

J. MALLARD

INRA-ENSA Laboratoire de Génétique Animale
65 rue de Saint Briec 35000 RENNES

L'évaluation des reproducteurs

Les index multicaractères

Résumé. La sélection porte simultanément sur plusieurs caractères. Leur prise en compte suppose que l'on sache établir l'importance relative qu'ils revêtent au sein d'un objectif global unique. Ils sont de nature et d'importance très diverses, caractérisés par des paramètres phénotypiques, génétiques et économiques fort variables.

Une solution conceptuellement simple consiste à déterminer pour chaque caractère le supplément de rentabilité engendré par son augmentation de une unité. En pondérant chaque index partiel par le "prix" ainsi défini du caractère correspondant, on obtient un total qui représente l'intérêt économique global du reproducteur.

Ce procédé n'est cependant jamais utilisé sans précautions. Un objectif de sélection, selon l'idée que s'en fait le sélectionneur, n'est pas entièrement réductible à la connaissance de ces seuls critères économiques. La détermination d'une pondération se poursuit par une succession de tâtonnements, qui permettent de déterminer un compromis entre les calculs économiques, les possibilités d'évolution génétique de la population et ce que l'on pense des exigences à venir du marché. Il existe bien quelques outils mathématiques pour accélérer la "convergence" vers cet heureux compromis. Mais il ne s'agit que de commodités. Ils n'enlèvent pas à la décision prise son caractère de pari sur un avenir lointain.

1 / La complexification des objectifs : une fatalité

1.1 / Les causes

La finalité de l'exploitation d'un animal est un résultat économique qui dépend d'un très grand nombre de critères. Certains ne sont pas directement liés aux performances de l'animal, comme par exemple l'environnement économique. Mais la rentabilité dépend également de caractéristiques intrinsèques de l'animal. Il est bien rare, et de toute façon éminemment provisoire, qu'un seul caractère quantitatif suffise à caractériser l'intérêt économique d'un animal. La sélection assure elle-même son propre malheur en faisant augmenter le nombre des caractères à prendre en compte. Des réponses indirectes défavorables à la sélection et l'affinement des exigences des utilisateurs des produits de la sélection cumulent leurs effets dans ce sens.

a / Corrélations génétiques entre caractères

Le niveau d'expression de tout caractère quantitatif dépend peu ou prou de l'action de quasiment tous les gènes d'un organisme. Deux caractères différents sont largement placés sous la dépendance des mêmes gènes ; seule change l'importance relative de leur action. Un exemple : l'Acétyl CoA carboxylase permet à l'acétate de s'engager dans la voie de la lipogénèse, réduisant sa disponibilité pour les autres fonctions.

On conçoit que la variation de son niveau d'activité puisse favoriser de façon opposée l'engraissement des carcasses et la croissance musculaire, participant ainsi à la création d'une corrélation génétique entre ces deux caractères.

Une sélection appliquée à un caractère va modifier les agencements génétiques dans un sens qui lui est favorable. Par le biais de cette "pléiotropie" généralisée, elle va également modifier, plus ou moins, toutes les autres caractéristiques de l'animal. Certains de ces effets indirects sont indifférents ou bénéfiques. Mais, en cas d'évolution indésirable, il faut essayer de les limiter. A titre d'exemple, la plus ennuyeuse de ces liaisons est l'opposition quasi universelle entre les caractéristiques de productivité pondérale et les caractères d'adaptation au milieu (reproduction, viabilité). Quand par exemple, en race bovine charolaise, on recherche des animaux lourds et très musculeux, on crée du même mouvement un veau plus globuleux à la mise bas et une ouverture pelvienne aplatie chez la mère: les mises bas deviennent difficiles.

b / Les exigences de la filière de production

La sélection crée des lots d'animaux mieux standardisés et plus productifs. Elle favorise l'émergence d'une filière de production très bien maîtrisée, capable de déceler de plus en plus finement des écarts de rentabilité, et qui impose en retour la prise en compte par le sélectionneur de caractéristiques secondaires dont elle sait désormais mesurer l'inci-

dence. En particulier, les effets indirects défavorables de la sélection sont impitoyablement mis en évidence.

