

Sélection sur la ponte des poules en systèmes alternatifs à la cage

Lorry BÉCOT^{1,2}, Nicolas BÉDÈRE¹, Pascale LE ROY¹

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

²NOVOGEN, 5 rue des Compagnons, 22960, Plédran, France

Courriel : nicolas.bedere@inrae.fr

■ Pour offrir aux animaux des conditions de vie en adéquation avec les besoins de l'espèce, l'élevage en cage des poules pondeuses en Europe est aujourd'hui progressivement remplacé par des élevages alternatifs. Dans ces élevages, les poules vivent en groupe dans un grand espace avec ou sans accès extérieur. Leur comportement de ponte peut s'exprimer plus librement et la sélection doit évoluer pour prendre en compte ces nouvelles conditions de vie.

Introduction

L'amélioration génétique des poules pondeuses est réalisée dans des programmes de sélection pyramidaux. À l'étage de sélection, les animaux de lignée pure sont habituellement élevés en cage individuelle, durant tout ou partie de leur carrière, afin de permettre le contrôle de leurs performances individuelles. Les critères de sélection (**encadré 1**) classiquement enregistrés sont liés au poids vif de l'animal, à la production (nombre d'œufs pondus) et aux qualités d'œuf (poids et forme de l'œuf, solidité et couleur de la coquille, qualité du blanc et proportion de jaune ; Beaumont *et al.*, 2010). Les meilleurs individus, c'est-à-dire ceux qui présentent les meilleures valeurs génétiques (**encadré 1**) pour une combinaison pondérée de ces critères (index), sont sélectionnés comme futurs reproducteurs. Les descendants croisés entre différentes lignées sont ensuite diffusés à grande échelle par l'étage de multiplication, permettant à l'étage de production de bénéficier de l'amélioration génétique par croisement des lignées pures (Coudurier, 2011).

En Europe, l'élevage des poules pondeuses à l'étage de production était majoritairement en cages collectives. Depuis 2012, ces cages sont dites « cages aménagées » car équipées de nids, de perchoirs et d'une aire de grattage. Ces dernières années, une grande diversité de systèmes d'élevage, dits « alternatifs » à la cage, se sont aussi rapidement développés afin d'offrir aux animaux des conditions de vie en adéquation avec les besoins de l'espèce. Dans ces systèmes, les poules évoluent librement dans un bâtiment équipé ou non d'une volière (plusieurs étages dans le bâtiment ; **figure 1**). Attenant au bâtiment, il y a parfois une aire d'exercice couverte et grillagée (jardin d'hiver ; **figure 1**) permettant aux poules d'avoir accès à la lumière naturelle et aux conditions climatiques extérieures, tout en étant protégées des intempéries. Certains bâtiments disposent d'un accès à un parcours extérieur, ce sont les systèmes « plein air », « plein air Label Rouge » et « plein air biologique » (**figure 1**). Les systèmes sans parcours extérieur sont appelés systèmes « au sol » (**figure 1**). Que les poules aient accès à un jardin

d'hiver ou à un parcours extérieur, la lumière naturelle est souvent complétée par de la lumière artificielle, surtout quand les jours sont courts. La législation européenne impose que le programme lumineux suive un rythme de 24 h, comportant une période nocturne continue d'au moins 8 h, et une intensité lumineuse permettant aux poules de voir et d'être vues clairement (Directive, 1999/74/CE).

En 2019, les systèmes alternatifs représentaient 52 % des effectifs de poules pondeuses commerciales élevées dans l'Union Européenne (Commission Européenne, 2021), contre 30 % en 2009 et 8 % en 1996 (ITAVI, 2019). Parmi les poules élevées en systèmes alternatifs, 36 % ont eu accès à un parcours extérieur en 2019 et 64 % ont été élevées au sol (Commission Européenne, 2021). Actuellement, il n'y a pas de programme de sélection visant spécifiquement la création de poules élevées en systèmes alternatifs : les poules élevées dans ces systèmes sont issues des mêmes lignées pures que les poules élevées en cage. L'élevage en systèmes

Encadré 1. Glossaire.

