

# Vers des définitions opérationnelles de la robustesse s'appuyant sur des faits biologiques : l'exemple de la nutrition

N.-C. FRIGGENS, D. SAUVANT, O. MARTIN

INRA, UMR791 Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 16 rue Claude Bernard, F-75231 Paris, France

AgroParisTech, Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 16 rue Claude Bernard, F-75231 Paris, France

Courriel : nicolas.friggens@agroparistech.fr

La robustesse est la propriété permettant à un animal de s'adapter aux perturbations de son environnement, par exemple à son alimentation. De nombreuses questions demeurent à propos de la compréhension de cette capacité adaptative et de son évaluation. Ce texte a pour but de s'appuyer sur des faits biologiques pour en déduire des définitions opérationnelles de ce critère.

La robustesse des animaux d'élevage est maintenant considérée comme une propriété importante vis-à-vis des enjeux de durabilité des élevages et d'organisation de la production dans un monde où la demande en produits animaux s'accroît. En effet, la demande sociétale pour une agriculture plus pérenne implique un accroissement de la diversité des milieux dans lesquels les animaux d'élevage sont placés. Cette tendance risque de s'exacerber dans le futur en raison de l'évolution climatique et de l'accroissement de la pression sur les ressources agricoles, par exemple en raison de la demande pour les agrocultivants. Dans ce contexte, la robustesse (la capacité d'un animal à s'adapter aux perturbations liées à l'environnement) est un critère essentiel (Kitano 2004, Knap 2009, Strandberg 2009).

En sciences agronomiques, et particulièrement en zootechnie, la robustesse constitue une qualité indispensable qui est considérée depuis peu et fait l'objet de différentes interprétations. Les définitions de la robustesse vont du plus large «la capacité d'un animal à être autonome par rapport à son environnement» au plus restreint «la pente d'une réponse d'une caractéristique donnée», appelée «norme de réaction» sur un seul critère. Les définitions larges de la robustesse embrassent toute la richesse de la capacité biologique d'adaptation des êtres vivants, cependant ces propriétés sont très difficiles à quantifier. La définition étroite, facile à quantifier et couramment utilisée, n'est pas satisfaisante car il s'agit le plus souvent d'une définition de la robustesse qui ne cor-

respond pas à l'intégralité du phénomène biologique sous-jacent.

La nutrition, comme les autres disciplines scientifiques de la zootechnie, est fortement impliquée dans la notion de robustesse puisque l'alimentation constitue une variable-clé du milieu environnant des animaux d'élevage. Dans ce domaine, la compréhension des réponses et la modélisation pour déduire des lois de réponses multiples aux régimes et pratiques alimentaires se sont affirmées comme le nouveau paradigme des années 90 (Sauvant 1992, 1999). Pour progresser dans ce domaine, il a été nécessaire de s'appuyer sur un schéma conceptuel simple et générique des régulations pilotant les flux digestifs et métaboliques. Ainsi, le concept de projet téléonomique des êtres vivants, édicté par Monod (1970) a servi de base (Sauvant *et al* 1983). La réalisation de ce projet, dont la finalité est la survie de chaque être vivant, se traduit par deux niveaux de régulations, un premier pour assurer le suivi d'une «trajectoire de vie» et un second pour s'adapter à des déviations de sa trajectoire suite à des perturbations (Martin et Sauvant 2010a). La première de ces régulations correspond à la *téléophorèse* (TR) (Chilliard 1986), ou homéorhèse (Waddington 1957, Bauman et Currie 1980), qui gère les potentiels (effet *pull*, cf. plus loin). Le terme téléophorèse, qui porte la notion de finalité, est sémantiquement plus exact, mais le terme homéorhèse est plus utilisé au niveau international. Le maintien des équilibres physiologiques est assuré par les régulations d'*homéostasie* (HS) qui

s'expriment au travers d'une très grande diversité de mécanismes et de sites d'action. L'homéorhèse en tant que propriété de retour à une trajectoire d'équilibre et l'homéostasie en tant que propriété de retour à un état d'équilibre sont évidemment largement impliquées dans la construction de la robustesse des animaux face aux aléas alimentaires. Cependant, des réflexions sont encore nécessaires pour bien préciser les champs respectifs et interrelations entre robustesse, régulations d'HS et de TR.

L'objectif de cette publication est d'aborder quelques questions-clés liées à la robustesse qu'il convient de considérer quand on en recherche des définitions opérationnelles. Cet article présente également quelques réflexions sur les réponses animales, en particulier à l'alimentation, dans le cadre de leurs relations au concept de robustesse. A travers ce travail nous espérons contribuer à des définitions biologiquement fondées de la robustesse et à des approches permettant de mieux la quantifier.

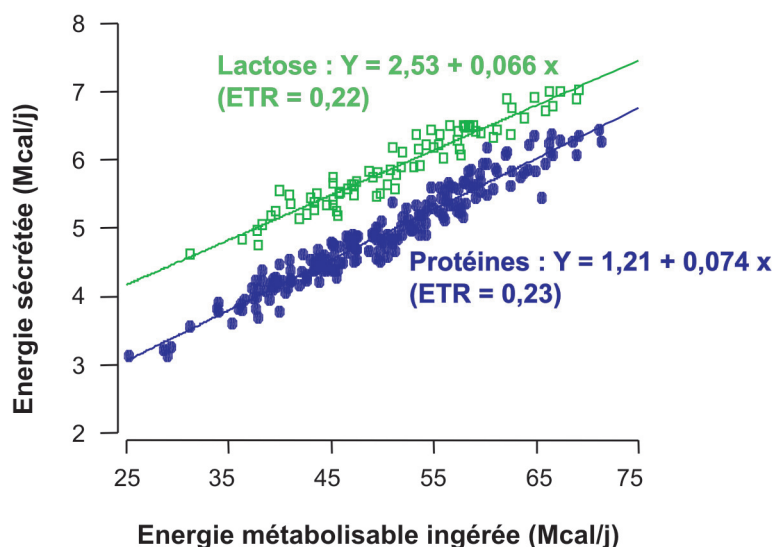
## 1 / La relation entre robustesse, caractère biologique, et critères mesurés

L'approche dite de la «norme de réaction», qui examine pour différents génotypes (G) la relation entre la qualité de l'environnement (E) et le phénotype pour un critère donné est, en tant que tel, un outil élégant pour décrire les relations  $G \times E$  pour des critères uniques (Lewontin 1974, David *et al*

2004, Bryant *et al* 2006). Cependant, les pentes des normes de réaction, bien qu'elles soient monocritères, sont souvent considérées comme représentatives de la robustesse. Avec ce type d'interprétation, une vache qui maintient sa production malgré une moindre disponibilité en nutriments est considérée comme robuste. Cependant, étant donné que la vache ne peut pas accroître son ingestion, elle doit détourner des nutriments d'autres fonctions vitales pour maintenir sa production malgré une ressource réduite ; elle adapte la répartition des nutriments entre les différentes fonctions physiologiques en fonction de leur importance vitale. Ainsi, la définition monocritère de la robustesse ignore complètement les mécanismes sous-jacents. Par exemple, un animal qui maintient sa production de lait en supprimant ses fonctions immunitaires est, d'un certain point de vue, moins robuste qu'un animal qui maintient sa production en réduisant sa croissance.