1.2 / Un exemple

En matière de production de viande, on retrouve, quelle que soit l'espèce, une évolution assez semblable des objectifs de sélection que nous scinderons en trois temps :

a / L'âge d'or de la vitesse de croissance

Avant l'industrialisation de la production, un animal est vendu sur pied quand il atteint une taille donnée, fixée par les habitudes. Atteindre ce poids le plus rapidement possible combine un maximum d'avantages : une rotation plus rapide des investissements, des dépenses d'entretien des animaux réduites. La compétition entre les sélectionneurs n'est pas féroce. La commercialisation se fait en vif, les activités de transformation étant réduites et mal maîtrisées. La sélection se borne sagement à améliorer la vitesse de croissance.

b / Le temps de la composition corporelle

Tous les morceaux d'une carcasse n'ont pas la même valeur. Entre déchets (os, gras,) et morceaux nobles (muscles) les écarts de prix peuvent aller de 1 à 100. Un exemple : tant que le poulet était vendu effilé, c'est la "ménagère" qui jetait une petite poignée de gras abdominal. C'est maintenant un industriel qui cumule ces déchets. Le manque à gagner est du même ordre de grandeur que son bénéfice ! Le sélectionneur est désormais fermement prié de faire un poulet "ayant la ligne". D'autant plus que la diététique et la peur des maladies cardio-vasculaires font de l'absence de lipides (et donc de goût) un argument de vente.

A l'exigence d'une croissance rapide, on a ajouté des critères de composition corporelle (absence de gras, prépondérance de certains muscles,...). Appréhendés au début de façon subjective par des pointages et des "classements" des carcasses, ils finissent par être mesurés plus directement sur les chaînes d'abattage. La commercialisation change : le paiement de l'animal intervient a posteriori, le résultat de la découpe participant à la fixation du prix.

c / La qualité

L'évolution générale de notre mode de vie pousse à la mise en marché de produits de plus en plus élaborés. C'est un moyen pour la filière de production de reconstituer des marges sans cesse rognées par la concurrence (sur le produit lui-même et les produits de substitution). L'industrialisation de ces opérations conduit à des exigences quant aux qualités technologiques de la matière première. La capacité de rétention d'eau lors de la fabrication ou de la cuisson s'avère par exemple un critère de première importance. On peut toujours espérer que la qualité organoleptique intéressera un jour quelqu'un.

A l'opposé, la sélection pratiquée influe sur la qualité de la viande. Par exemple, l'amélioration de la croissance conduit à abattre des animaux de plus en plus jeunes, dont les muscles sont moins solides, plus riches en eau, avec une proportion de fibres lentes plus élevée, etc. La sélection contre l'engraissement du porc augmente le potentiel glycolytique des

muscles et devient l'un des facteurs importants de l'apparition de viandes déclassées, pâles et "pisseuses".

d / Les caractères de productivité numérique

Parallèlement à ces trois étapes, toutes ces opérations de sélection conduisent à une diminution des performances de reproduction et de viabilité. A un moment ou un autre, le niveau atteint est décrété insuffisant. Des mesures de caractères touchant à la reproduction et la viabilité vont être effectuées, qui seront incorporées dans la liste des critères de sélection. C'est ainsi qu'on voit apparaître des porcs aux noms exotiques: Chinois, Hyperprolifères.

En résumé, dès qu'une opération d'amélioration génétique existe depuis assez longtemps, le pauvre sélectionneur se trouve placé devant une liste de critères dont on lui demande (c'est un euphémisme) d'assurer la progression, parce que tous ont une incidence sur la rentabilité économique de la production.

Ces critères ont des importances (une incidence sur la rentabilité) très inégales. Bien souvent il existe des corrélations génétiques défavorables entre eux : la quantité de lait produite et sa richesse en matière azotée sont négativement corrélées ... et simultanément recherchées. Enfin, leurs héritabilités sont inégales : ainsi, la sélection sur la composition corporelle sera rapide, celle touchant à la reproduction s'apparentant à un travail de Pénélope.

2 / Le critère "économique global"

Tenir compte simultanément de tous ces impératifs et de toutes ces contraintes, accorder à chaque caractère l'exacte attention due à son importance économique, n'est pas une chose facile.

