identifiés et QTL marqués*

Nous avons vu (Ch.III) qu'il est possible, avec certains moyens d'investigation, d'identifier des gènes, ou d'identifier des portions de chromosomes (QTL), responsables de variations sur des caractères mesurés. Les outils de la biologie moléculaire des procédés de typage sans ambiguïté des animaux, ce qui constitue une aide à la sélection. Il convient de distinguer, d'une part, le cas où le typage moléculaire porte sur le gène lui-même (gènes Halothane,  $\mathcal{RN}$ , Caséine  $\alpha$ -s<sub>1</sub>, ... cf. Ch.III) et, d'autre part, le cas où le typage porte sur un marqueur (microsatellite, par exemple) dont on a pu établir auparavant qu'il est associé à un QTL du caractère considéré. La sélection intégrant l'information moléculaire est désignée sous le terme de Sélection Assistée par le Génotypage (SAG) dans le premier cas et de Sélection Assistée par Marqueurs (SAM)<sup>25</sup> dans le second.

Il faut insister sur le fait que la SAG ou la SAM ne sont efficaces que si l'effet des gènes identifiés, ou l'association marqueur-gène, sont établis sans erreur, ou tout du moins avec un risque d'erreur très faible. La mise en évidence des gènes ou des QTL et de leurs effets reposent sur des observations phénotypiques et des analyses statistiques : il y a toujours un risque de décréter significatif un effet qui n'est pas réel (risque de 1<sup>ère</sup> espèce, voir Stat). Compte tenu de la nécessité de minimiser ce risque et de l'importance des effets de milieu, qui constituent un très important bruit de fond, les protocoles expérimentaux ou les dispositifs d'exploitation des performances mesurées en ferme en vue de détecter des gènes ou des QTL sont relativement lourds. Ajoutons enfin que l'on ne peut mettre en évidence un gène ou QTL que s'il est polymorphe : si les individus portent tous le même allèle, le gène ou le QTL ne peuvent induire aucune variation phénotypique et ne peuvent donc être détectés.

### *b. Possibilités de prise en compte de l'information moléculaire en sélection*

Lorsque l'on souhaite éliminer rapidement un allèle défavorable (anomalie, gène *PrP* chez les ovins, gène  $\mathcal{RN}$  chez le porc, ... cf. Ch. III), on considère l'information sur le gène considéré indépendamment des autres informations. En dehors de ce cas, on cherche plutôt à intégrer

---

<sup>25</sup> En anglais, *Marker Assisted Selection (MAS)*.

l'information moléculaire (types) et les informations phénotypiques (performances) dans une évaluation globale de la valeur génétique des animaux : la SAG ou la SAM reposent alors sur une évaluation génétique assistée par le génotypage ou le marquage.

Les apports de la SAG ou de la SAM, l'information moléculaire venant en complément des performances, sont d'autant plus nets que ces dernières sont peu informatives : caractères peu héréditaires, caractères ne s'exprimant que dans un seul sexe, caractères trop difficiles et/ou trop coûteux à mesurer sur de grands effectifs. L'information moléculaire est obtenue après extraction de l'ADN à partir d'un échantillon de sang : elle peut donc être obtenue très tôt, peu de temps après la naissance des animaux, c'est-à-dire bien avant que ne s'expriment la plupart des caractères qui peuvent entrer dans l'objectif. Un autre intérêt de la SAG ou de la SAM est ainsi d'améliorer l'efficacité de la toute première étape de sélection, en combinant index sur ascendance et information moléculaire : cette première étape est ainsi plus précise (car fondée sur plus d'information) qu'en absence de typage. Dans tous les cas, le typage moléculaire représentant un coût, modéré mais réel, on ne l'applique pas à tous les animaux, mais uniquement à des sous-groupes précis, au cours de phases stratégiques des programmes.