Caractère phénotypique : élément de description des individus dans une population.

Corrélation génétique : corrélation entre des valeurs génétiques additives estimées pour deux caractères donnés.

Critère de sélection : caractère pouvant être mesuré sur les candidats à la sélection et/ou sur leurs apparentés, et permettant de classer les candidats reproducteurs d'après leur valeur génétique additive estimée.

GWAS : « *Genome-Wide Association Study* » ou étude d'association génomique, consiste à analyser les corrélations entre des variations génétiques et un caractère phénotypique.

Héritabilité : part de la variance phénotypique d'origine génétique, pour un caractère et une population donnés.

QTL : « *Quantitative Trait Locus* » ou locus de caractère quantitatif, est une région chromosomique gouvernant une partie de la variabilité génétique d'un caractère quantitatif.

Valeur génétique additive : somme des effets moyens des allèles portés par un individu sur un caractère donné. En moyenne, la moitié de cette valeur se transmet d'un parent à son descendant.

alternatifs repose donc sur des indices de sélection établis sur des animaux élevés en système conventionnel.

Contrairement à l'élevage en cage, les poules élevées en systèmes alternatifs évoluent au sein d'un groupe de grande taille, doivent aller pondre dans des nids (figure 1) et ont parfois accès à un parcours extérieur. Des nids électroniques ont été développés pour pouvoir mesurer, dans ces environnements, de nouveaux caractères de ponte (encadré 1) liés au comportement précédant la ponte, au comportement au nid et au rythme de ponte. Ces caractères apparaissent maintenant dans les objectifs de sélection des lignées pures. L'objectif de cette synthèse bibliographique est de faire un état des lieux des connaissances sur les caractères de ponte en systèmes alternatifs, en se focalisant principalement sur les deux races de poules pondeuses les plus élevées dans le monde : Rhode Island (RI ; œufs bruns) et White Leghorn (WL ; œufs blancs).

1. La production d'œufs

La production d'œufs, définie par le nombre d'œufs pondus sur une période donnée ou par l'intensité de ponte (nombre d'œufs pondus divisé par le nombre de jours de la période), est le critère majeur pris en compte dans les schémas de sélection des poules

pondeuses. Influencée par l'environnement, dont principalement la photopériode (Sauveur, 1996 ; England et Ruhnke, 2020), elle est aussi sous la dépendance d'une composante génétique. Ainsi, l'existence d'une variabilité d'origine génétique pour la production d'œufs a contribué à atteindre le niveau de production actuel chez les poules commerciales, capables de pondre plus de 300 œufs par an.

Après une sélection intensive sur la maturité sexuelle et la production d'œufs jusqu'à 55 semaines, les sélectionneurs s'intéressent maintenant aussi à la persistance de ponte, c'est-à-dire la capacité des poules à avoir une carrière de ponte plus longue. Actuellement, les poules pondeuses sont élevées jusqu'à environ 72 semaines d'âge. Prolonger leur carrière jusqu'à 100 semaines, pour une production totale de près de 500 œufs par poule, permettrait de réduire les effectifs. Au Royaume-Uni par exemple, une carrière de 100 semaines réduirait de 2,5 millions les effectifs de poules pondeuses dans le pays. Par ailleurs, une carrière de ponte plus longue permet de réduire la quantité d'aliment et par conséquent les effets négatifs sur l'environnement, notamment en réduisant la quantité de nitrates produite pour un même niveau de production. Ainsi, la production d'œufs des poules âgées de plus d'un an est-elle souvent incluse dans l'objectif de sélection des lignées de poules

pondeuses (persistance de ponte, stabilité des qualités d'œuf (poids et forme de l'œuf, solidité et couleur de la coquille...)).