Considérant qu'une définition plus complète de la robustesse implique la prise en compte de plusieurs critères, il est logique d'étudier dans quelle mesure les caractères sous-jacents d'une fonction particulière répondent à un «challenge» nutritionnel. Nous utilisons le terme «challenge» dans le sens d'une contrainte imposée à laquelle l'animal doit faire face. Dans l'exemple qui suit, nous examinons cette question dans le contexte de la production laitière de la vache et d'un challenge lié aux variations du niveau alimentaire d'énergie. De nombreuses études ont considéré la question de la réponse de la répartition de l'énergie chez la femelle ruminant, en particulier la vache laitière (Oldham et Emmans 1989, Friggens et Newbold 2007, Martin et Sauvant 2010b). Les données utilisées ne concernent en général que le critère du flux d'énergie secrétée par le lait. Sur cet aspect nous pouvons quantifier les réponses en termes de production de lait standard (corrigé pour l'énergie), par exemple pour établir une norme de réaction phénotypique. Cependant, il convient de s'interroger sur la signification biologique de la production de lait standard. Compte tenu du fait que les constituants énergétiques du lait, lactose, protéines et lipides sont issus de processus digestifs et métaboliques très différents et de flexibilité très variable, il a semblé important d'analyser plus précisément cette réponse globale. Ainsi, en intégrant les réponses des secrétions des trois éléments organiques du lait, peut-on aller plus loin dans la connaissance des causes et conséquences de la répartition de l'énergie et de la flexibilité des réponses en fonction de variations des niveaux d'apports ? Nous n'aborderons que le point de vue statique de cette question.

**Figure 1.** Réponses énergétiques (MCal/j) intra-expérience des secrétions de lactose et de protéines aux apports énergétiques (Sauvant *et al* 2009).



Pour évaluer la flexibilité de la réponse des ruminants laitiers aux niveaux d'apport d'énergie, un sous-fichier a été extrait de la base de données «BOVIDIG» (Sauvant *et al* 2000). Ce jeu de données ne comprend que des expériences où le facteur de variation alimentaire était le niveau d'apport de concentré, ou la teneur en NDF (*Neutral Detergent Fiber*) du régime, ce qui revient approximativement au même. Il s'agit là de la pratique alimentaire la plus courante pour moduler l'apport énergétique. En outre, seuls les essais ayant fait l'objet d'une mesure de digestibilité de la matière organique (dMO (digestibilité de la Matière Organique, %)) ont été retenus, ce qui permet d'avoir une estimation relativement précise de la teneur en énergie métabolisable (EM, Mcal/kg Matière Sèche (MS)) du régime distribué. Cette valeur EM intègre, de ce fait, une large partie des interactions digestives liées au niveau de matière sèche ingérée et aux interactions concentré  $\times$  fourrages (Sauvant et Giger-Reverdin 2010). La prévision de la teneur en EM a été effectuée à l'aide de la base «RUMENER» (Sauvant et Giger-Reverdin 2010) de mesures de dMO et de bilans calorimétriques conduits chez des ruminants. La régression obtenue est :

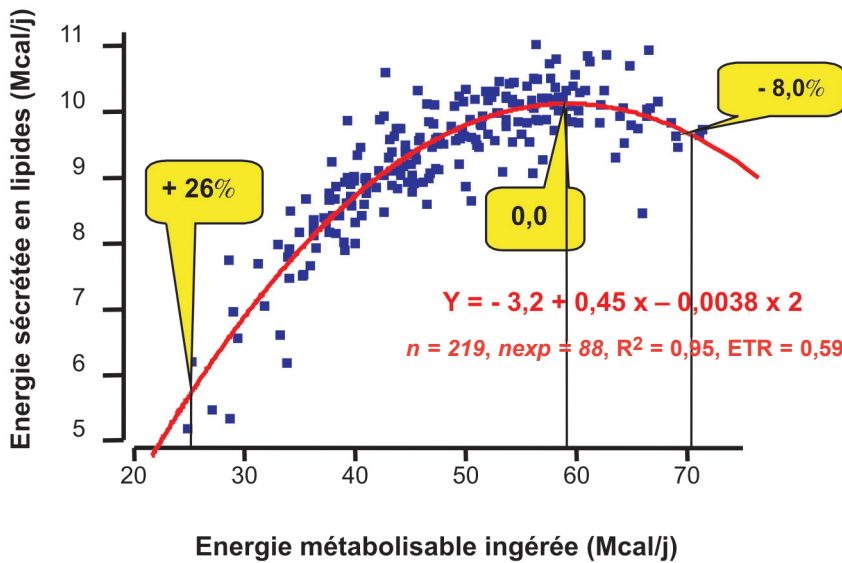
$$EM(\text{Mcal/MS}) = -0,605 + 0,044 \text{ dMO}\% \\ (n = 967, R^2 = 0,87, \text{ETR} = 0,13 \text{ Mcal/kg MS})$$

Cette relation est très comparable à celle que le NRC a proposé en 2001 à partir des «*Total Digestible Nutrients*» TDN ( $EM = -0,45 + 0,044 \text{ TDN}\%$ ). D'autre part, les quantités secrétées mesurées de lactose, protéines et lipides ont été transformées en flux d'énergie (kcal) pour pouvoir être comparées sur une base énergétique commune. Les résultats décrits plus loin sont approxi-

mativement les mêmes que l'on raisonne en EM ingérée, ou bien en EM ingérée moins le besoin énergétique d'entretien. Ces résultats sont également comparables lorsqu'on les examine en fonction du bilan énergétique (Coulon et Rémond 1991, Sauvant 2003). En outre, pour évaluer simultanément les niveaux d'utilisation d'énergie pour le dépôt dans les réserves corporelles, on a supposé que la relation  $kl = f(Q)$  de Van Es (Van Es *et al* 1978) était la plus précise. Dans cette relation,  $kl$  est une efficacité (Energie Nette/Matière Métabolisable) de l'EM pour le lait et l'engraissement. Le terme  $Q$  est le rapport Energie Métabolisable/Energie Brute.

Afin de s'affranchir de l'influence d'autres facteurs de variations que l'apport d'énergie, les réponses ont été étudiées intra-expérience. Les secrétions de lactose et de protéines répondent linéairement aux apports énergétiques dans la zone d'apport étudiée ; en outre, les deux pentes (6,6 et 7,4%) ne sont pas significativement différentes (figure 1). Comme la sécrétion de lactose, et pour partie, celle des protéines sont, pour des raisons de pression osmotique, très liées à celle de l'eau du lait, les réponses évoquées sont étroitement liées à celle de la production de lait brut. En termes d'énergie, on peut donc conclure que les filières métaboliques qui concourent aux secrétions de lactose et de protéines présentent le même type de réponse d'homéostasie aux variations de disponibilité énergétique. De plus les régressions inter-expériences, qui représentent principalement une différenciation téléophorétique (potentiel, stade de lactation...), sont très comparables aux relations intra. Tout se passe donc comme si les régulations d'HS (effets

**Figure 2.** Réponse énergétique (MCal/j) intra-expérience de la sécrétion de lipides aux apports énergétiques (Sauvant et al 2009).



