

Evaluation génétique des animaux d'élevage

L'évaluation génétique joue un rôle très important dans l'amélioration génétique des espèces domestiques. Elle fournit en effet une estimation de la valeur génétique vraie (qui reste toujours une inconnue) des candidats à la sélection et permet ainsi aux sélectionneurs de modifier le niveau génétique des populations, par le biais des liaisons statistiques qui existent entre valeurs génétiques vraies et valeurs génétiques estimées. L'« indexation » est à la base des outils de la sélection.

Le secteur de recherche scientifique correspondant est très vaste et en perfectionnement constant. La démarche qui aboutit à l'élaboration d'estimateurs chiffrés de la valeur génétique d'un animal est en effet très complexe. Elle utilise conjointement des concepts de génétique, de statistique, de zootechnie, de calcul numérique et d'informatique, et doit tenir compte non seulement de critères de qualité scientifique mais aussi de critères de qualité opérationnelle, puisque l'indexation s'effectue sur des populations souvent de grande taille. Du fait des concepts impliqués, les sources d'amélioration sont multiples : les progrès en statistique, en calcul numérique et en informatique ont jusqu'à présent été les grands moteurs des changements observés. A l'avenir, les progrès sur la connaissance de certains gènes devraient permettre d'affiner les évaluations et donc ouvrir de nouvelles perspectives aux stratégies de sélection.

Depuis une quarantaine d'années, et surtout depuis le moment où ont débuté en France les travaux sur l'indexation des bovins laitiers, l'INRA a été constamment présent dans ce secteur de recherches et a même pris en charge, dans un certain nombre d'espèces, la totalité des opérations permettant d'aboutir aux index de sélection en partant des données fournies par le réseau national de contrôle de performances. Cet article a précisément pour but de retracer l'essentiel de l'activité et de la contribution de l'INRA dans ce secteur pendant toutes ces années. Pour permettre aux lecteurs de comprendre que l'évaluation génétique est une tâche complexe, on exposera brièvement en préliminaire les concepts généraux sous-jacents à

toute indexation, simples mais indispensables à connaître, et on retracera l'évolution des idées scientifiques qui a pu être observée parallèlement au niveau mondial.

1 / Les étapes générales d'une indexation

On suppose que toutes les observations de base c'est-à-dire performances et pédigrées ont pu être collectées, stockées et centralisées, ce qui est une phase essentielle. A partir de ces informations de départ, l'objectif général de l'indexation est de produire des estimées de la valeur génétique des individus auteurs de performances qui soient les plus précises possibles (peu de variations liées à l'échantillonnage des performances et de la descendance) et les moins biaisées possibles (pas de confusion entre les valeurs génétiques et d'autres facteurs de variation des performances). Les étapes qui conduisent à un tel résultat sont retracées en détail par Ducrocq (1990) et Boichard *et al* (1994).

1.1 / Ecriture d'un modèle schématisant la réalité

a / Inventaire et description du mode d'action des facteurs de variation non génétique

Ils dépendent bien entendu de l'espèce considérée et des systèmes d'élevage. On peut citer par exemple les facteurs « troupeau », « année », « saison de mise bas », « âge de l'individu », « âge de la mère » qui peuvent agir de manière simple (action additive) ou de manière complexe (interaction entre facteurs). Dans ce dernier cas, on peut être amené à définir des facteurs recombinaisonnels tels que « troupeau x année x saison ». Leur prise en considération dans le modèle est indispensable si l'on veut apporter un minimum de qualité à l'indexation effectuée.

L'incidence des facteurs de variation inconnus est globalement appréciée dans le modèle

par l'existence d'une variabilité résiduelle, analogue d'un bruit de fond. L'importance de cette variabilité résiduelle doit être connue grâce à des analyses statistiques préalables, effectuées de temps à autre et non avant chaque indexation.

b / Inventaire et description des variations génétiques

La description la plus simple et la plus logique est celle où l'on écrit que l'écart entre la performance observée chez un animal et l'ensemble des effets de milieu (connus et résiduels) correspond à l'effet de la « génétique » propre à l'animal, qui est elle-même l'expression cumulée de tous les gènes portés par l'individu et impliqués dans la performance soumise à indexation.

Toute indexation suppose que l'on ait chiffré au préalable l'importance de la variabilité génétique sous forme de paramètres spécialisés (tels que variances génétiques additives, coefficients d'héritabilité et coefficients de corrélation génétique). Normalement, ces paramètres doivent être obtenus à partir d'une population non encore soumise à une sélection intensive.

La description de la population peut être imparfaite pour diverses raisons. Si les généalogies dont on dispose sont incomplètes, il y a une perte d'information et une diminution de la précision de l'indexation. Si le nombre d'effets génétiques à estimer est trop important pour des raisons pratiques (temps de calcul et (ou) capacités de stockage prohibitifs), on peut limiter la liste des animaux à estimer directement, par exemple se contenter des animaux utilisés en tant que père (modèle « père »), ou père et grand-père maternel (modèle « père/grand-père maternel ») dont les niveaux génétiques ont beaucoup d'influence sur le niveau génétique moyen de la population. Là encore, on perd de l'information et l'indexation n'est pas optimale parce qu'on est obligé d'effectuer certaines hypothèses peu réalistes. Par exemple, dans le modèle « père », on ne tient pas compte du fait que deux individus issus du même père peuvent être diversement apparentés, selon leurs pédigrées maternels respectifs.

12 / Identification des lois statistiques impliquées

Le cas le plus simple est celui où la distribution globale des performances est de type gaussien (distribution dite « normale »). C'est aussi celui où les calculs de l'indexation proprement dite sont les plus simples à expliciter et les moins coûteux à réaliser. C'est pour cette raison qu'on cherche toujours à se ramener à ce cas quand on traite des données discontinues (difficultés de mise bas, critères de sensibilité aux maladies) ou continues non gaussiennes (données de ponte par exemple).

Même dans un contexte gaussien, il est fort possible qu'une description correcte de la variabilité d'une population suppose l'intro-

duction de paramètres statistiques détaillés tels par exemple que des coefficients d'héritabilité différents suivant la région ou le niveau non génétique du troupeau.

13 / Ecriture de l'estimateur mathématique correspondant aux index

A partir des éléments décrits ci-dessus, il est nécessaire de préciser ce que l'on cherche à optimiser au travers des index et la formulation mathématique de celui-ci.

En général, les index visent à optimiser le classement des animaux entre eux, de telle manière que la valeur vraie des meilleurs d'après ce classement soit la plus élevée possible. Si la variable concernée est de type gaussien, un tel objectif est obtenu quand l'index correspond à l'estimée de la valeur génétique par la méthode du « maximum de vraisemblance », connaissant dans la population l'ensemble des performances, des pédigrées, des facteurs de variation et des paramètres de variabilité. Même dans le cas d'une population très complexe, l'écriture de la formule mathématique qui permettrait d'obtenir les index de sélection est assez simple, puisqu'elle tient en une ligne.

14 / Ecriture d'algorithmes pratiques de calcul

Le plus souvent, la ligne en question fait appel à des matrices (tableaux) et vecteurs d'une taille redoutable. Concrètement, il faut être en mesure de résoudre des systèmes linéaires de plusieurs millions d'équations à plusieurs millions d'inconnues. Il est alors nécessaire de recourir à des méthodes de calcul indirect : elles utilisent de manière récursive (ou itérative) des solutions provisoires pour les amener à se rapprocher de plus en plus des solutions théoriques. Pendant ce processus, on dit qu'on « converge », et l'arrivée au voisinage des bonnes solutions est détectée grâce à un critère quantitatif de convergence.

Les algorithmes pratiques de calcul, qui peuvent donner lieu à des recherches spécialisées mêlant des considérations de statistique et de calcul numérique, sont choisis en fonction de la rapidité de convergence, des temps de calcul cumulés et de la simplicité de programmation.

15 / Validation de la qualité des procédures

A intervalles réguliers, il est indispensable d'effectuer certains tests globaux qui éventuellement feront apparaître des problèmes visibles uniquement sur le long terme. Par exemple, on peut être très étonné que le système d'indexation laitière d'un grand pays développé ait montré apparemment pendant 20 ans un progrès génétique très élevé, et une stagnation de l'effet global des facteurs non génétiques (cas réel). De la même manière,

certaines faiblesses du modèle utilisé dans un pays donné n'apparaissent que si l'on compare des animaux apparentés mais évalués dans des pays différents.