Mesuré en cage individuelle, le nombre d'œufs pondus de l'âge au premier œuf jusqu'à 90 semaines est modérément héritable, avec des héritabilités (encadré 1) de 0,26 et de 0,34 pour les RI et WL respectivement. De nombreuses régions chromosomiques (QTL ; encadré 1) sont impliquées dans le déterminisme génétique de la production d'œufs. Vingt-et-une études ont permis la détection de 95 QTL influençant le nombre d'œufs pondus et/ou l'intensité de ponte (Romé et Le Roy, 2016). Les gènes codants pour trois protéines impliquées dans la folliculogénèse : la prolactine (chromosome 2), le récepteur de l'hormone folliculo-stimulante (chromosome 3) et le récepteur de la gonadolibérine (chromosome 22) ont notamment été identifiés comme influençant le nombre d'œufs pondus. Ces connaissances quant au déterminisme génétique de la production d'œufs, acquises dans les systèmes d'élevage en cage, doivent être révisées dans le contexte d'élevages alternatifs moins standardisés.

■ 1.1. La ponte au nid

La production d'œufs dans le nid, mesurée par le nombre d'œufs pondus dans le nid sur une période donnée ou par l'intensité de ponte dans le nid (nombre d'œufs pondus dans le nid divisé par le nombre de jours de la période), correspond à la part de la production d'œufs facilement collectée et valorisée par l'éleveur. L'augmentation rapide des effectifs de poules pondeuses élevées en groupe avec accès à des nids collectifs a suscité de nombreuses questions sur la capacité des animaux à pouvoir utiliser ces derniers. Pour y répondre, des nids électroniques individuels utilisant la technologie d'identification radio fréquence (RFID ; *Radio Frequency Identification*) ont été développés. Ces nids sont équipés d'une antenne (figure 2). Un transpondeur est fixé sur chacune des poules, dans le cou (Burel *et al.*, 2002), à une aile (Marx *et al.*, 2002) ou à une patte (Thurner *et al.*, 2006). Lorsqu'une

Figure 1. Illustration de systèmes alternatifs à la cage.

Système au sol sans volière montrant les poules à l'entrée des nids collectifs



Photo : site web Big Dutchman

Système au sol avec volière



Photo : Nicolas Goualan

Jardin d'hiver avec des trappes de sortie permettant l'accès au bâtiment et au parcours extérieur

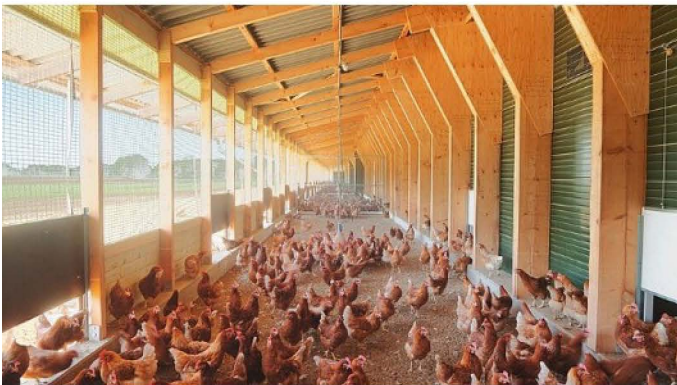


Photo : site web Big Dutchman

Système avec accès à un parcours extérieur montrant les poules au niveau des trappes de sortie du bâtiment