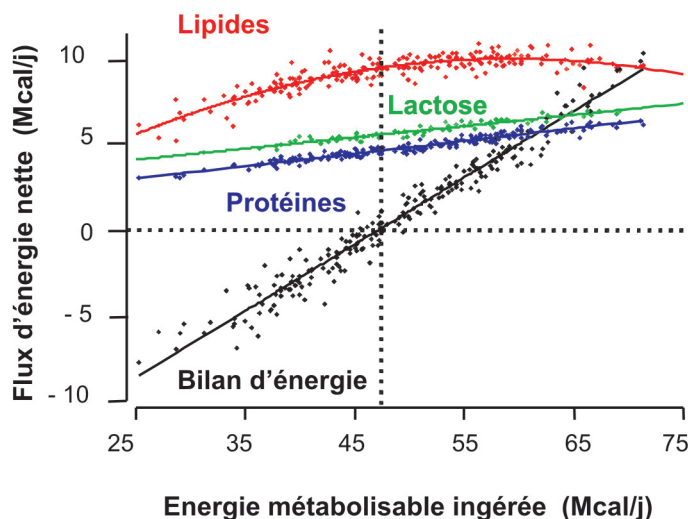
*push*) et de TR (effets *pull*) s'appuyaient globalement sur les mêmes mécanismes biologiques sous-jacents. A propos de ces résultats, il convient de noter qu'il s'agit là de voies digestives et métaboliques qui concernent des nutriments essentiels (glucose, acides aminés essentiels) et qui ne s'appuient pas sur l'existence de réserves importantes et fonctionnent, de ce fait, à travers un «réseau à flux tendus» (donc peu adaptable par HS) que l'on soit dans une situation de *push*, ou de *pull* dominante. Ainsi, les voies métaboliques qui concourent à la sécrétion de ces deux constituants du lait représentent un système rigide et a priori peu adaptable.

En revanche, la réponse de la sécrétion lipidique est d'allure curvilinéaire (figure 2), traduisant ainsi une large

variation d'amplitude de sa réponse marginale aux apports d'énergie. On voit donc clairement que les composantes de l'énergie du lait présentent des réponses variables aux apports d'énergie. En résumé, il y a deux composantes de réponses qui correspondent chacune approximativement à la moitié de l'énergie sécrétée dans le lait, d'un côté les lipides et de l'autre le lactose et les protéines. Ceci a des conséquences importantes quant à la nature de la réponse de la vache à l'apport d'énergie, ainsi que sur la façon dont on peut expliquer sa robustesse.

Lorsqu'on s'appuie sur la fonction de prédiction de  $kl = f(Q)$  évoquée plus haut, il est possible de calculer le bilan énergétique calculé en EN. C'est-à-dire, la quantité d'énergie effectivement

**Figure 3.** Réponses intra-expérience des flux énergétiques (MCal EN/j) sécrétés dans le lait et du bilan énergétique relativement au niveau alimentaire d'apport énergétique (Sauvant et al 2009).

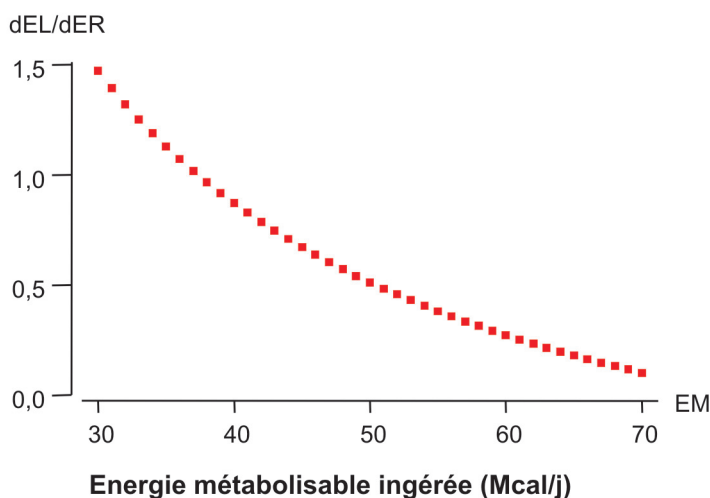


stockée ou mobilisée des réserves corporelles de la vache. Ce bilan énergétique évolue curvilinéairement avec une concavité inverse de celle de la sécrétion de lipides, ce qui est logique compte tenu du rôle prépondérant de la sécrétion de lipides dans celle de l'énergie du lait (figure 3). Autour d'un bilan énergétique nul, les réponses marginales à l'apport d'EM sont respectivement de 6,6, 7,4, 8,7% pour les sécrétions de lactose, protéines, lipides (les 3 coefficients sont très proches) et 39,2% pour l'accrétion énergétique apparente des réserves. Les 3 voies sécrétrices présentent donc le même degré local d'élasticité aux variations d'apport d'énergie lorsqu'on se place dans la situation d'un bilan énergétique équilibré. D'autre part, vu leur réponse marginale 5 fois plus importante que les flux sécrétoires individuels, les réserves apparaissent comme le réservoir majeur de flexibilité énergétique dans cette approche synchrone de la question de la robustesse des vaches laitières vis-à-vis des apports d'énergie.

Il apparaît donc clairement que, compte tenu de la réponse des lipides, la répartition énergétique marginale intra-expérience lait-réserve varie en fonction du niveau d'apport (ou de bilan) énergétique. Ainsi, à partir des régressions intra-expérience obtenues, le rapport marginal de partition  $d\text{Lait}/dE$  réserves diminue entre environ 1,5 et 0,1 dans l'intervalle 30-70 Mcal EM/j (figure 4). Pour le bilan énergétique équilibré, la valeur de  $d\text{Lait}/dE$  réserves est d'environ 0,58.

Cet exemple, montre que la réponse zootechnique (à partir de laquelle on souhaite définir la robustesse) à un challenge donné comprend des composantes qui ne répondent pas de la même façon. De plus, même pour cet exemple simple, l'intérêt de pouvoir trouver des explications biologiques est clair. Ce résultat illustre le fait que le concept de robustesse correspond à un système hiérarchisé mettant en jeu différents caractères biologiques. Ainsi, pour aboutir à une meilleure compréhension, la réponse de la sécrétion d'énergie doit être un minimum décomposée en ses composantes biologiques explicatives. Dans ce contexte, la distinction entre caractère biologique et critère mesuré est importante. Il n'y a pas de raison a priori de supposer que les critères qui sont mesurés (ex : production de lait) sont bien liés aux phénomènes biologiques que l'on cherche à quantifier. Ce commentaire, qui peut paraître trivial, a des conséquences méthodologiques importantes qui seront évoquées plus loin. De plus, à propos des phénomènes biologiques impliqués, nous n'avons pas évoqués les phénomènes digestifs et

**Figure 4.** Réponse intra-expérience de la répartition marginale de l'énergie (ratio énergie lait/énergie réserves corporelles,  $dEL/dER$ ) relativement au niveau d'apport énergétique d'énergie métabolisable (EM).

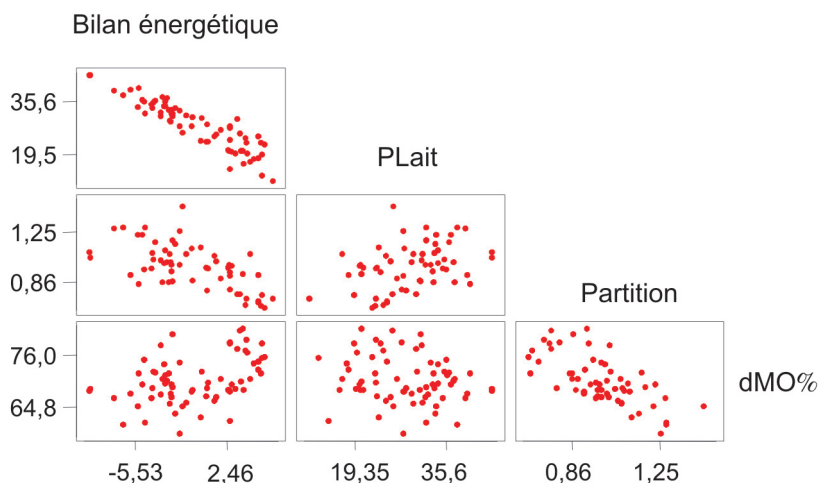


leurs liens métaboliques qui, en particulier chez les ruminants, représente une capacité d'adaptation aux apports d'énergie très importante (les répartitions digestives des nutriments absorbés entre le rumen et les intestins et entre les différents AGV du rumen, en particulier l'acétate et le propionate, sont modifiées par les niveaux d'apports d'énergie).