2.1 / Le principe

Nous allons supposer que, pour chacun des critères de sélection, on a réalisé une prédiction de sa valeur génétique additive. Il suffit en effet de répéter, pour chaque élément de la liste, les calculs d'indexation que nous connaissons désormais. Chaque individu candidat à la sélection se trouve doté d'une liste de valeurs numériques, les index partiels pour chacun des critères.

Il est bien rare qu'un même animal réunisse les meilleures notes pour tous les critères, surtout s'ils sont liés par une corrélation négative. On ne rencontre pas tous les jours un petit Agnan (Sempé et Gosciny 1967), meilleure note en maths, physique, grammaire et gym, le chouchou de la maîtresse.

La solution est triviale. Chacun des critères de la longue liste qui constitue l'objectif de sélection va recevoir un coefficient (on l'appelle une pondération). La somme pondérée des index partiels prend le nom d'index global. Seront utilisés les individus présentant les meilleurs index globaux.

Reste à décider des valeurs de ces fameuses pondérations. Les principes sont simples : les plus forts coefficients iront aux critères qui conditionnent le plus étroitement la rentabilité économique. Deux critères très liés entre eux devront se partager le même coefficient. Un caractère très héritable devra disposer d'un coefficient en proportion (pourquoi affecter d'un

coefficient un caractère qui ne bougera pas par sélection!)).

C'est comme toujours au moment de mettre en oeuvre d'aussi simples et sages principes, de brasser des chiffres et des formules, que tout se gâte, que les gens s'organisent en écoles de pensée pour se disputer et que le néophyte prend conscience de son indignité. Nous allons voir que, sous un vernis de raison scientifique, règne un arbitraire du plus mauvais aloi.

2.2 / La rationalité de la pondération économique

Pour établir l'intérêt relatif d'une chèvre et d'un chou, on a depuis longtemps inventé la monnaie. Nous allons convertir chaque critère de sélection en unité monétaire en le multipliant par son "prix" en terme de rentabilité économique. Considérons deux individus qui ne diffèrent que d'une unité pour le premier critère de la liste. Exploités, ils conduiront à un compte d'exploitation différent. Le meilleur a, par exemple, permis de gagner 3\$ de plus. Le premier critère sera donc multiplié par 3 pour effectuer sa conversion en termes monétaires. On obtient ainsi un jeu de coefficients baptisés "pondérations économiques".

Sans entrer dans les détails, signalons que la mise en oeuvre rigoureuse de ce principe nécessite des précautions, liées aux liaisons entre les critères. Prenons un exemple idiot (les plus utiles en pédagogie). Notre premier critère est pondéré par 3\$. Parce que cela "fait bien" d'avoir de nombreux critères de sélection, introduisons un deuxième critère... qui est rigoureusement le même. Leur corrélation vaut 1. Le raisonnement précédent, conduit à lui appliquer un coefficient de 3\$, à lui aussi. Globalement on lui aura affecté 6\$, alors qu'il n'en vaut que la moitié. Un calcul rigoureux, tenant compte de la corrélation, abaissera à 1.5\$ le poids de chacun. L'introduction d'un deuxième critère a modifié le poids du précédent. Dernière remarque : on utilise en général les comptes d'exploitation non pas d'individus mais de troupeaux entiers et, bien souvent, des ordres de grandeur et des normes plutôt que des comptes d'exploitation stricto sensu.

Ces pondérations économiques paraissent construites sur des concepts particulièrement sensés. La réalité n'est hélas pas si simple. Le premier à avoir osé émettre des doutes est un sélectionneur avicole du nom de Hogsett. Le calcul économique lui conseillait d'augmenter le poids des oeufs pondus, tout en réduisant la taille de l'animal. Le calcul est imparable : les dépenses d'entretien, directement liées au poids corporel, doivent être minimisées. Mais le calcul ne savait pas que la souche en question - une Leghorn - était déjà de très petite taille. Et une trop petite poule pondant de trop gros oeufs, cela conduit à des horreurs, des oviductes retournés (Prolapsus) qui sont mangés vifs par les voisines accourues...