De ce fait, la production d'indices de cohérence de l'ensemble de la procédure utilisée est essentielle : comparaisons entre les liaisons observées entre index d'apparentés et celles prédites d'après le modèle, comparaison de l'évolution dans le temps de l'index d'un même animal et de son évolution prédite dans le cadre du modèle...

Une précaution régulièrement prise par les spécialistes de l'évaluation est de chercher à établir des « connexions », c'est-à-dire de placer des animaux apparentés dans des conditions volontairement très différentes. De cette manière, on diminuera le risque d'une mauvaise séparation entre effets génétiques et non génétiques et on augmentera la probabilité de détecter les problèmes liés à un mauvais modèle si ceux-ci existent réellement.

2 / Evolution des connaissances concernant l'évaluation génétique

2.1 / Vers le BLUP modèle animal

Le monde de l'évaluation génétique doit beaucoup aux apports de l'américain Henderson qui a, dans les années 1950, donné la formulation générale, sous forme vectorielle et matricielle, de l'estimateur de maximum de vraisemblance de l'ensemble des valeurs génétiques des animaux d'une population (Henderson *et al* 1959). Cet estimateur est plus connu sous le sigle BLUP « Best Linear Unbiased Prediction ». Il est « best » dans le sens où il minimise l'ampleur des erreurs d'estimation (erreurs inévitables, rappelons-le, car personne ne peut prétendre accéder à la valeur génétique vraie d'un animal) et « unbiased » dans le sens où la moyenne des valeurs génétiques vraies d'un très grand nombre d'animaux ayant le même index est égale à cet index. Concrètement, le BLUP tient compte de tous les liens de parenté entre individus.

Cependant, jusqu'au début des années 1980, ces résultats théoriques n'ont pas donné lieu à une pleine application, essentiellement en raison des limitations sévères du matériel informatique (mémoires de très faible taille, processeurs de calcul très lents), comparé à celui de 1995. Les chercheurs et personnes impliquées dans l'évaluation génétique ont donc développé des systèmes de calcul simplifiés, au prix de certaines hypothèses, bien entendu. Par exemple, la célèbre méthode de comparaison aux contemporaines proposée au départ par Robertson et Rendel (1954) en Angleterre supposait que les moyennes d'étable chez les bovins laitiers

étaient uniquement sous la dépendance de facteurs non génétiques, ou, dans une version améliorée, dépendaient de manière totalement aléatoire des facteurs génétiques (mais pas des niveaux génétiques mêmes des animaux qu'on cherchait justement à évaluer). On estimait en séquence d'abord les effets de milieu puis les effets génétiques, ce qui simplifiait notablement les calculs. La méthode de comparaison aux contemporaines modifiée, apparue dans les années 1970 et décrite par Foulley et Elsen (1977), a introduit pour la première fois une ébauche de calcul conjoint des deux types d'effets, en reconnaissant que l'estimée des effets de milieu est influencée par l'estimée des effets génétiques et vice-versa. Elle conduisait naturellement à un calcul itératif jusqu'à stabilisation des solutions, mais sans donner une expression formelle du résultat. En effet, les estimées des effets utilisées dans la démarche itérative étaient affectées de coefficients de pondération d'expression complexe, très difficiles à expliciter sur le plan théorique, et conçus pour limiter l'incidence des erreurs aléatoires d'échantillonnage et pour se rapprocher des résultats qu'aurait fourni un estimateur idéal.

Parallèlement à ces simplifications de procédure, le modèle de description génétique ne concernait explicitement qu'une partie de la population (cas du modèle « père », puis « père/grand-père maternel ») avec finalement prise en considération d'un petit nombre de générations d'ascendants, ou bien s'efforçait d'estimer conjointement les niveaux génétiques de tous les animaux de la population (animaux actuels et ascendants mâles et femelles). Dans ce dernier cas, les index des ascendants étaient fixés une fois pour toutes, étaient utilisés conjointement avec la performance des descendants pour prédire l'index de ceux-ci, et ainsi de suite d'une génération à l'autre. Cette procédure simplifiée était évidemment suboptimale puisqu'elle ignorait le fait que de nouvelles données apportent de l'information non seulement pour les nouvelles générations mais aussi par voie indirecte sur les anciennes. Par ailleurs, cette procédure amenait parfois à des structures « déconnectées », les index calculés n'ayant en toute rigueur valeur qu'au sein d'un groupe précis d'animaux, les écarts génétiques entre groupes n'étant pas mesurables.

Au milieu des années 70, l'apport des américains Henderson et Quaas (Henderson 1976) a été déterminant car ils ont démontré que, sous certaines conditions réalistes pour des pays pratiquant le contrôle des performances et des généalogies depuis longtemps, le BLUP met en œuvre en fait des matrices numériques d'une structure particulière. Elles comportent une faible densité d'éléments non nuls, ce qui est bien commode d'une part pour limiter le nombre d'éléments à stocker en mémoire, d'autre part pour améliorer la performance des algorithmes itératifs. De ce fait, on entrevoyait la possibilité de calculer un jour l'estimateur BLUP dans le

modèle génétique le plus exhaustif possible, celui où chaque animal se voit attribuer une valeur génétique individuelle qui est une des inconnues du système d'équations à résoudre, c'est-à-dire le BLUP modèle « animal » (pour utiliser la terminologie consacrée).

Il a fallu attendre la fin des années 1970 pour voir les premières applications du modèle animal sur des populations réelles mais sous sa forme « réduite ». Ici, le système d'équations utilisé est issu du système complet d'équations, après élimination de certaines inconnues, ce qui permet de diminuer considérablement sa taille. La valeur des inconnues éliminées est ensuite reconstituée, dans un stade final.

Les développements extraordinaires de l'informatique depuis le milieu des années 1980 ont permis d'appliquer ensuite le modèle animal lui-même à des populations de taille de plus en plus grande avec des modèles de plus en plus complexes, pouvant inclure plusieurs facteurs génétiques (par exemple, effets génétiques direct et maternel) ou prendre en compte simultanément plusieurs variables (modèle « multicaractère »). Au milieu des années 1990, il est possible de dire que le BLUP modèle animal est devenu une référence obligatoire au niveau mondial en matière d'évaluation génétique. Il convient toutefois de rappeler que cette méthode ne donne aucune indication sur la manière de décrire les effets de milieu et donc ne dispense pas d'effectuer régulièrement la validation de l'ensemble de la procédure choisie.

2.2 / Vers le REML modèle animal

Toute évaluation génétique nécessite la connaissance préalable des paramètres quantifiant la variabilité dans une population. Là aussi, les méthodes ont considérablement évolué (Bidanel 1994). Actuellement, la méthode d'estimation couramment recommandée est celle du maximum de vraisemblance restreint (REML, « restricted maximum likelihood », terme proposé par Patterson et Thompson) qui permet d'aboutir aux estimées de composantes de variance-covariance ayant la densité de probabilité maximum, après élimination de l'effet des variations systématiques de milieu (d'où le terme « restricted »).

Quand les données sont décrites suivant le modèle animal, les calculs correspondant au REML sont complexes et intensifs. Les progrès de l'algorithmique sont tels qu'ils peuvent s'appliquer aujourd'hui à des populations de taille moyenne (plusieurs dizaines de milliers d'animaux).

2.3 / Vers le traitement des variables non gaussiennes

Ce type de variables est communément rencontré avec les observations de nature discontinue : difficultés de mise bas, prolificité, résistance aux maladies, mortalité.

Le traitement conceptuel est actuellement celui du modèle linéaire généralisé défini par Wedderburn au début des années 1970. On imagine des variables occultes qui suivent le modèle linéaire classique mais qui s'expriment de façon non linéaire, par exemple par 0/1 si elles sont au-dessous ou au-dessus d'un seuil. De nombreux développements sur cette thématique sont en cours dans le monde et notamment à l'INRA. On pourra se référer au texte de Foulley et Manfredi (1992), qui pose le problème et présente la méthode bayésienne d'évaluation génétique pour les variables à seuils imaginée par Gianola et Foulley (1983).

De la même manière, les paramètres de survie qui conditionnent la longévité des animaux d'élevage peuvent donner lieu à une évaluation génétique, grâce à une méthode bayésienne et à un modèle d'expression non linéaire des variables (définition paramétrique des courbes de survie). On notera la contribution de Ducrocq (1992) en France qui propose d'indexer les reproducteurs pour la longévité, la fonction de risque instantané étant donnée par une loi de Weibull.