Dans les résultats précédents, nous avons isolé spécifiquement le facteur «apport d'énergie» en se focalisant sur des réponses intra d'expériences liées à ce facteur. Cependant, il est clair que d'autres facteurs sont susceptibles de moduler les réponses laitières. Ainsi, bien que la réponse intra-expérience de la sécrétion lipidique soit curvilinéaire, la relation inter-expériences de ce même critère est linéaire. Ceci suggère que d'autres facteurs contextuels (stade

physiologique, potentiel de production...) sont influents et que les régulations de TR et HS sont en interaction vis-à-vis de la sécrétion lipidique. En effet, plus le niveau de sécrétion lipidique est élevé et plus sa réponse marginale à l'apport d'énergie décroît. Pour aller plus loin dans l'interprétation, des informations complémentaires peuvent être obtenues en examinant plus précisément la relation inter-expériences. Cette approche peut être réalisée sur l'exemple présenté ci-dessus en extrayant l'effet inter-expériences sur la valeur du bilan d'énergie tel qu'il apparaît en figure 3 et en le confrontant à d'autres caractéristiques mesurées. Comme on pouvait s'y attendre, inter-expériences, le bilan énergétique est très lié au niveau de production de lait brut ( $R = -0,91$ , figure 5). Les lots qui produisent plus de lait (en général à un stade plus précoce de lactation) présen-

**Figure 5.** Relations inter-expériences entre le bilan énergétique (Mcal/j), la production de lait brut (PLait, kg/j), la répartition de l'énergie (Partition ; ratio énergie lait/énergie réserves corporelles), et la digestibilité de la matière organique (dMO, %).

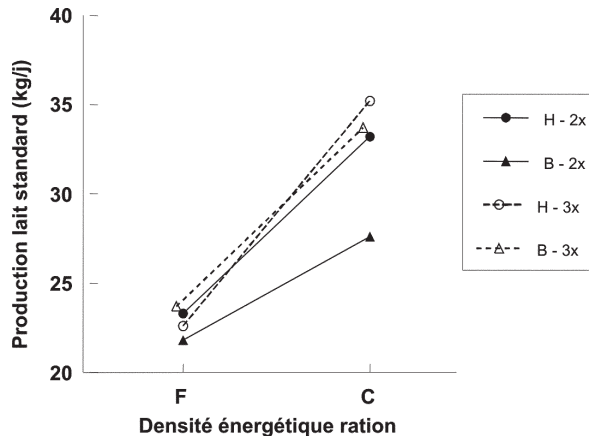


tent un bilan énergétique moyen plus faible. D'autre part, inter-expériences, le bilan énergétique est aussi négativement lié à la répartition de l'énergie entre lait et réserves ( $EL/(EL + ER)$ ), mais de façon moins étroite ( $R = -0,63$ ). Inter-expériences, le bilan énergétique est aussi positivement et significativement lié ( $R = 0,42$ ) à la digestibilité mesurée de la MO du régime qui détermine sa concentration en EM. On retrouve donc, en inter-expériences, l'influence de la qualité effective de la ration sur la réponse. Un régime ayant un niveau élevé de dMO semble donc surtout induire un contexte de bilan énergétique positif et une répartition d'énergie défavorable au lait. Dans ce cas particulier où les réponses ne concernent qu'un seul type de challenge nutritionnel, l'effet «expérience» est peu lié aux autres caractéristiques mesurées sur les animaux. On peut alors penser que la nature du challenge peut modifier la réponse observée.

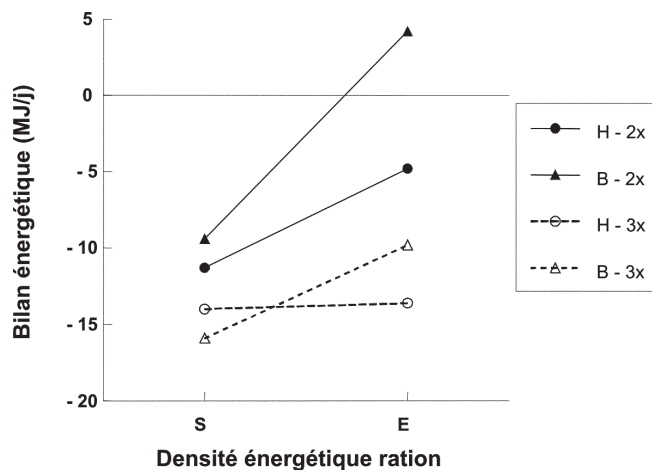
## 2 / La nature du challenge

Il paraît évident que toute définition opérationnelle de la robustesse est plus ou moins liée à un type donné de challenge. Par exemple, il est peu vraisemblable que le même mécanisme physiologique contribue à la robustesse vis-à-vis d'une infection et vis-à-vis d'un challenge nutritionnel. Cependant, il y a des cas où les faits sont moins nets comme le montre l'intéressante étude de Beerda *et al* (2007). Dans cette étude, l'influence d'un challenge nutritionnel est évaluée en comparant les performances obtenues, chez des vaches primipares de potentiel génétique de production laitière élevé (H) ou faible (B), avec un régime riche en concentré (C) ou en fourrage (F). La réponse à deux fréquences de traites a également été explorée (2 vs 3 traites/j). La comparaison des résultats pour 2 traites par jour montre, comme attendu, que les vaches H produisent plus de lait que les vaches B pour les 2 régimes. De plus, une interaction apparaît dans la mesure où les vaches H semblent être plus sensibles (diminution de production de lait plus importante) à la densité énergétique que les vaches B (figure 6). Cependant, pour le régime C, la comparaison de 2 vs 3 traites par jour aboutit à une conclusion inverse car ce sont les vaches B qui sont les plus sensibles. Clairement, tous les challenges ne sont pas équivalents. Biologiquement parlant, le challenge de traite affecterait l'effet *pull* de la production de lait, mimant ainsi l'effet d'une tétée accrue et jouant sur le mécanisme par lequel la vache ajuste son «investissement» dans son veau. Le challenge alimentaire, quant à lui, affecterait plutôt l'effet *push*

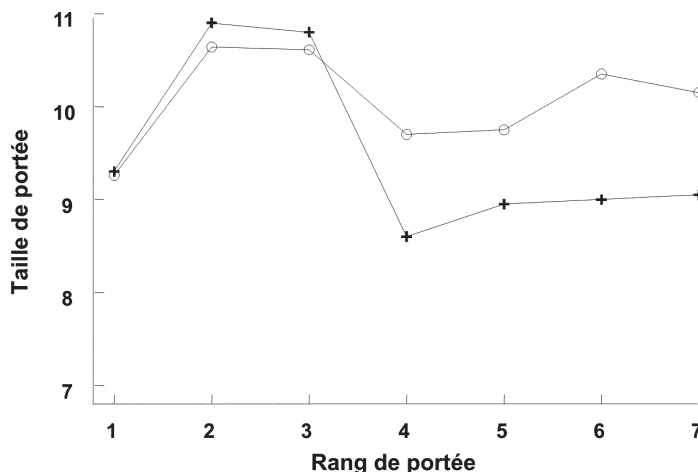
**Figure 6.** Effet du génotype (index de production de lait haut (H) ou bas (B)) sur la sécrétion énergétique dans le lait en fonction de la densité d'énergie dans la ration (riches en concentrés (C) ou en fourrages (F)) et pour une fréquence de traite de 2 ou 3 fois/j. Résultats de Beerda et al (2007).