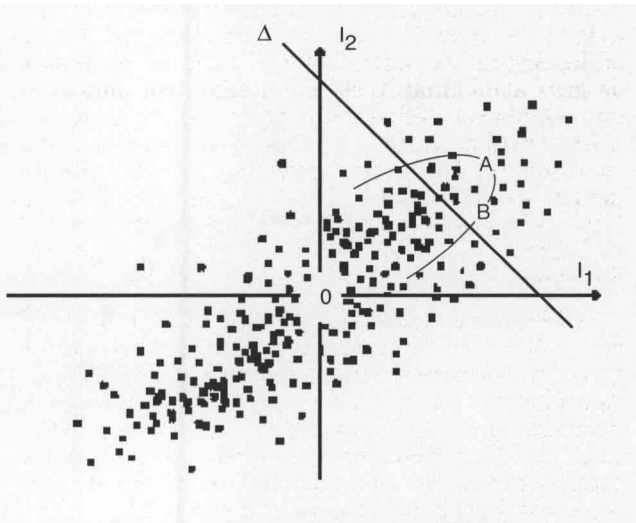
On a multiplié depuis ces cas où le sélectionneur, à l'issue de son beau raisonnement économique, rejette les conclusions technocratiques. Le calcul ne tient pas compte de toutes les contraintes biologiques et techniques imaginables, mais seulement de ce qui a été explicitement identifié et quantifié dans les équations. De façon plus générale, on reproche à ces pon-

dérations économiques l'impossibilité pour le sélectionneur d'y incorporer aisément ses connaissances "intuitives" et sa propre conception de l'orientation de la sélection. Nous allons nous doter de quelques outils méthodologiques, puis développer une solution à toutes ces critiques.

2.3 / La capacité évolutive d'une souche

Pour permettre une représentation géométrique, nous allons supposer que la sélection porte sur deux critères seulement (que ceux qui visualisent avec aisance des objets à plus de trois dimensions le pardonnent). Chaque individu, candidat à la sélection appartenant à la population, est donc l'heureux attributaire de deux valeurs numériques : les index partiels (la prédiction des valeurs génétiques de chacun des deux caractères chez cet individu) I_1 et I_2 pour chacun des deux critères. Il est représenté par un point sur la figure 1. La population constitue sur ce graphique un nuage de points.

Figure 1. Représentation graphique d'une sélection par index. Chaque petit carré noir représente le couple des valeurs des index I_1 et I_2 pour un individu. La droite Δ correspond à un index qui accorderait la même pondération aux deux caractères.



Admettons que l'on affecte une pondération à ces deux critères I_1 et I_2 (1 et 1 pour fixer les idées). Pour tout individu, on réalisera la somme pondérée (la simple somme dans cet exemple) des deux index et on retiendra ceux ayant les valeurs supérieures. Sur la figure 1 cela revient à partitionner le nuage de points en le coupant par la droite Δ (parallèle à la deuxième bissectrice dans ce cas). Les individus retenus sont les points au dessus de cette droite.

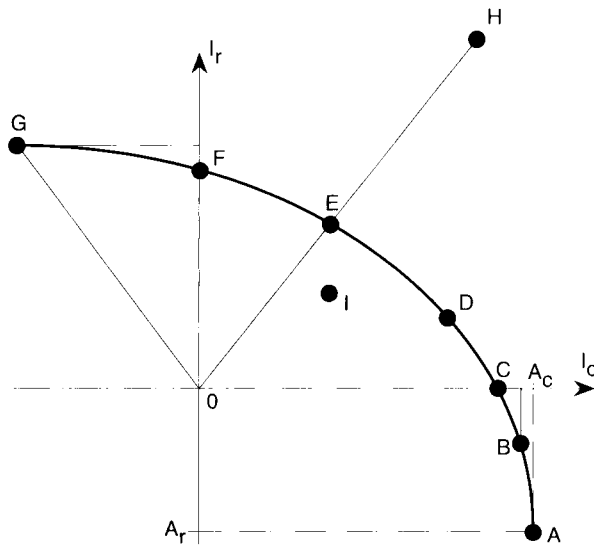
Sans sélection, la moyenne de la population pour les deux critères ne bougera pas : on restera en O. La reproduction des individus sélectionnés amènera cette moyenne en A, barycentre (point dont les coordonnées sont les moyennes de celles de chaque point élémentaire) des points représentant les individus sélectionnés. OA est l'évolution de la population sous l'effet d'une sélection utilisant le jeu de coefficients (1 1).