Tous ces développements, dans la droite ligne du BLUP, complexifient très nettement les calculs mais sont en cours d'application dans divers pays.

2.4 / Vers le traitement de l'information génomique

Les développements spectaculaires et récents de la génétique moléculaire amènent à s'interroger sur leur incidence dans les méthodes d'évaluation génétique.

Si le génotype des animaux pour les gènes identifiés qui conditionnent les caractères (QTL ou Quantitative Trait Locus) est connu, il est alors possible d'adapter le BLUP sans complication notoire, en introduisant le génotype pour le QTL en question comme effet fixé supplémentaire.

Différent est le cas où le QTL est tout juste cerné par des gènes marqueurs voisins et où l'on connaît les génotypes aux marqueurs, et non au QTL lui-même : il y a alors incertitude sur la provenance exacte des gènes portés par un animal (le gène transmis par son père était-il lui-même transmis par le grand-père paternel ? etc). Le BLUP peut être étendu à ce cas mais la taille du système d'équations est notablement augmentée et les coefficients impliqués dans les matrices peuvent être eux-mêmes très difficiles à calculer (Colleau 1994).

La fréquence relative des deux cas qui seront rencontrés dans les populations animales ainsi que le nombre de QTL à prendre en considération sont des inconnues qui seront progressivement levées par les développements d'un secteur de recherche actuellement en pleine effervescence, celui de la détection des QTL.

3 / Brève histoire de l'indexation à l'INRA

Les calculs qui correspondent aux diverses indexations ont depuis toujours été réalisés sur l'ordinateur central du Département de Génétique Animale de l'INRA situé au CTIG (Centre de Traitement de l'Information Génétique) de Jouy-en-Josas. Ils correspondent à l'aboutissement d'une chaîne de traitements à partir des informations de base (Bougler 1992, Steier 1992). Cette phase finale de calcul des index est dans beaucoup d'espèces (bovins, ovins, caprins, lapins et palmipèdes) sous la responsabilité intégrale de l'INRA (mission définie par la loi sur l'Élevage) qui y consacre des moyens humains importants sous forme de scientifiques et d'ingénieurs. Pour les espèces équine et porcine, la responsabilité de l'INRA n'est que partielle. Dans tous les cas, la diffusion des index est assurée par les instituts de développement et la validation des résultats est assurée en collaboration avec eux.

À la suite des paragraphes précédents qui ont visé à retracer l'évolution générale du secteur et à la rendre plus compréhensible au non spécialiste, il est maintenant possible d'examiner en détail l'histoire de l'indexation en France espèce par espèce, au niveau des idées et des réalisations, sans oublier d'évoquer les perspectives et sujets de préoccupation pour l'avenir.

3.1 / Bovins laitiers

a / Indexation laitière

Méthode IF1 (1964)

C'est la méthode utilisée par le pionnier de l'indexation en France, M. Poutous. Il s'agit essentiellement d'une adaptation à la France de la méthode générale de comparaison aux contemporaines (Poly *et al* 1965, Poutous et Crochez 1971). En raison de la faible taille des troupeaux pratiquant le contrôle laitier à l'époque (en moyenne 15 vaches par troupeau), les contemporaines des filles d'un taureau devaient être considérées sur une base plus large que le troupeau. Les effets dus au troupeau étaient évalués sur des classes de troupeau, dites classes d'étable, au nombre de 6. L'affectation des troupeaux aux différentes classes était effectuée d'après leur production moyenne après correction pour les effets de l'âge, de la saison de vêlage et de la durée de lactation. Pour ce dernier effet, la méthode de correction, très originale, avait pour but de contre-sélectionner indirectement les intervalles longs entre vêlages. Parallèlement, un système d'extrapolation des lactations non terminées était mis en place.

On ne saurait sous-estimer la valeur de ces premiers travaux en France. Ils ont permis d'une part de diffuser la notion d'index comme outil privilégié de sélection, par rapport à la simple performance brute et même au jugement subjectif, et d'autre part de

mettre le cheptel bovin laitier français sur le chemin du progrès qui a permis la reconnaissance mondiale actuelle.

On rappellera aussi que la simplicité relative de telles méthodes doit être jugée au travers du matériel informatique disponible à l'époque. L'ordinateur IBM 1620 présent en 1967 à Jouy n'avait que 32 K de mémoire centrale, c'est-à-dire 100 fois moins qu'un ordinateur domestique courant en 1995.

Les caractères indexés selon cette méthode étaient au départ la quantité de lait, la quantité de matière grasse et le taux butyreux. À partir de 1972, en raison du développement du contrôle de la matière azotée, l'indexation a porté également sur la quantité et le taux de matière azotée.

Méthode IF2 (1978)

La seconde méthode d'indexation imaginée par M. Poutous (Poutous *et al* 1981), et mise en œuvre par B. Bonaïti à partir de 1979, a représenté une grande amélioration par rapport à la précédente, essentiellement parce que l'incidence des effets de milieu (étable) a été mieux évaluée. En effet, cette méthode peut être rangée dans la catégorie des méthodes de comparaison aux contemporaines modifiées (cf plus haut).

Les facteurs non génétiques pris en considération étaient la combinaison lactation x région x campagne, la classe d'étable, la combinaison mois de vêlage x lactation, la classe d'âge en première lactation, la classe de reproduction à la lactation précédente, la classe de reproduction à la lactation courante. Les facteurs génétiques pris en considération étaient l'index père, l'index mère, l'index grand-père maternel. Un facteur « classe de sélection massale » permettait en outre de tenir compte du fait que les facteurs non génétiques estimés sur les lactations de rang égal ou supérieur à 2 pouvaient être biaisés par la sélection massale.

Tout un système complexe de pondérations était utilisé. Les observations avaient un « poids » qui dépendait du numéro de lactation, de la connaissance du père, de l'index de la mère et de la durée de lactation. Par ailleurs, au cours des itérations de calcul destinées à fournir des estimées des effets des facteurs correctifs, d'autres pondérations étaient introduites qui avaient pour but de limiter l'influence de l'échantillonnage des données. Les estimées courantes étaient d'autant plus « régressées » que les effectifs concernés étaient faibles et, d'autre part, les estimées étaient cumulées avec les estimées anciennes de référence (c'est-à-dire les estimées obtenues lors de l'indexation officielle précédente). Le poids relatif des unes et des autres dépendait des quantités correspondantes d'information suivant une théorie qui s'apparente à la théorie bayésienne de l'estimation.

Les variables indexées par la méthode IF2 étaient la quantité de lait, la quantité moyenne de matière utile (pondération des quantités de matières protéique et grasse), le taux moyen de matière utile, le temps de

traite. Les quantités de lait et de matière étaient corrigées de façon non linéaire pour la durée de lactation. A partir de 1989, les quantités de matières protéique et grasse ont pu être indexées séparément par B. Bonaiti.

Tous ces index étaient édités trimestriellement et diffusés aux acteurs de la sélection par le canal du CTIG, des centres régionaux d'informatique et de l'Institut Technique de l'Élevage Bovin.

Indexation modèle animal (1990)

Cette indexation a été préparée en 1988-89. Une réflexion méthodologique approfondie sur l'algorithmique de calcul a tenu compte du fait que l'ordinateur de Jouy-en-Josas (IBM 3090 à l'époque) n'avait pas les performances d'un superordinateur (Poivey 1986, Bonaiti *et al* 1990, Ducrocq *et al* 1990). Par ailleurs, les différents modèles de calcul ont été mis en place et testés sur des jeux d'essais de plus en plus grands (Boichard *et al* 1994).

Les grandes nouveautés du modèle animal par rapport à IF2 ont été que l'on pouvait estimer conjointement effets génétiques et non génétiques de manière rigoureuse, que l'on tenait compte de toutes les parentés (un individu était alors indexé en fonction de l'index de ses parents, de ses performances, de l'index de ses descendants, de l'index des conjoints), que mâles et femelles pouvaient être comparés directement, que les coefficients de pondération des informations étaient automatiquement obtenus d'après le système d'équations du BLUP modèle animal, système de structure simple.