**Figure 7.** Effet du génotype (index de production de lait haut (H) ou bas (B)) sur la réponse du bilan énergétique à la densité d'énergie dans la ration (riches en concentrés (C) ou en fourrages (F)) pour une fréquence de traite de 2 ou 3 fois/j. Résultats de Beerda et al (2007).



**Figure 8.** Relation entre la taille de portée et le rang de portée pour deux lignées de lapines. Au cours des 3 premières portées les conditions nutritionnelles étaient favorables, alors que par la suite elles étaient contraintes. La ligne sélectionnée pour l'intensité de reproduction (V) est moins robuste que celle sélectionnée pour une longue durée de vie reproductive. Cette différence n'est pas apparente dans des conditions qui ne présentent pas de challenge. Résultats de Theilgaard et al (2007), erreur-type moyenne 0,2.



de la production, imposant des limites sur les flux des nutriments vers la mamelle.

Lorsque toutes les combinaisons de traitements sont considérées, cette dichotomie *push/pull* devient plus claire (figure 6). Tous les groupes répondent positivement à un accroissement de l'énergie (effet *push*) mais les groupes avec un effet *pull* additionnel (haute potentiel ou fréquence de traite élevée) ont une réponse supérieure. Toutefois il est intéressant de constater qu'il n'y a pas additivité entre ces 2 facteurs vis-à-vis de l'exportation d'énergie dans le lait (figure 6). Pour enrichir l'interprétation, il serait intéressant, compte tenu de ce que nous avons indiqué ci-dessus, de pouvoir considérer les effets sur les niveaux sécrétoires d'énergie sous forme de lipides et de lactose + protéines. D'autre part, il convient de constater, qu'en termes de robustesse, les résultats sont plus évidents lorsque l'on considère le bilan énergétique plutôt que la production (figure 7). Ce n'est pas surprenant compte tenu des résultats évoqués plus haut. C'est aussi cohérent avec la logique de la définition de la robustesse comme étant basée sur un système multicritère. Le bilan énergétique agrège différentes réponses, en particulier l'ingestion et la production, et ainsi il capte mieux la multiplicité de ces réponses. En relation avec le bilan d'énergie, les vaches B ont une capacité accrue de réponse au challenge bien qu'elles mobilisent pour la plupart moins leurs réserves pour un traitement donné (figure 7). Le fait que la sélection pour un caractère spécifique de production réduit la robustesse est confirmé par des études effectuées sur d'autres espèces (DeWitt *et al* 1998, Kolmodin *et al* 2003, van der Waaij 2004, Theilgaard *et al* 2007). L'étude de (Theilgaard *et al* 2007) montre ainsi clairement chez la lapine que des différences de robustesse sont révélées seulement quand une situation de challenge est imposée (figure 8). De façon plus générale ceci souligne l'importance du choix et de la pondération des paramètres technico-économiques utilisés dans la construction des index de sélection.

### 3 / Perspective temporelle de la robustesse

Pour des raisons de simplicité, les aspects temporels de la robustesse ont été ignorés dans les sections précédentes. En effet, dans une approche par «norme de réaction», les réponses sont considérées en tant qu'ensembles d'états stables. Elles correspondent à la conséquence «finale» d'une adaptation à une contrainte. Cette vision de la

robustesse en sciences animales ignore la question-clé relative à la voie du changement : comment l'animal s'adapte-t-il à travers le temps ?

Dans ce contexte, il est nécessaire d'examiner la trajectoire dans le temps des mesures/paramètres physiologiques et de décrire les déformations de cette trajectoire (Sauvant et Martin 2010). Ces déformations sont classiquement décrites en termes de rigidité, d'élasticité, de flexibilité ou de plasticité. L'association de la notion de robustesse à différents types de déformations est a priori déroutante mais si l'on considère la notion de robustesse à travers une hiérarchie de caractères, il devient alors plus facile d'envisager que ces différents types de déformations s'articulent de façon hiérarchisée pour faire émerger la propriété de robustesse, d'où l'importance de définir la robustesse sur des faits biologiques (multicritères). Rigidité, élasticité et plasticité permettent de décrire la réponse à une contrainte environnementale pour un paramètre physiologique donné. L'expression globale de la robustesse s'organise ainsi à différents niveaux sous-jacents et se construit par le jeu de différents types de déformations à chaque niveau. De plus, il est concevable que différentes combinaisons de réponses sous-jacentes puissent aboutir à une réponse globale qualifiable de robuste. Il existe ainsi plusieurs «solutions» pour s'adapter à une contrainte. D'un point de vue évolutif et pour la sélection génétique, ceci paraît très important. Que des animaux puissent présenter la même valeur de «fitness» (probabilité de contribuer à la génération suivante) par l'agrégation de propriétés fonctionnelles différentes impliquant différents gènes, permet la préservation de la variabilité génétique à travers les générations.

#### 4 / Vers des définitions opérationnelles pour quantifier la robustesse

La notion systémique de robustesse en tant que résultante d'une organisation hiérarchique spatio-temporelle de réponses sous-jacentes lui confère un caractère complexe. La robustesse ainsi définie n'est pas aisée à mesurer directement. Cependant il est possible de fournir une définition opérationnelle de la robustesse à partir de ses composantes quantifiables. Pour ce faire, il faut une définition qui s'appuie sur des faits biologiques et des cinétiques de mesures multicritères. Concernant ces cinétiques, deux aspects clés sont à considérer : 1) les réponses sous-jacentes à la robustesse ne s'expriment que dans des

situations de contraintes (sans lesquelles il n'y a pas d'opportunité de mesurer la robustesse, figure 8) et s'expriment différemment selon le type de challenge (Beerda *et al* 2007) ; 2) il n'y a pas de raison a priori de supposer que les caractères mesurés sont corrélés avec le phénomène biologique que l'on cherche à quantifier.

Il apparaît clairement qu'une définition de la robustesse sera utile si elle permet de mettre en lumière les phénomènes biologiques en jeu. Dans ce contexte, des mesures réalisées sur un seul critère sont insuffisantes pour appréhender la globalité de la manifestation de la robustesse. La production laitière n'est par exemple qu'un aspect du processus biologique d'investissement maternel dans la construction d'un nouvel individu. Ainsi, il est fortement probable que le phénomène à décrire ne soit perceptible qu'à travers des mesures sur plusieurs critères. En corolaire, un critère donné peut résulter de différents phénomènes biologiques. Ces deux constats imposent des étapes dans le traitement des cinétiques de mesures. La première étape consiste à extraire, pour chaque critère mesuré, la «trace» du phénomène biologique sous-jacent (par exemple un décrochage de production laitière comme trace d'un aspect du phénomène d'infection de la mamelle). La deuxième étape consiste à combiner les différentes traces qui reflètent les différents aspects (capacité sécrétoire, réponse inflammatoire, dommage tissulaire) du phénomène biologique sous-jacent (infection de la mamelle). Cette procédure en deux temps, faisant appel à des statistiques multivariées, permet de construire une mesure opérationnelle de la robustesse.