Pour un autre jeu de coefficients, par exemple (1 0) nous obtiendrons un autre point, (B en l'occurrence). Si nous essayons ainsi tous les jeux de coefficients imaginables, le point représentatif X de l'évolution de la population va décrire une certaine trajectoire. En

fait, on ne la construit pas point par point comme nous venons de le faire, mais on détermine directement son équation (c'est une ellipse sous l'hypothèse, toujours faite, de normalité) ; c'est moins facile à comprendre et ça revient au même.

L'interprétation de cette courbe, dont un exemple est donné en figure 2, est simple : n'importe quel point X est un état que, partant de O, la population peut atteindre, si l'on donne aux index partiels les poids adéquats. Le sélectionneur pourra parcourir avec son doigt toutes ces situations possibles et arrêter son choix sur celle qui lui semblera la meilleure. Ses critères pour juger du "meilleur" peuvent être ces calculs économiques que nous venons de voir, mais aussi son intuition, ses fantasmes. Bref, le sélectionneur, libéré du diktat économique, redevient maître de son destin.

Figure 2. Recherche d'un compromis entre les exigences des multiplicateurs et des engraisseurs en sélection avicole. La courbe représente l'ensemble des positions que peut atteindre la population après un cycle de sélection.



2.4 / Un exemple d'application

La production de poulet de chair fait intervenir successivement deux acteurs économiques. Le multiplicateur produit des poussins. Son principal souhait est que la poule reproductrice, qu'il a achetée fort cher au sélectionneur, produise un maximum de poussins pour amortir ce coût fixe. Il souhaite une poule qui pond beaucoup d'oeufs, des mâles qui fécondent bien, des oeufs qui éclosent, etc... En bref, il s'intéresse à la productivité numérique.

L'engraisneur achète ce poussin, le nourrit et vend à l'abattoir un poulet ayant atteint le poids recherché. Son rêve : un poulet qui, sans avoir rien mangé, constitue instantanément deux filets (les "blancs") de bonne taille. C'est la productivité pondérale qui le motive : croissance, indice de consommation, rendement en viande.

Le sélectionneur doit contenter simultanément ces deux agents aux intérêts divergents.

Quelle importance relative va-t-il accorder à chacun d'eux.

Supposons pour simplifier que l'on ne s'intéresse qu'à deux caractères : le multiplicateur demande un nombre de poussins éclos par mère maximum et l'engraisneur une croissance du tissu maigre aussi rapide que possible. Les deux index I_r et I_c correspondants sont déjà calculés et nous avons tracé cette fameuse ellipse, matérialisant l'ensemble des possibilités d'évolution de la population. La figure 2 a été tracée pour une population sélectionnée au Magneraud. Sa forme dépend de toutes sortes de paramètres tels que les structures familiales, les variances, corrélations, héritabilités des caractères et enfin l'intensité de sélection. En particulier, la corrélation négative entre les deux critères fait que le grand axe de l'ellipse a une pente négative (seule la partie a priori intéressante de l'ellipse a été représentée).

Il est possible de rechercher une pondération économique (paragraphe 2.2), puisqu'on connaît fort bien les structures des coûts en production avicole. Admettons qu'elle conduise à une évolution de la population selon OE. Un tel calcul vise à optimiser la marge globale de la filière. Mais, contrairement à ce que l'image de modernité de l'aviculture pourrait laisser penser, multiplicateur et engraisseur ne sont pas intégrés. La répartition des marges dégagées dépend de leur rapport de force. Comment chiffre-t-on un rapport de force ?

La réaction de "commerciaux" devant cette courbe est intéressante. Ils savent que les centres de décision sont placés désormais au niveau de la fourniture des grandes centrales de distribution. C'est de l'abattoir, qui a intégré par contractualisation les engraisseurs, que dépend le choix des souches. Le premier point qu'ils proposent est A : il satisfait l'engraisneur puisqu'on réalise un progrès génétique OAc maximum pour le caractère qui l'intéresse (A_c est l'abscisse de A). Le multiplicateur, lui, voit les performances dont dépend pour l'essentiel sa marge diminuer de OAr.