Le tableau 1 montre bien, à partir d'un exemple concret, que la taille du système d'inconnues à résoudre n'est alors pas du tout anodine. Les effets de milieu explicitement estimés sont les effets troupeau x année, n° lactation x région x année, mois de vêlage x n° de lactation, durée tarissement précédent x n° lactation x région x année. Un effet milieu est implicitement pris en compte dans les équations mais non édité : celui qui évalue l'effet milieu commun à toutes les lactations d'un même individu, non pris en compte par les autres rubriques concernant le milieu. Les effets génétiques concernent chacun des animaux ayant une performance ou figurant dans les pédigrées et les groupes de parents

inconnus, dont la valeur est appréciée a posteriori.

Les tests de comparaison à la méthode IF2 ont révélé des coefficients de corrélation supérieurs à 0,98 et des estimées de tendances génétiques en fonction du temps très comparables. Le passage d'une méthode à l'autre a donc pu se faire sans heurt.

L'indexation est réalisée sur 5 variables : quantité de lait, quantité de matière protéique, quantité de matière grasse, taux butyreux, taux protéique. La combinaison économique optimale de ces index est l'INEL (index économique laitier), dont les pondérations sont régulièrement remises à jour.

Les complications dues à l'information internationale

Ce point concerne essentiellement la race Holstein, race laitière mondiale par excellence. Il est alors très fréquent que les reproducteurs (mâles essentiellement) aient au moins un de leurs ascendants indexés dans le pays d'origine (USA par exemple). Dans ce cas, le système d'équations du modèle animal est étendu en recourant à la notion de filles fictives (Boichard *et al* 1994).

Par ailleurs, il devient nécessaire de pouvoir comparer le plus équitablement possible des index de reproducteurs(trices) obtenus dans des pays différents, de manière à les utiliser au mieux. La méthodologie utilisée fait l'objet de travaux spécifiques, vu la complexité du sujet, dans le cadre d'un groupe international (groupe Interbull), auquel participent les spécialistes français (Boichard *et al* 1995, Mattalia et Bonaiti 1995). L'évaluation internationale des taureaux Holstein est effectuée semestriellement depuis février 1995. Soit dit en passant, les résultats ont montré que les taureaux Holstein français étaient d'un excellent niveau génétique pour les caractères de production laitière.

b / Indexation des caractères de morphologie

Elle a été prise en charge par l'INRA à partir de 1986 pour les races Holstein (B. Bonaiti) et Normande (J.J. Colleau) suivant des modèles simplifiés du type père + grand-père maternel. La raison essentielle était que le recueil de l'information à la base ne permettait pas d'établir d'estimations fiables d'effets de milieu très détaillés (dispositif très « déconnecté » de l'information, avec une majorité d'observations provenant des filles de testage). Les facteurs de correction pris en considération concernaient le pointeur, le numéro et le stade de lactation, le troupeau (avec diverses approximations) pour des variables relatives au format (mensurations), à l'appréciation de la mamelle, du bassin et des membres. Les rythmes de calcul étaient semestriels.

Des études réalisées en 1992-1993 par V. Ducrocq ont permis de mettre en place en 1993 pour la race Holstein, l'indexation modèle animal multivariate (15 caractères de

Tableau 1. Nombre d'inconnues estimées dans l'indexation bovine laitière

Inconnues	Race		
	Holstein	Normande	Montbéliarde
Niveaux génétiques□:			
- femelles	10 420 305	2 208 243	1 528 336
- mâles	147 601	28 151	38 125
Troupeaux-années	975 713	354 062	211 214
Autres effets de milieu	9 760	8 540	3 660
Groupes génétiques	258	144	68
Performances connues	14 859 652	3 192 515	2 385 115

morphologie), ce qui a valorisé pleinement un changement substantiel dans les méthodes de recueil de l'information : utilisation de la totalité des informations disponibles (en ne la restreignant pas aux seules données du testage) et d'autre part pointage systématique d'un minimum de contemporaines des filles de testage. Une procédure analogue est en cours de mise en place en race Montbéliarde (première indexation réalisée en 1995) et est en projet en race Normande.

c / Projets

L'indexation chez les bovins laitiers est destinée encore à se complexifier et à s'enrichir. Dans le domaine de l'indexation laitière, des tests sont en cours pour prendre en considération dans le modèle les facteurs qui influencent non seulement les moyennes mais la variabilité des performances autour des moyennes. Ceci aura pour effet de diminuer la pondération des performances obtenues dans des conditions de milieu engendrant une grande variabilité (donc des valeurs extrêmes) et d'augmenter celle des performances obtenues quand le milieu n'est pas favorable à la variabilité. Il est également envisagé à plus long terme de bâtir l'indexation laitière non à partir de performances par lactation (totale ou non terminée) mais à partir des contrôles élémentaires eux-mêmes qui seraient alors les entités mises directement dans le modèle. Cette manière de procéder est évidemment plus souple vis-à-vis des modalités de contrôle et plus exacte vis-à-vis des péripéties de la conduite réellement effectuée dans les troupeaux.

L'indexation des caractères non laitiers sera complétée à partir de 1997 par l'indexation sur la longévité, sur le nombre de leucocytes dans le lait, la réussite à l'insémination et les difficultés de vêlage. Tous ces caractères peu héréditaires devraient normalement être sélectionnés par la suite avec l'appoint de la génétique moléculaire.

3.2 / Ovins et caprins laitiers

L'évaluation génétique des caractères laitiers chez ces espèces s'est toujours très fortement inspirée de l'évaluation réalisée chez les bovins laitiers, dans le cadre de logiciels identiques, après introduction des spécificités liées au mode d'exploitation et de contrôle chez ces espèces.

Une description des populations contrôlées, des diverses modalités de contrôle laitier et des méthodes d'évaluation est donnée par Barillet *et al* (1994). Prenant la suite de la méthode IF2, le modèle animal a été appliqué à partir de 1992. Le modèle d'analyse prend en compte l'effet troupeau x AL (année x n° de lactation), l'effet mois de mise bas x région x AL, âge à la première mise bas x région x AL, avec, pour les caprins, l'effet de la durée de tarissement et, pour les ovins, l'effet de l'intervalle entre mise bas et de l'intervalle entre mise bas et premier contrôle laitier. De

la même manière que pour les bovins laitiers, un effet milieu commun à toutes les lactations est inclus dans le modèle.

Les liaisons statistiques entre index IF2 et index modèle animal ont été trouvées moins fortes chez les ovins que chez les bovins, et chez les caprins que chez les ovins. En se référant aux taux d'insémination par espèce, les fluctuations liées au changement de méthode ont été d'autant plus importantes que l'insémination, technique génératrice de « connexions » (cf plus haut), a été moins développée. Ceci confirme ce que l'on savait sur le plan théorique : l'efficacité relative de l'indexation modèle animal est d'autant plus grande que la structure des données est déséquilibrée et déconnectée.

Rappelons tout de même qu'il est très souhaitable de développer des connexions, même en cas d'indexation modèle animal. Le développement actuel de l'insémination dans l'espèce caprine est à cet égard hautement favorable. Signalons que les évolutions génétiques mesurées sur la population ovine Lacaune, avec la méthode du modèle animal, sont tout à fait intéressantes et démontrent, à l'instar des bovins, que les schémas de sélection français, effectués dans un cadre collectif, peuvent être considérés comme d'excellent niveau.

Il existe pour les ovins un projet d'indexation à partir des contrôles élémentaires, qui permettrait de mieux prendre en compte le fait que le contrôle de la composition du lait est partiel (certaines lactations à certaines périodes). En ce qui concerne les caprins, les travaux de confrontation entre la teneur du lait en protéine et en matière grasse et le génotype au locus de la caséine $\alpha s1_1$ ont clairement mis en évidence un effet très important de ce gène (Grosclaude *et al* 1994, Barbieri *et al* 1995). Les stratégies de sélection développées actuellement tiennent compte de ces résultats puisque les boucs de génotypes défavorables ne sont plus mis au testage. Un index synthétique combinant information génotypique et information sur performances est envisagé dans le futur.

3.3 / Bovins à viande

Depuis les premières épreuves de descendance des taureaux d'IA sur la valeur de leurs veaux de boucherie (Vissac *et al* 1959) jusqu'au développement actuel du système d'évaluation IBOVAL (évaluation génétique des bovins allaitants sur performances en ferme de la naissance au sevrage) (Ménissier *et al* 1995), l'évaluation génétique des reproducteurs a tenu compte des grandes évolutions des modes de reproduction (IA et MN - monte naturelle), et des préoccupations de la filière Viande bovine.