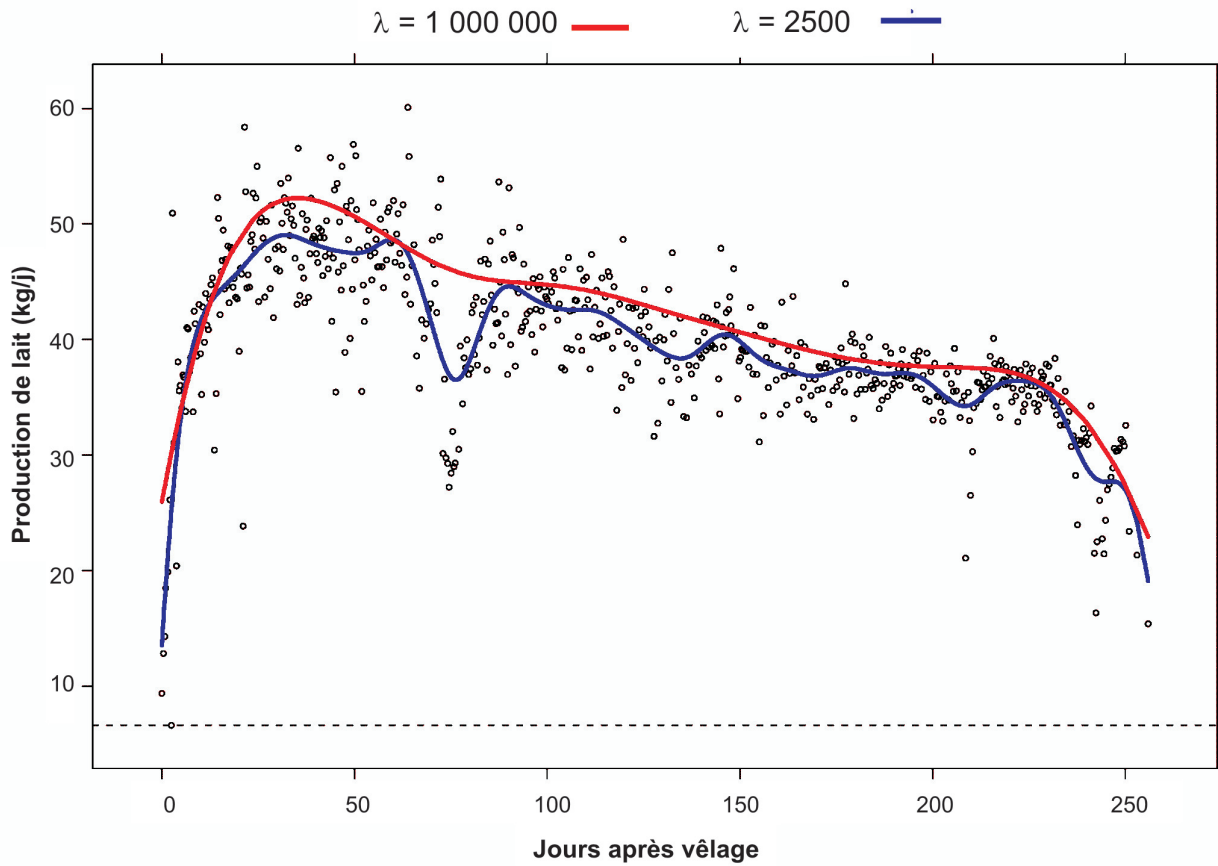
Notre intention n'est pas ici d'entrer dans des détails des méthodes statistiques mais plutôt d'illustrer à partir d'exemples graphiques le potentiel de ce type d'approche et de souligner la nécessité, dans cette démarche, de s'appuyer sur un fait biologique. L'approche d'extraction de «trace», ou motif, dans une cinétique est présentée, pour l'exemple, à partir de données de production laitière (figure 9). Le principe repose sur un lissage des données par la méthode B-spline. Cette approche offre une grande flexibilité pour appréhender la tendance globale au sein d'un ensemble de mesures de forme irrégulière. Le degré de lissage est contrôlé par l'intermédiaire d'un paramètre de rugosité ( $\lambda$ ). La courbe résultante peut par la suite être dérivée pour fournir une réinterprétation de la série de mesures en termes d'accélération et de ralentissement du phénomène biologique sous-jacent. Ce type d'approche correspond à une analyse fonctionnelle de données

(Ramsay et Silverman 2005). Ces auteurs ont développé des procédures permettant la mise en œuvre de ces méthodes. En utilisant différentes valeurs de  $\lambda$ , différents degrés de lissage sont obtenus (figure 9). Il est ainsi possible de décomposer une courbe de production laitière en ses composantes pour extraire, par exemple, le décrochage de production laitière suite à une infection ou en réponse à une restriction alimentaire ( $\lambda = 2500$ , figure 9) ou une courbe de potentiel phénotypique de production de la vache ( $\lambda = 1\ 000\ 000$ , figure 9). Dans cette démarche, le choix de la valeur de  $\lambda$  ne résulte pas d'une procédure d'optimisation statistique mais est motivé par l'intention «biologique» de distinguer différentes significations biologiques. Cette procédure est décrite en détail dans Codrea *et al* (2010).

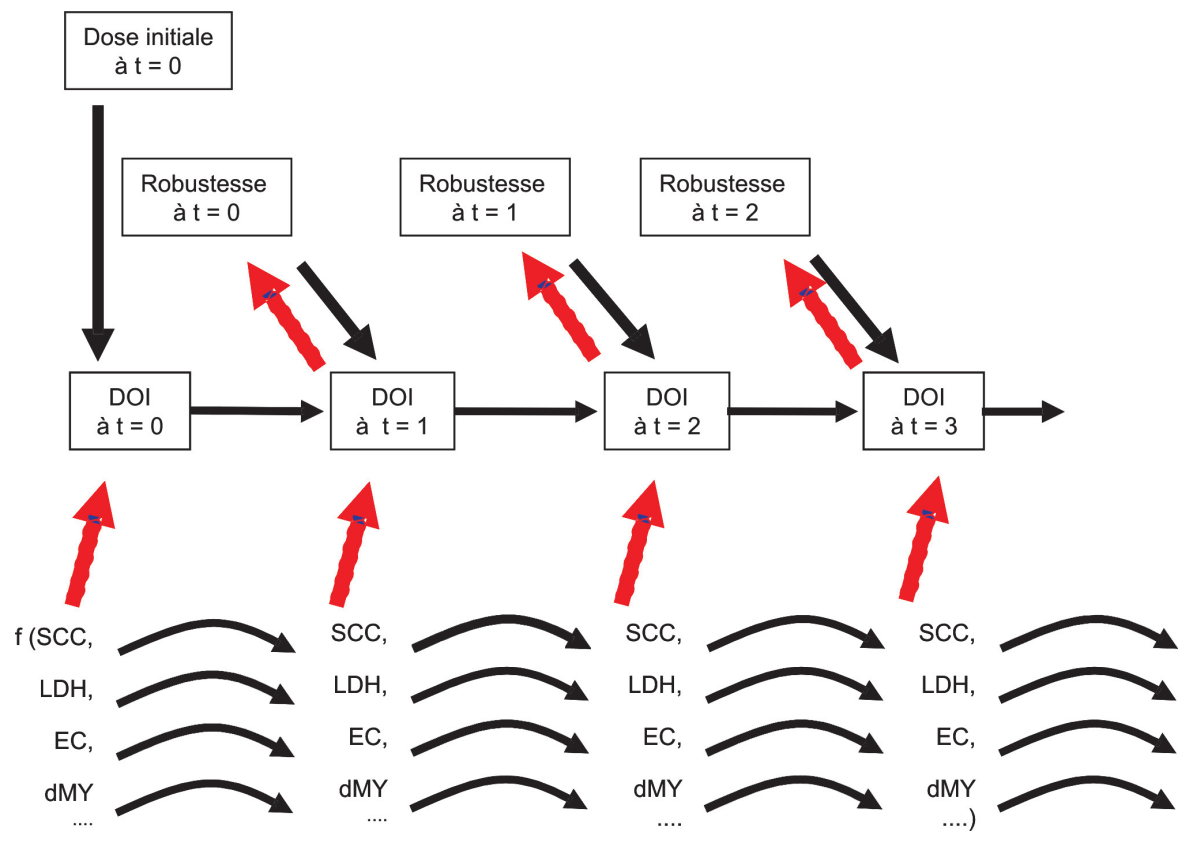
Avec la possibilité d'identifier localement des perturbations telles que celle visible en figure 9, il est envisageable de comparer les séries de mesures obtenues pour différents animaux, par exemple au cours d'épisodes pathologiques. Les animaux présentant des réactions fortes au cours de ces épisodes pourraient ainsi être distingués de ceux présentant une relative résistance. Un exemple de ce type de variabilité entre individus a été publié récemment à propos des épisodes d'acidoses chez la chèvre laitière (Desnoyers *et al* 2009). La réponse propre de chaque animal, et ainsi sa robustesse, pourrait être quantifiée, mais cette identification requiert en premier lieu une haute fréquence de mesures. Des séries de mesure à haut débit sont déjà accessibles aujourd'hui grâce aux équipements automatiques d'enregistrement disponibles sur le marché (production de lait, poids vif) ou en développement (composition du lait).