### *c. Exemples de sélection assistée par le génotypage ou par marqueurs*

*c.1. Chez les caprins*, la sélection en faveur du taux de caséine dans le lait (et donc du taux protéique global), est aidée par le génotypage au gène de la caséine  $\alpha$ -s<sub>1</sub>, compte tenu de son effet majeur sur ce caractère. Les animaux typés sont les jeunes boucs candidats à l'agrément pour l'IA, ainsi que leurs parents dans le cadre des accouplements raisonnés.

*c.2. Chez les bovins laitiers*, après un long programme de recherche, plusieurs QTL relatifs à 8 caractères d'intérêt (fertilité, qualité du lait, résistance aux mammites, ...) ont été mis en évidence. Sur cette base, depuis 2001, la SAM est opérationnelle chez les trois principales races françaises. Un total de 45 marqueurs, les plus proches des différents QTL détectés, sont pris en compte. Les animaux typés, au nombre de 10 000 par an, sont les jeunes taureaux candidats à l'IA et les potentielles mères à taureaux, ainsi que leurs parents directs et divers autres apparentés. L'information moléculaire est intégrée dans le dispositif d'évaluation génétique et les index diffusés représentent toujours l'espérance de la valeur génétique conditionnée par l'information disponible : pour les animaux typés, cette information est plus riche et plus précoce, l'évaluation plus précise que sans les marqueurs.

#### 4. La gestion des risques génétiques à court et à long terme

Au cours des 20 à 30 dernières années du XX<sup>ème</sup> siècle, dans la plupart des espèces domestiques, les opérations de sélection se sont intensifiées, notamment du fait, d'une part, de l'emploi de méthodes d'évaluation génétique de plus en plus performantes et, d'autre part, d'une concentration progressive sur une élite réduite de reproducteurs, favorisée par le développement dans certaines espèces des biotechnologies de la reproduction telles que l'insémination artificielle et le transfert embryonnaire. On peut légitimement se demander s'il n'y a pas des risques, à court et à long terme, à faire reposer l'évolution des populations d'élevage sur de faibles effectifs de reproducteurs largement diffusés directement comme pères de femelles ou indirectement comme pères de mâles, et donc grands-pères de femelles.

A court terme, il faut évaluer le risque de diffusion d'allèles récessifs induisant des anomalies héréditaires graves (cf. Ch.III). Si un reproducteur porteur sain à l'état hétérozygote de l'allèle responsable est largement utilisé, alors cet allèle est largement diffusé dans la population et l'incidence de l'anomalie s'accroît de façon substantielle. Quelques cas au sein de certaines races bovines laitières indiquent qu'il ne s'agit là nullement de science-fiction. Un autre point à considérer est que la valeur génétique d'un reproducteur n'est connue qu'avec une marge d'erreur, d'autant plus grande que le *CD* de l'index est faible. Il est ainsi nécessaire d'équilibrer l'utilisation des reproducteurs (cela concerne surtout les mâles) afin de limiter les risques liés aux anomalies ou à une connaissance imparfaite des valeurs génétiques.

A long terme, on peut se demander si l'on ne risque pas de voir s'éroder la variabilité génétique des populations sélectionnées. En effet, la réduction du nombre reproducteurs, notamment des pères de pères, et leur utilisation déséquilibrée constituent un resserrement des origines des générations futures, ce que l'on désigne sous le terme de goulets d'étranglement. La conséquence en est une élévation de la consanguinité et une réduction de la variabilité génétique dans les générations futures. Un certain nombre d'analyses rétrospectives, pour plusieurs espèces, illustrent ces phénomènes. Il est ainsi nécessaire de ne plus exploiter la variabilité génétique de façon minière mais en cherchant à combiner progrès génétique immédiat et préservation à moyen terme des capacités d'évolution des populations. Plusieurs méthodes, plus ou moins simples à appliquer, sont disponibles pour atteindre ce double objectif. Dans plusieurs situations, ces méthodes sont progressivement mises en oeuvre.