Ainsi, le développement de l'IA et du croisement industriel conduira d'abord à la mise en œuvre d'une évaluation génétique planifiée sur descendance de tous les taureaux d'IA (moindres carrés régressés sur le nombre de descendants et l'hérédité du caractère -

Vissac 1964) pour le poids et la conformation, avec un indice global de sélection (Foulley et Rouvier 1971) et un dispositif de comparaison entre séries d'évaluation (lot témoin racial - Vissac 1967, Colleau *et al* 1974). Ce système d'évaluation sera complété dès le début des années 70 par une évaluation préalable des taureaux sur performances individuelles en station (comparaisons aux contemporains, pour la croissance, la conformation et l'efficacité alimentaire - Ménissier *et al* 1986). Ces programmes intégrés de sélection des aptitudes bouchères fourniront annuellement plus d'une centaine de taureaux d'IA agréés pour inséminer plus de 2 millions de vaches. Dès le milieu des années 70, avec la diminution du croisement et l'émergence de la « filière viande bovine », la sélection sur la croissance musculaire va s'intensifier. Le contrôle de descendance se réalise alors en station (production de jeunes bovins) ou en ateliers spécialisés (productions de veaux de boucherie) avec une évaluation génétique étendue aux qualités des carcasses (voire qualités de viande) et aux facilités de naissance (effets directs). Par ailleurs, pour répondre aux besoins de renouvellement des troupeaux allaitants, une évaluation génétique des taureaux d'IA pour les qualités maternelles (fertilité, facilités de vêlage, aptitude à l'allaitement, etc) est mise en œuvre dès le début des années 70 pour les 3 races à viande spécialisées (Ménissier 1976). Il s'agit d'un contrôle en station d'un échantillon planifié d'environ 25 filles / taureau jusqu'au sevrage de leur premier veau, par séries annuelles avec taureau de référence ou chevauchement de séries. Le recours à des méthodes BLUP et à des statistiques adaptées aux performances évaluées est développé depuis ces dernières années (Anonyme 1995) tant pour le contrôle sur performances individuelles (BLUP modèle animal) que sur descendance (BLUP modèle père ou grand-père maternel, sans considération de leurs parentés). Actuellement chaque année, pour l'IA, ce sont 200 à 300 taureaux qui sont évalués sur performances individuelles parmi lesquels une centaine sont évalués sur descendance pour les aptitudes bouchères et facilités de naissance, et, pour environ 35 d'entre eux, pour les qualités maternelles.

Vu l'importance des vaches allaitantes, de la MN et des petits troupeaux, des systèmes spécifiques d'évaluation des vaches et des taureaux ont été développés par B. Vissac en complémentarité des précédents (Régis 1974, Vissac 1978), à la suite de l'organisation, dans les années 60, d'un contrôle de performances des veaux en ferme depuis leur naissance jusqu'au sevrage (état-civil, conditions de vêlage et poids à la naissance, poids, pointages, etc) avec des informations centralisées. La méthode reposait sur une comparaison aux contemporaines intra troupeau x année de la moyenne des performances de leurs veaux (poids à la naissance, poids à 4 mois, conformation) après ajustement pour les effets de milieu (sexe x parité x saison de

naissance x race paternelle) et standardisation de la variabilité. Ce système est encore fonctionnel, malgré quelques aménagements : plus de 100 000 vaches avec au moins 3 veaux sont ainsi évaluées chaque année. A la fin des années 70, chez des éleveurs de Charolais et Limousins acceptant une planification *a priori* des accouplements intra troupeau de leurs taureaux et de taureaux de connexion (IA), les valeurs génétiques directes des taureaux sur performances jusqu'au sevrage ont pu être correctement estimées entre troupeaux grâce à l'utilisation d'un BLUP modèle père (Foulley et Sapa 1982) incluant ensuite les parentés entre pères (Laloë *et al* 1992). Malgré l'efficacité de l'évaluation (Sapa et Ménissier 1987), les contraintes de planification ont limité son extension (moins de 500 taureaux évalués sur une dizaine d'années). Ce système venait compléter le dispositif plus général d'évaluation des taureaux de monte naturelle basé sur le développement de stations d'évaluation des aptitudes bouchères sur performances individuelles après sevrage (Ménissier *et al* 1987). Aujourd'hui environ 1 500 taureaux par an sont ainsi évalués selon un protocole national (Anonyme 1995) dans une vingtaine de stations (8 races). Pour s'adapter aux contraintes du dispositif, l'évaluation génétique est réalisée localement dès la fin des contrôles (comparaison aux contemporains + valeurs génétiques des ascendants) puis annuellement par race (BLUP modèle animal) (Journaux *et al* 1994).

Etant donné les potentialités de la méthode BLUP modèle animal pour les bovins allaitants (Ménissier 1994), dès 1990 le système IBOVAL d'évaluation généralisé à l'ensemble des reproducteurs (veaux, génisses et taureaux) à partir des performances en ferme jusqu'au sevrage et des généalogies a été développé (Laloë 1994) afin de se substituer progressivement aux deux systèmes précédents (Ménissier *et al* 1995). L'évaluation IBOVAL consiste en l'application d'un BLUP modèle animal aux poids (à la naissance, à 7 mois vers le sevrage) et à la conformation (développement musculaire, développement squelettique) des veaux. Le modèle de description de la performance du veau inclut des effets fixés de milieu (sexe, parité, saison de naissance, troupeau-année-groupe de conduite, voire race paternelle, mode de conduite de l'allaitement, situation du veau vis-à-vis du sevrage lors du pointage, situation individuelle particulière, etc), un effet génétique direct (lié au génotype du veau) et des effets aléatoires associés à son environnement maternel dus au génotype de la mère (effet génétique maternel) ou non (effet d'environnement maternel permanent). Pour la conformation des veaux, ces effets maternels sont ignorés. Les paramètres génétiques utilisés ont été estimés par Shi *et al* (1993). L'évaluation est réalisée par race maternelle avec les performances disponibles sur plus de 20 ans, séparément pour les poids et conjointement (modèle bi-caractère) pour

la conformation compte tenu de la structure des informations disponibles. Tout en tenant compte de la complexité des situations, ces valeurs génétiques directes et maternelles permettent de répondre à la diversité des besoins de sélection en troupeaux allaitants. Après une première application en 1993 à 2 races, cette évaluation a été étendue depuis 1994 à la plupart des races allaitantes (Charolaise, Limousine, Blonde d'Aquitaine, Salers, Aubrac, Parthenaise et Maine-Anjou). Les résultats sont exprimés en écart à une base raciale mobile (veaux nés lors des 5 dernières années). A ce stade, seuls sont diffusés les valeurs génétiques directes par caractère et un indice combiné conforme aux objectifs de chacune des races, correspondant aux taureaux actifs (avec veaux nés au cours des dernières années) évalués avec une bonne précision (≥ 25 descendants évalués) et une comparabilité élevée (≥ 10 veaux contemporains de ≥ 5 veaux engendrés par des taureaux à large utilisation c'est-à-dire ayant eu plus de 100 veaux dans au moins 30 troupeaux). Malgré la sévérité de ces normes (Laloë 1994), en 1995 les résultats individuels de plus de 4 500 taureaux ont pu être publiés. La diffusion des valeurs génétiques des mâles pour les effets maternels ainsi que des résultats relatifs aux vaches est en cours. Cette vaste entreprise est conduite en collaboration avec l'Institut de l'Élevage et les organismes professionnels (contrôle de performances, centres informatiques, centres de production de semence, associations raciales, etc) afin de disposer d'un système d'information génétique adapté (identification, généalogie, performances, documentation des données, validation et diffusion des valeurs génétiques, etc).

Outre les développements et adaptations des méthodologies évoquées et de leurs applications pour optimiser la sélection (paramètres génétiques, indices de sélection, précision et comparabilité entre groupes, qualifications raciales des géniteurs, conversions internationales entre pays européens, etc), l'incorporation de nouveaux critères à évaluer (mesure de la composition corporelle *in vivo*, caractéristiques musculaires, etc) ou aptitudes (docilité, carrière des vaches, etc) constitue un autre ensemble de projets en cours d'étude.

3.4 / Ovins allaitants

Avant 1992, l'indexation des femelles étaient effectuée intra troupeau mais sans prendre en considération l'information apportée par les mâles, notamment grâce au développement de l'insémination. C'est une des raisons qui ont poussé à utiliser le modèle animal (Poivey *et al* 1994).