En second lieu, il est nécessaire de pouvoir distinguer le niveau de contrainte de l'aptitude à y faire face. Par exemple, dans le cas de la résistance ou robustesse aux maladies, le degré d'infection n'est pas connu a priori surtout pour des infections non induites. Les différences de niveaux de réponses à ces infections peuvent être liées à des différences de robustesse et/ou au degré d'infection. Ce problème peut être résolu par une approche de modélisation. De façon générale, le degré d'infection à un instant  $t$  peut être considéré comme la conséquence du degré d'infection à l'instant  $t - 1$  et de la réponse de l'animal à l'infection dans l'intervalle de temps entre  $t - 1$  et  $t$  (figure 10). L'approche repose sur le postulat d'un lien entre le degré d'infection et la réponse de l'animal. Ce type de modèle (dit «state-space») nous permet de formuler des

**Figure 9.** Exemple d'extraction de différentes composantes biologiques d'une cinétique de production de lait par un lissage différentiel qui permet de distinguer le potentiel phénotypique ( $\lambda = 1\ 000\ 000$ ) et des décrochages dus à une épreuve ( $\lambda = 2500$ ).



**Figure 10.** Schéma de représentation d'une approche pour quantifier des phénomènes biologiques sous-jacents, par exemple robustesse à l'infection et degré d'infection de la mamelle (DOI), à partir de différents critères liés à ces phénomènes (capacité sécrétoire (dMY), réponses inflammatoires (SCC, LDH), dommage tissulaire (EC)).



hypothèses et de construire des profils de réponse propre à l'animal, au cours du temps. Cette formalisation de la robustesse repose sur la faisabilité de la quantification du degré d'infection.

Nous avons récemment démontré (Højsgaard et Friggens 2010) qu'il est possible, en partant des cinétiques d'un jeu d'indicateurs, d'extraire une cinétique de degré d'infection. Dans cette étude la méthode est appliquée à des indicateurs de mammites et de degré d'infection, mais l'approche est censée être générique et utilisable pour d'autres phénomènes biologiques et d'autres indicateurs. Il apparaît ainsi possible de mettre en avant des définitions opérationnelles de la robustesse et de mettre au point des méthodes pour la quantifier sur le terrain.

## Conclusions et perspectives

De notre point de vue, il apparaît que les définitions de la robustesse qui peu-

vent nous aider à progresser vers des stratégies durables de conduite et de sélection des animaux doivent être de nature multicritère. Dans cet article nous suggérons que considérer la robustesse en termes de hiérarchie de composantes sous-jacentes est une approche utile. L'interprétation de résultats relatifs à la robustesse bénéficie de cette approche ainsi que de la considération attentive de la pertinence biologique du challenge étudié. Dans le domaine de la nutrition animale, considéré dans cet article, nous avons vu que ce concept de robustesse rejoignait tout à fait, en les interrogeant, les concepts spécifiques de lois de réponses aux pratiques alimentaires, et recoupe les concepts de régulations d'homéostasie et de téléophorèse.

Sur cette base, et sous réserve de disposer de mesures adéquates, il est possible de distinguer et quantifier des catégories de robustesse et de construire des définitions opérationnelles de ce critère. En particulier, ceci nécessite de maintenir une interprétation biologique

dans les approches statistiques, de manière à ce que les signaux extraits des mesures soient pertinents dans une perspective biologique d'ensemble. Des exemples d'outils d'extraction et d'interprétation de ces signaux à partir de cinétiques ont été brièvement présentés, principalement pour démontrer la faisabilité de cette approche.

Nous pensons que des définitions biologiques et quantifiables de la robustesse présentent une valeur scientifique et opérationnelle. A mesure que l'élevage de précision et les technologies modernes de suivi des animaux se répandent, ces définitions présenteront toute leur utilité. De plus, l'adoption d'une conception systémique de la robustesse et l'approche «bio-logique» pour combiner différentes mesures offrent la possibilité de réassocier les descriptions fonctionnelles et les caractérisations moléculaires des phénotypes et des génotypes des animaux.