Mais regardons un point tel que B. Du fait de la forme de la courbe, OBc est sensiblement égal à OAc ($OBc/OAc \sim 0,95$). Par contre, en matière de reproduction, OB réduit la chute de moitié. Il existe donc entre E, optimum économique global pas assez favorable à l'élément fort de la filière, et A, des solutions intermédiaires plus intéressantes. C donne le maximum de satisfaction aux abattoirs en évitant toute dégradation des capacités de reproduction de la souche.

Un choix plus précis entre des points tels que B, C ou D peut dépendre de perceptions à la fois très subjectives et prospectives. Un sélectionneur dont le produit se vend mal, pour cause de vitesse de croissance insuffisante, n'a d'autre choix que OB. Par contre, si la croissance de sa souche lui fait espérer une augmentation de ses parts de marché, il va se soucier de diffuser sa souche, donc choisir D.

On le voit, la détermination d'une orientation de sélection nécessite la synthèse de nombreux concepts. Il faut confronter les capacités évolutives de la population avec une vue prospective des exigences du marché. En fait, le choix d'une orientation est un pari à dix ans fait par le sélectionneur, guidé par les tâtonnements que nous venons de décrire. Une erreur d'orientation signifie bien souvent de réelles difficultés, voire la disparition de la lignée (pure et simple dans le cas des petites espèces, ou plus surnoise par

absorption avec d'autres types génétiques comme dans le cas des bovins).

2.5 / Les problèmes d'orientation dans l'hyperespace

Nous venons de raisonner sur une courbe en deux dimensions. Mais dans la réalité, il n'est pas rare qu'il y ait une dizaine de caractères : on ne peut pas représenter un hyperellipsoïde de dimension 10. Un arsenal mathématique a donc été développé pour guider ce tâtonnement en positionnant certains points singuliers. Il porte le nom de calcul d'index avec contraintes et permet de localiser directement des points tels que A et G (figure 2) permettant le progrès maximum pour un caractère, ou comme C ou F (progrès maximum pour un caractère, mais progrès maximum fixé - ici positif ou nul - pour d'autres), ou tel que E qui assure certaines relations entre les progrès de plusieurs caractères (ici l'égalité).

La politique de sélection de la race bovine Limousine conduit par exemple à rechercher un progrès génétique maximum en vitesse de croissance, en évitant une augmentation corrélative du poids à la naissance, facteur aggravant des difficultés de vêlage. L'outil devient plus conséquent, mais la démarche reste toujours la même.

Conclusion

La détermination d'une pondération se réalise par une succession de tâtonnements, qui permettent de déterminer un compromis entre les possibilités d'évolution génétique de la population et ce que l'on pense des exigences à venir du marché. Il existe bien quelques outils mathématiques pour accélérer la "convergence" vers cet heureux compromis. Mais il ne s'agit que de commodités. Ils n'enlèvent pas à la décision prise son caractère de pari sur un avenir lointain.

Et le coût d'une erreur d'orientation est considérable. La vache française capable de faire un peu de viande en plus de son lait, en d'autres termes cette bonne vieille FFPN telle qu'on a voulu la promouvoir il y a 20 ans, a été balayée par ces usines à lait, les Holstein, qui nous venaient d'Amérique du Nord. Et je n'envie pas ceux qui doivent faire à nouveau le pari de l'orientation de la sélection de nos belles Holstein tout récemment naturalisées : recherchera-t-on uniquement la quantité de lait ? Quelle part accorder à la qualité (le taux de matières azotées, si important pour la fabrication des fromages) ? Ne faut-il tenir aucun compte de la production de viande ? On saura dans 10 ans si ceux qui apportent aujourd'hui une réponse ont bien trouvé la bonne.

Références bibliographiques

Hogsett, M.L., Nordskog, A.W., 1958, Genetic economic value in selecting for egg production rate, body weight and egg weight, *Poult. sci.*, 37: 1404-1419.

Sempé, J.J., Gosciny, R., 1986, Les récrés du petit Nicolas, Denoël ed. PARIS, 142pp.