Environ 6 % du cheptel ovin allaitant (soit 400 000 brebis) est contrôlé pour la prolificité des mères et la vitesse de croissance des agneaux. L'indexation modèle animal pour la prolificité date de 1992. Elle utilise une version simplifiée de la méthode du modèle d'ex-

pression à seuils pour la variable continue sous-jacente. En fait, l'indexation est bivariate parce qu'elle considère que les caractères génétiques « prolificité naturelle » et « prolificité induite » (suite à des traitements de synchronisation) ne sont pas les mêmes. Le modèle décrit en facteurs non génétiques, l'effet troupeau x agnelage, le mode d'élevage de la brebis, la précocité de sa mise à la reproduction, le rythme d'agnelage et la taille des portées antérieures.

L'indexation sur les qualités maternelles (1995) correspond à un modèle animal bivariate (vitesse de croissance et viabilité des agneaux) où chaque caractère est sous la dépendance d'effets directs et maternels. En effet, contrairement au cas des bovins, il faut tenir compte de la compétition entre agneaux pour tirer profit du lait des mères, qui elle-même est modifiée par leur viabilité.

L'utilisation de tels modèles a bien montré les orientations génétiques adoptées par les différentes populations sélectionnées (20 races différentes sont actuellement indexées).

3.5 / Chevaux

a / Avant 1987

L'évaluation génétique s'est étendue progressivement d'une population animale à l'autre, et d'un type de performance à l'autre. Les premiers travaux théoriques correspondants ont été effectués par Langlois (1980).

En 1976, a été mise en place l'évaluation génétique sur descendance des étalons Selle Français : les performances donnant lieu à indexation étaient les gains obtenus lors d'épreuves du « sport » (dressage, concours de sauts d'obstacle, concours hippique complet). En 1980, une démarche analogue a été effectuée sur le Trotteur Français, à partir des gains obtenus en courses.

Les gains annuels ou par course sont très loin de présenter une distribution gaussienne, vu que, dans une compétition donnée, les gains sont en série géométrique en allant du premier au dernier. Un cheval gagne environ 80 % en concours hippique (45 % en trot) de ce que gagne le cheval placé avant lui. Dans ce cas, une transformation logarithmique « normalise » la distribution dans des conditions satisfaisantes.

Sur ces données transformées, une méthode analogue à celle de la comparaison aux contemporaines a été utilisée pour estimer les effets non génétiques. Pour les chevaux de sport, les effets étaient le sexe, l'âge, l'année. Pour les chevaux de course, les corrections étaient les mêmes en ajoutant le type de course (monté ou attelé) et le mode de départ.

b / A partir de 1987

L'indexation modèle animal a été préparée par A. Tavernier en 1985-1986. Ces travaux ont constitué la première application pra-

tique de la théorie du modèle animal jamais réalisée en France (Tavernier 1994).

L'indexation dépasse donc maintenant le cadre des seuls étalons, ce qui est bien entendu bien plus motivant pour l'ensemble des personnes impliquées dans le secteur. Ainsi, en 1995, 800 000 évaluations génétiques ont été réalisées en concours hippiques et 210 000 en Trotteur Français.

Le modèle d'évaluation estime conjointement les effets précédemment mentionnés, l'effet génétique de chaque animal ayant une performance ou présent dans les pédigrées, l'effet milieu commun aux performances d'un même animal, l'effet de l'élevage d'origine (combinaison des conditions d'élevage et du niveau génétique de cet élevage).

L'utilisation de la méthode a permis de constater un progrès génétique certain dans les populations mentionnées.

Les développements actuels de l'indexation concernent d'une part la méthode, d'autre part les populations concernées. Depuis 1995, l'indexation ne porte plus sur le logarithme des gains mais sur les classements moyens dans les différentes épreuves en tenant compte du niveau des compétiteurs, évalué au travers d'une variable sous-jacente (cf plus haut). Cette méthodologie originale (Tavernier 1990a, 1990b, 1994) mise en œuvre dans le cadre du modèle animal avec les facteurs de variation précédemment mentionnés engendre une masse de calcul très importante.

Par ailleurs, il convient de signaler que l'évaluation concernant les résultats en course des Pur-Sang Anglais est aussi réalisée et commence à être diffusée.

3.6 / Porcs

a / Avant 1994

Jusqu'en 1994, l'évaluation génétique a été réalisée dans l'espèce porcine suivant des méthodes simples, apparentées à la méthode de comparaison aux contemporaines tant pour les caractères de reproduction (prolificité) des truies, peu héritable, que pour les caractères de production du porc charcutier de 100 kg, moyennement héritable (vitesse de croissance, efficacité alimentaire) ou fortement héritable (composition corporelle).

Les données utilisées provenaient soit du contrôle en ferme (prolificité, âge à 100 kg, épaisseur de lard dorsal), soit du contrôle en station publique pour les caractères de production (contrôle de descendance des verrats de 1953 au début des années 1980, contrôle individuel des verrats de 1966 à 1990 puis contrôle « combiné » des verrats de 1990 à 1994).

A partir de 1970, les truies enregistrées dans le programme national de gestion technique des troupeaux de truies (GTTT) ont été évaluées pour leur prolificité d'après leurs performances propres exprimées en écart aux performances, moyennes des contemporaines

du troupeau (Legault *et al* 1971). Les verrats ont été évalués d'après les performances de leurs mères, et d'après l'index de leurs pères dans le cas des lignées dites « hyperproliques ».

Parallèlement, les index de sélection utilisés en station publique pour le gain moyen, l'épaisseur de lard dorsal et l'indice de consommation étaient calculés à partir des seules performances des verrats candidats à la sélection, exprimées en écart à la moyenne des animaux de la même « bande » de contrôle. Ces index ont été modifiés à partir de 1990 pour reprendre en considération les résultats d'abattage de collatéraux (pleins frères) des candidats évalués destinés à fournir des informations indirectes sur la qualité de la viande (contrôle dit « combiné »).

Dans tous les cas, l'information existante n'était pas utilisée de façon optimale. Cependant, plusieurs études ont montré que des progrès génétiques substantiels ont été obtenus pour des caractères comme la vitesse de croissance, l'indice de consommation et la teneur en muscle de la carcasse au cours des 25 dernières années, ainsi que pour la prolificité à partir de la fin des années 1980 (suite à la mise en place de schémas de type « hyperproliques » dans de nombreuses organisations de sélection porcine).

b / Après 1994

L'Institut Technique du Porc (ITP) et l'INRA ont décidé conjointement de rénover en profondeur l'ensemble du système d'évaluation, en traitant la totalité des informations suivant le modèle animal. L'un des faits déterminants qui a motivé cette entreprise est la véritable « explosion » de l'insémination artificielle à partir de 1988 (son impact est passé de 3-4 % à près de 50 % en quelques années) ce qui créait des conditions beaucoup plus favorables à l'existence de connexions satisfaisantes entre troupeaux, entre stations et entre bandes de contrôle. Les développements théoriques et numériques correspondants, l'acquisition des paramètres génétiques ont été effectués pour les données de station au cours des années 1992-1993 par Ducos (ITP), Bidanel et Ducrocq (INRA). A la suite de cela, l'ITP s'est engagé à assurer la maîtrise d'œuvre de l'indexation et l'INRA à assurer l'appui technique et méthodologique nécessaire.

Depuis janvier 1994, l'indexation (2 par mois) des mâles contrôlés en station s'effectue d'après l'information recueillie en station sur candidats à la sélection et collatéraux abattus. L'évaluation porte simultanément sur l'ensemble des 7 caractères enregistrés en station : 2 critères de croissance, l'indice de consommation, l'épaisseur de lard dorsal, le rendement de carcasse, le taux de muscle dans la carcasse, l'indice de qualité de la viande. L'application du modèle animal multicaractère est compliquée par le fait que les individus ne sont pas connus pour l'ensemble des performances et que les facteurs de varia-

tions non génétiques des caractères en vif et en carcasse ne sont pas strictement identiques (Ducos *et al* 1994). La réalisation des calculs a de ce fait été effectuée à partir d'un logiciel général (PEST), justement prévu pour le cas d'une information très hétérogène.

Dans le courant de 1995, l'analyse génétique des performances en ferme (âge à 100 kg et épaisseur de lard dorsal) a été effectuée et leurs relations génétiques avec les performances en station ont été précisées. Elle a donc permis la mise en place à partir de 1996 de l'indexation généralisée à partir des performances en ferme et en station rassemblées sous forme de base de données au CTIG de l'INRA. Du fait des grands effectifs représentés par le contrôle en ferme (150 élevages de sélection et 100 000 performances par an), cette indexation concerne des systèmes d'équations de taille volumineuse (plusieurs millions). Elle est effectuée chaque semaine, ce qui est une contrainte importante.