## Références

- Bauman D.E., Currie W.B., 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *J. Dairy Sci.*, 63, 1514-1525.
- Beerda B., Ouweltjes W., Šebek L.B.J., Windig J.J., Veerkamp R.F., 2007. Effects of genotype by environment interactions on milk yield, energy balance, and protein balance. *J. Dairy Sci.*, 90, 219-228.
- Bryan, J.R., Lopez-Villalobos N., Pryce J.E., Holmes C.W., Johnson D.L., 2006. Reaction norms used to quantify the responses of New Zealand dairy cattle of mixed breeds to nutritional environment. *N. Z. J. Agric. Res.*, 49, 371-381.
- Chilliard Y., 1986. Variations quantitatives et métabolisme des lipides dans les tissus adipeux et le foie au cours du cycle gestation-lactation. 1<sup>ère</sup> partie : chez la ratte. *Reprod. Nutr. Dev.*, 26, 1057-1103.
- Codrea M.C., Højsgaard S., Friggens N.C., 2010. On the use of differential smoothing to identify health and feeding disturbances from time-series measurements. *J. Anim. Sci.*, sous presse.
- Coulon J.B., Rémond B., 1991. Variations in milk output and milk protein content in response to the level of energy supply to the dairy cow: a review. *Livest. Prod. Sci.*, 29, 31-47.
- David J.R., Gilbert P., Moreteau B., 2004. Evolution of reaction norms. In: Phenotypic plasticity. functional and conceptual approaches. DeWitt T.J., Scheiner S.M. (Eds). Oxford University Press, New York, USA, 50-63.
- Desnoyers M., Giger-Reverdin S., Duvaux-Ponter C., Sauvant D., 2009. Modelling off-feed periods caused by subacute acidosis in intensive lactating ruminants: application to goats. *J. Dairy Sci.*, 92, 3894-3906.
- DeWitt T.J., Sih A., Sloan Wilson D., 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.*, 13, 77-81.
- Friggens N.C., Newbold J.R., 2007. Towards a biological basis for predicting nutrient partitioning: the dairy cow as an example. *Animal*, 1, 87-97.
- Højsgaard S., Friggens N.C., 2010. Quantifying degree of mastitis from common trends in a panel of indicators for mastitis in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 93, 582-592.
- Kitano H., 2004. Biological robustness. *Nature Rev. Genet.*, 5, 826-837.
- Knap P.W., 2009. Robustness. In: Resource allocation theory applied to farm animal production. Rauw W.A. (Ed). CAB International Publishing, Wallingford, UK, 288-301.
- Kolmodin R., Strandberg E., Jorjani H., Danell B., 2003. Selection in the presence of a genotype by environment interaction: response in environmental sensitivity. *Anim. Sci.*, 76, 375-386.
- Lewontin R.C., 1974. The analysis of variance and the analysis of causes. *Am. J. Hum. Genet.*, 26, 400-411.
- Martin O., Sauvant D., 2010a. A teleonomic model describing performance (body, milk and intake) during growth and over repeated reproductive cycles throughout the lifespan of dairy cattle. 1. Trajectories of life function priorities and genetic scaling. *Animal*, sous presse.
- Martin O., Sauvant D., 2010b. A teleonomic model describing performance (body, milk and intake) during growth and over repeated reproductive cycles throughout the lifespan of dairy cattle. 2. Voluntary intake and energy partitioning. *Animal*, sous presse.
- Monod J., 1970. Le hasard et la nécessité : essai sur la philosophie naturelle de la biologie moderne. Le Seuil, Paris, France, 244p.
- NRC, 2001. Nutrient requirements of dairy cattle. National Academy Press, Washington D.C.
- Oldham J.D., Emmans G.C., 1989. Prediction of responses to required nutrients in dairy cows. *J. Dairy Sci.*, 72, 3212-3229.
- Ramsay J.O., Silverman B.W., 2005. Functional data analysis. Springer, N.Y., 430p.
- Sauvant D., 1992. La modélisation systémique en nutrition. *Rep. Nutr. Dev.*, 32, 217-230.
- Sauvant D., 1999. Le concept de lois de réponses multiples aux régimes, trait d'union entre les domaines techniques et économiques de l'élevage. *Renc. Rech. Rum.*, 11-17.
- Sauvant, D., 2003. Modélisation des effets des interactions entre aliments sur les flux digestifs et métaboliques chez les bovins. *Renc. Rech. Rum.*, 151-158.
- Sauvant D., Giger-Reverdin S., 2010. Modélisation des interactions digestives et de la production de méthane chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.*, 22, 375-384.
- Sauvant, D., Martin, O., 2010. Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage : définitions systémique et biologique des différents concepts. In : Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité, résilience... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage. Sauvant D., Perez J.M. (Eds). Dossier Inra Prod. Anim., 23, 5-10.
- Sauvant D., Soyeux Y., Chilliard Y., 1983. Réflexions sur l'étiopathogénie des maladies de la nutrition. *Bull. Tech. CRZV Theix*, 53, 117-121.
- Sauvant D., Martin O., Mertens D.R., 2000. Mise au point d'un modèle empirique de réponses multiples de la digestion du bovin aux régimes. *Renc. Rech. Rum.*, 341.



Sauvant D., Martin O., Mertens D.R., 2009. Influence of dietary NDF on energy partitioning in dairy cows, Annual ADSA-ASA meeting, Abstract, 790.

Strandberg E., 2009. The role of environmental sensitivity and plasticity in breeding for robustness: lessons from evolutionary genetics. EAAP Publication (Eds), Wageningen Academic Publishers, The Netherlands, 17-34.

Theilgaard, P., Sánchez J., Pascual J.J., Berg P., Friggens N.C., Baselga M., 2007. Late reproductive senescence in a rabbit line hyper selected for reproductive longevity, and its association with body reserves. Genet. Sel. Evol., 39, 207-223.

Van der Waaij E.H., 2004. A resource allocation model describing consequences of artificial selection under metabolic stress. J. Anim. Sci., 82, 973-981.

Van Es A.J.H., Vermorel M., Bickel H., 1978. Feed evaluation for ruminants: new energy systems in the Netherlands, France and Switzerland. Livest. Prod. Sci., 5, 327-330.

Waddington C.H., 1957. The strategy of the genes. A discussion of some aspects of theoretical biology. George Allen and Unwin, London, UK, 262p.

## Résumé

Cette publication aborde quelques questions-clés liées à la robustesse (la capacité d'un animal à s'adapter aux perturbations liées à l'environnement) qu'il convient de considérer quand on en recherche des définitions opérationnelles. Le plus souvent les définitions simples (facile à mesurer) de la robustesse ne correspondent pas à l'intégralité du phénomène biologique sous-jacent. Une méta-analyse des réponses sécrétoires des composants énergétique du lait (lactose, protéine, lipides) à l'apport d'énergie montre que la réponse zootechnique (à partir de laquelle on souhaite définir la robustesse) à un challenge donné comprend des composantes qui ne répondent pas de la même façon. Ainsi, pour aboutir à une meilleure compréhension, la réponse de la sécrétion d'énergie doit être décomposée en ses composantes biologiques explicatives. Dans ce contexte, la distinction entre caractère biologique et critère mesuré est importante.

Il est possible de fournir une définition opérationnelle de la robustesse à partir de cinétiques de mesures multicritères. Pour ceci, il faut extraire, pour chaque critère mesuré, la «trace» du phénomène biologique sous-jacent (par exemple un décrochage de production laitière comme témoin d'un aspect du phénomène d'infection de la mamelle), et puis combiner les différentes traces qui reflètent les différents aspects du phénomène biologique sous-jacent (infection de la mamelle). L'approche est illustrée à partir deux exemples : 1) Un lissage différentiel pour extraire le décrochage de production laitière ; 2) La construction d'une cinétique de degré d'infection en partant des cinétiques d'un jeu d'indicateurs. Dans cette exemple, la méthode est appliquée à ces indicateurs, mais l'approche est censée être générique et utilisable pour d'autres phénomènes biologiques et d'autres indicateurs. Il apparaît ainsi possible de mettre en avant des définitions opérationnelles de la robustesse et de mettre au point des méthodes pour la quantifier sur le terrain.

## Abstract

### *Towards operational definitions of robustness that rely on biology : nutrition*

This paper explores some of the key issues related to the derivation of operational definitions of robustness: the capacity of an animal to adapt to environmental challenges. Single trait definitions of robustness, although easy to measure, do not capture all of the adaptive response of the animal. A meta-analysis of the responses in the secretion of milk components to changes in energy input shows clearly that no one component reflects the overall biological response to the nutritional challenge. For this, multi-trait definitions of robustness are needed, and it is important to make the distinction between biological characteristics and performance measures. It is possible to make the more complex, multi-trait, definitions of robustness operational by extracting the biological components from performance measures and combining them in a biological way. This 2-step approach is illustrated by 1) the use of differential smoothing to extract milk yield disturbances, 2) the derivation of a degree of infection measured from different components of mastitis indicators. The methods used were designed to be general and thus have the potential to provide operational definitions of robustness that can be applied in the field.

FRIGGENS N.-C., SAUVANT D., MARTIN O., 2010. Vers des définitions opérationnelles de la robustesse s'appuyant sur des faits biologiques. L'exemple de la nutrition. In : Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité, résilience... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage. Sauvant D., Perez J.M. (Eds). Dossier Inra Prod. Anim., 23, 43-52.