L'indexation BLUP modèle animal (mensuelle) sur la prolificité est effectuée depuis 1995 d'après l'information recueillie dans les 350 troupeaux de race pure des étages de sélection et de multiplication (Ducos *et al* 1994). Cette évaluation est indépendante de l'autre parce que l'on n'a pas mis en évidence de liaisons génétiques intra race entre performances de production et de reproduction.

3.7 / Lapins et palmipèdes

Les souches de lapins, oies et canards sont d'effectifs réduits, localisées dans des élevages de l'INRA ou de sélectionneurs et conduits en générations séparées.

À partir de 1975 pour les souches de lapins INRA et à partir de 1984 pour les souches de lapins des sélectionneurs, les femelles ont été évaluées pour la prolificité (taille de portée à la naissance et au sevrage) d'après un index simplifié prenant en compte les performances des candidates, celles de leurs mères, celles des demi-sœurs paternelles et des pleines sœurs. L'évaluation des reproducteurs des souches de lapins à laine ou à fourrure est différente et fait appel au modèle animal, depuis 1989 pour les souches Rex du Magne-raud et 1991 pour les souches angora. L'évaluation des souches de lapins de chair est également réalisée suivant le modèle animal.

Les oies et canards des lignées de l'INRA et des lignées des sélectionneurs (SICA-SEPALM et Société Gourmand Sélection) sont évaluées pour la prolificité, la croissance et les critères de garage et de carcasse. Jusqu'en 1989, l'évaluation était effectuée sur les souches INRA, avec une méthode proche de celle utilisée pour la prolificité chez le lapin. À partir de 1990, l'évaluation BLUP modèle animal est effectuée sur les souches INRA (Poujardieu *et al* 1994). Chez les sélectionneurs, l'évaluation est effectuée à partir d'un nombre limité d'ancêtres et d'apparentés, et non d'après la totalité des informations.

3.8 / Espèces avicoles

Pendant très longtemps, la sélection avicole française a utilisé des évaluations génétiques intra génération à partir des seules informations propres aux candidats et à leurs apparentés très proches, les index correspondant à divers caractères étant standardisés par la méthode du « probit », telle que proposée et utilisée par Cochez à l'INRA.

Depuis le début des années 1990, on note une nette évolution vers une évaluation de type « modèle animal », à des stades plus ou moins avancés en fonction des espèces et (ou) des firmes impliquées. Dans ce cas, l'INRA joue un rôle d'appui méthodologique soit à des firmes particulières soit à un niveau plus global au SYSAAF (Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français) où elles sont toutes affiliées.

À l'heure actuelle, les techniques du modèle animal multivariate ont pu être transférées à la firme ISA pour la poule pondeuse (1992) et pour le poulet de chair (1995). Des projets sont en cours avec cette firme concernant le traitement de variables diverses à distribution discrète. Une démarche analogue est en train d'être effectuée avec la firme Bettina chez la dinde (1995).

Conclusion

L'historique précédent montre très clairement que la contribution de l'INRA à l'évaluation génétique en France (et aussi dans le monde) a été très importante pour toutes les espèces. On peut remarquer dans tous les cas un souci permanent chez les personnes impliquées de concilier réalisme des modèles et rigueur scientifique pour déboucher sur les outils de sélection les plus fiables possibles. Dans toutes les espèces où la sélection était ancienne et l'évaluation génétique solidement établie et utilisée de manière volontariste, on a pu enregistrer d'incontestables progrès génétiques.

L'évolution scientifique et technique dans le domaine de l'évaluation est encore bien loin d'avoir atteint sa maturité, même si la floraison d'applications du modèle animal le donnerait à penser. Les cas les plus complexes (variables discrètes, variances hétérogènes, prise en considération de l'information génomique, optimisation du traitement de l'information la plus élémentaire, etc) ne sont encore que peu ou pas traités. Il faudra qu'ils le soient, car leur traitement correct apportera des éléments concrets très intéressants, pour les acteurs de la sélection. Les développements statistiques, algorithmiques et informatiques qui devront être utilisés seront alors obligatoirement compliqués. Ce sera le prix à payer pour mieux modéliser une réalité qui a toujours été complexe et pour s'adapter au contexte toujours plus exigeant de la sélection dans toutes les espèces.

Remerciements

L'auteur tient à remercier très vivement les personnes du département de Génétique Animale de l'INRA qui ont bien voulu fournir des renseignements ou contribuer

à l'amélioration du texte, c'est-à-dire MM Bidanel, Boichard, Laloë, Langlois, Ménissier, Mérat, Poivey, Poujardieu, de Rochambeau, Rouvier, Sellier et Mmes Beaumont, Blouin (Ministère de l'Agriculture), Mattalia (Institut de l'Élevage) et Tavernier (Service des Haras).

Références bibliographiques

- Anonyme, 1995. Répertoire français des méthodes et des procédures de contrôle et d'évaluation génétique des reproducteurs ovins et bovins de races allaitantes. Institut de l'Élevage et INRA, 1^{re} édition, C.R. n° 2316 (mars 1995). Institut de l'Élevage Publ., Paris.
- Barbat A., Bonaïti B., Boichard D., 1995. Comparaison de deux méthodes de précorrection des lactations courtes pour l'évaluation des reproducteurs laitiers. *Ann. Zootech.*, 44, 161-172.
- Barbieri M.E., Manfredi E., Elsen J.M., Ricordeau G., Bouillon J., Grosclaude F., Mahé M.F., Bibé B., 1995. Influence du locus de la caséine $\alpha 1$ sur les performances laitières et les paramètres génétiques des chèvres de race Alpine. *Genet. Sel. Evol.*, 27, 437-458.
- Barillet F., Astruc J.M., Manfredi E., Barbat A., Boichard D., 1994. Utilisation du modèle animal en ovins et caprins laitiers. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 83-90. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Bidanel J.P., 1994. Estimation des paramètres génétiques sous un modèle animal. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 25-36. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Bidanel J.P., Ducos A., 1994. Utilisation du modèle animal pour l'évaluation génétique des porcs de races Large White et Landrace Français sur la prolificité. *Journées Rech. Porcine en France*, 26, 321-326.
- Boichard D., Bonaïti B., Barbat A., Briend M., 1992. Le modèle sous-jacent à l'évaluation des valeurs génétiques. *INRA Prod. Anim.*, hors série « Éléments de génétique quantitative et application aux populations animales », 185-195.
- Boichard D., Bonaïti B., Barbat A., 1994. Application du modèle animal aux bovins laitiers. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle Animal* (26-29 sept. 1994), 75-82. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Boichard D., Bonaïti B., Barbat A., Mattalia S., 1995. Three methods to validate the estimation of genetic trend for dairy cattle. *J. Dairy Sci.*, 78, 431-437.
- Bonaïti B., Boichard D., Verrier E., Ducrocq V., Barbat A., Briend M., 1990. La méthode française d'évaluation génétique des reproducteurs laitiers. *INRA Prod. Anim.*, 3, 83-92.
- Bonaïti B., Boichard D., Barbat A., Mattalia S., 1993. Problems arising with genetic trend estimation in dairy cattle. In *Proc. Interbull Meeting*, Aarhus, Denmark, August 19-20 1993. *Interbull. Bull.* 8, Uppsala, Sweden.
- Bougler J., 1992. La loi sur l'élevage et l'organisation de la sélection en France. *INRA Prod. Anim.*, hors série « Éléments de génétique quantitative et application aux populations animales », 219-221.
- Colleau J.J., 1994. Le BLUP modèle animal : rappel de quelques problèmes encore en suspens. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 1-12. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Colleau J.J., Foulley J.L., Gaillard J., 1974. Le lot témoin dans le contrôle des taureaux de races à viande françaises sur descendance croisée : intérêt pour la mesure du progrès génétique. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 6, 241-252.
- Ducos A., 1994. Evaluation génétique des porcs à l'aide du BLUP modèle animal. *Principes et Résultats. Techni-Porc*, 17, 29-35.
- Ducos A., Bidanel J.P., Garreau H., Runavot J.P., 1994. Evaluation génétique des porcs à l'aide du modèle animal en France. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 119-142. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Ducos A., Garreau H., Bidanel J.P., Le Tiran M.H., Breton T., Fleho J.Y., Runavot J.P., 1995. Utilisation du BLUP modèle animal pour l'évaluation génétique des porcs contrôlés dans les stations publiques françaises. *Journées Rech. Porcine en France*, 27, 135-142.
- Ducrocq V., 1992. L'analyse de la longévité. *INRA Prod. Anim.*, hors série « Éléments de génétique quantitative et application aux populations animales », 205-207.
- Ducrocq V., Boichard D., Bonaïti B., Barbat A., Briend M., 1990. A pseudo-absorption strategy for solving animal model equations for large data files. *J. Dairy Sci.*, 73, 1945-1955.
- Foulley J.L., Elsen J.M., 1977. Relations a priori entre BLUP, méthode de comparaison aux contemporaines et méthodes des différences cumulées en vue de l'évaluation des pères. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 9, 307-326.
- Foulley J.L., Manfredi E., 1992. L'évaluation génétique des reproducteurs pour des caractères à seuil. *INRA Prod. Anim.*, hors série « Éléments de génétique quantitative et application aux populations animales », 201-204.
- Foulley J.L., Rouvier R., 1971. Méthode d'établissement des index de sélection des taureaux de races à viande sur la valeur économique de leurs descendants. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 3, 495-507.
- Foulley J.L., Sapa J., 1982. The french evaluation programme for natural service bulls using IA sire progeny as herd ties. *Brit. cattle Breed. club, Winter conf.*, Cambridge (UK), Jan. 1982, 10 p.

- Gianola D., Foulley J.L., 1983. Sire evaluation for ordered categorical data with a threshold model. *Genet. Sel. Evol.*, 15, 201-224.
- Grosclaude F., Ricordeau G., Martin P., Remeuf F., Vassal L., Bouillon J., 1994. Du gène au fromage : le polymorphisme de la caséine $\alpha 1$ caprine, ses effets, son évolution. *INRA Prod. Anim.*, 7, 3-19.
- Henderson C.R., 1973. Sire evaluation and genetic trend. In *Proceedings of the Symposium of Animal Breeding and Genetics in honor of Dr J.L. Lush*, Blacksburgh, Virginia, August 1972, 10-41. American Society of Animal Science, Champaign, Illinois.
- Henderson C.R., 1976. A simple method to compute the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. *Biometrics*, 32, 69-83.
- Henderson C.R., Kempthorne O., Searle S.R., Von Krosigk C.N., 1959. Estimation of environmental and genetic trends from records subject to culling. *Biometrics*, 15, 192-218.
- Journaux L., Gaillard J., Renand G., Ménessier F., 1994. Estimation of breeding value of beef bulls in performance test station in France. 5th World Congress of Genetic Applied to Livestock Production, 7-12 august 1994, Guelph (Canada). Vol. 17, 161-164.
- Laloë D., 1994. Application du modèle animal aux bovins allaitants. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 91-98. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Laloë D., Renand G., Sapa J., Ménessier F., 1992. Use of relationship matrix in the evaluation of natural service Limousin bulls. *Genet. Sel. Evol.*, 24, 137-145.
- Langlois B., 1980. Estimation de la valeur génétique des chevaux de sport d'après les sommes gagnées dans les compétitions équestres françaises. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 12, 15-31.
- Legault C., Molénat M., Steier G., Texier C., Zickler G., 1971. Principe et illustration d'un programme d'interprétation mécanographique des performances d'élevage des truies. *Journées Rech. Porcine en France*, 3, 11-17.
- Mattalia S., Bonaïti B., 1995. Principes et réalisations de la comparaison des valeurs génétiques des taureaux laitiers entre pays. *Renc. Rech. Ruminants*, 2, 187-192.
- Ménessier F., 1976. Comments on optimization of cattle breeding schemes : beef breeds for suckling herds. A review. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 8, 71-87.
- Ménessier F., 1988. La sélection des races bovines à viande spécialisées en France. *Proc. 3rd World Congress on Sheep and Beef cattle breeding*, 19-23 June 1988, Paris. Vol. 2, 215-236. Editions INRA, Paris.
- Ménessier F., Renand G., Colleau J.J., Gaillard J., 1986. Amélioration génétique de la production de viande bovine : orientations, objectifs et méthodes de sélection des aptitudes bouchères. In : D. Micol (ed), *Production de viande bovine*, 101-146. Editions INRA, Paris.
- Ménessier F., Gaillard J., Renand G., 1987. L'évaluation et la sélection en France des taureaux de races à viande destinés à la monte naturelle. I - Le contrôle individuel en centre d'évaluation. *Bull. tech. CRZV Theix, INRA*, 68, 63-78.
- Ménessier F., Laloë D., Sapa J., Journaux L., Bonnet J.N., Rehben E., 1995. State of breeding methodology for beef cattle in France : application of a « BLUP animal model » technology to on-farm records of calf preweaning performance. *Proc. 29th Biennial session of ICAR : « Milk and beef recording : state of the art »*, July 31-August 15, 1994, Ottawa (Canada). EEAP publication n° 75, 219-224.
- Poivey J.P., 1986. Méthode simplifiée de calcul des valeurs génétiques des femelles tenant compte de toutes les parentés. *Génét. Sél. Evol.*, 18, 321-332.
- Poivey J.P., Jullien E., Bibé B., 1994. Utilisation du modèle animal chez les ovins allaitants. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 99-114. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Poly J., Poutous M., Frebling J., 1965. Méthode de calculs d'index de production laitière. *Bull. Tech. Inf. Ing. Serv. Agric.*, 205, 1-7.
- Poujardieu B., Guichard F., de Rochambeau H., Rouvier R., 1994. Le modèle animal : application au lapin et aux palmipèdes. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 143-150. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.
- Poutous M., Crochez S., 1971. Méthode de calcul des index de production laitière. V Index laitiers des femelles. *Bull. Tech. Inf. Ing. Serv. Agric.*, 263, 1-7.
- Poutous M., Briend M., Calomiti S., Doan D., Felgines C., Steier G., 1981. Méthode de calcul des index laitiers. *Bull. Tech. Inf.*, 361, 433-446.
- Régis R., 1974. L'indexation des vaches allaitantes sur leur aptitude à la production de veaux sevrés. *Elev. Insém.*, 141, 1-19.
- Robertson A., Rendel J.M., 1954. The performance of heifers got by artificial insemination. *J. Agric. Sci. Camb.*, 44, 184-192.
- Sapa J., Ménessier F., 1987. L'évaluation et la sélection en France des taureaux de races à viande destinés à la monte naturelle. II - Le contrôle sur descendance en ferme. *Bull. tech. CRZV Theix, INRA*, 69, 21-29.
- Shi M.J., Laloë D., Ménessier F., Renand G., 1993. Estimation of genetic parameters of preweaning performance in the French Limousin cattle breed. *Genet. Sel. Evol.*, 25, 177-189.
- Steier G., 1992. La circulation de l'information génétique et sa structuration sous forme d'une base de données. *INRA Prod. Anim.*, hors série « Eléments de génétique quantitative et application aux populations animales », 223-227.
- Tavernier A., 1990a. Estimation of breeding value of jumping horses from their ranks. *Livest. Prod. Sci.*, 26, 277-290.
- Tavernier A., 1990b. Caractérisation des chevaux de concours hippique français d'après leur estimation génétique par un BLUP modèle animal. *Ann. Zootech.*, 39, 27-34.
- Tavernier A., 1994. Application du modèle animal aux chevaux. In : J.L. Foulley et M. Molénat (eds), *Séminaire Modèle animal* (26-29 sept. 1994), 115-118. INRA, SGQA, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France.

Vissac B., 1964. Méthode de détermination de l'index génotypique des taureaux d'insémination sur la valeur de leurs veaux de boucherie. *Ann. Zootech.*, 13, 267-275.

Vissac B., 1967. Note relative à la comparaison des descendance de taureaux dans le cas d'épreuves discontinues. *Ann. Zootech.*, 16, 335-341.

Vissac B., 1978. Twenty years of research in beef cattle breeding in France (1956-1976). *Ann. Génét. Sél. anim.*, 10, 275-307.

Vissac B., Poly J., Charlet P., 1959. Les épreuves de descendance des taureaux d'insémination sur la valeur de leurs veaux de boucherie. *Bull. Tech. Inf. Ing. Serv. Agric.*, 145, 759-787.