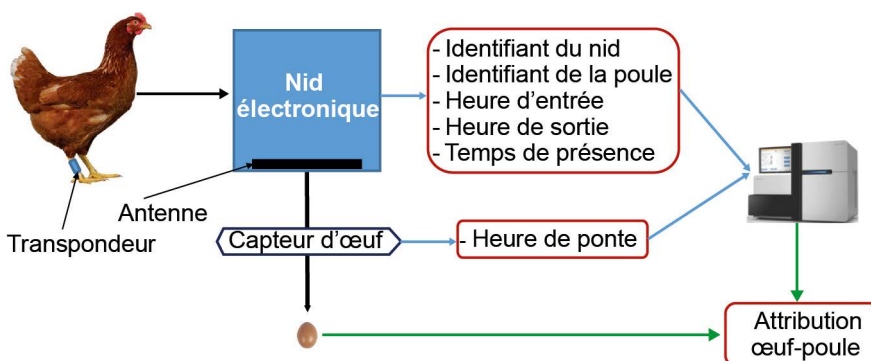
Photo : Novogen

poule utilise un nid électronique, son transpondeur est détecté par l'antenne de ce nid. Son identifiant, celui du nid visité (localisation), l'heure d'accès et le temps de présence sont alors enregistrés. Si la poule pond un œuf, celui-ci roule derrière le nid et déclenche un capteur qui enregistre l'heure de ponte. Le classement des œufs par heure de

ponte (ordre de passage du capteur) permet ensuite d'attribuer chaque œuf à la poule qui l'a pondu. Ces nids permettent ainsi de mesurer des caractères de ponte et de qualité d'œuf (via l'attribution œuf – poule) à l'échelle de l'individu. Dans cette revue, nous présenterons les résultats obtenus avec le nid électronique décrit par Thurner *et al.*

(2006) car c'est le seul qui a fait l'objet de plusieurs publications jusqu'à présent.

À l'aide de nids électroniques, Icken *et al.* (2008a) ont enregistré le comportement au nid de 272 poules RI élevées dans un parc au sol avec un accès à un jardin d'hiver. Le nombre d'œufs pondus dans le nid mesuré sur 12 périodes de 28 jours s'est révélé héritable, mais les héritabilités estimées étaient variables selon l'âge des poules (entre 0,05 à 9 mois et 0,45 à 14 mois). La corrélation génétique (**encadré 1**) estimée entre le nombre d'œufs pondus en cage et le nombre d'œufs pondus dans le nid est aussi très variable en fonction de l'âge des poules, passant de valeurs positives fortes, entre 0,56 et 0,97 durant les deux premiers mois de ponte, à des estimations plus faibles, entre 0,22 et 0,44 au pic de ponte. Ces paramètres génétiques, estimés sur un faible effectif, demandent à être précisés mais cette

Figure 2. Principe du nid électronique individuel.

étude originale révèle peut-être l'existence d'interactions génotype-environnement pour la production d'œufs. Les valeurs de corrélations génétiques différentes de 1 entre production en cage et production au nid peuvent également être dues à la signification de ces deux phénotypes : avec le nid électronique, le comportement de la poule, c'est-à-dire sa capacité à aller pondre dans le nid, se combine avec sa capacité de ponte exprimée en cage. Afin d'améliorer la production d'œufs dans les systèmes alternatifs, des études complémentaires sont nécessaires pour améliorer les connaissances sur les caractères de comportement de ponte au nid des poules.

■ 1.2. La ponte hors nid

Les œufs pondus hors nid doivent être ramassés manuellement, ils représentent alors un travail laborieux qui peut demander beaucoup de temps à l'éleveur. Souvent cassés, mangés par les poules ou souillés de fientes, ils sont la plupart du temps déclassés ou non commercialisables. Pour les reproducteurs, les œufs pondus hors nid ont aussi un taux de fertilité et d'éclosabilité plus faible que les œufs pondus dans le nid (Van den Brand *et al.*, 2016). Dans l'objectif d'améliorer les conditions de travail et d'augmenter les revenus de l'éleveur, la réduction de la ponte hors nid est actuellement un des enjeux majeurs pour les systèmes alternatifs.

Plusieurs facteurs environnementaux peuvent avoir un effet sur la ponte hors nid : l'environnement avant le début de ponte, les caractéristiques du bâtiment de ponte (structure des nids, litière, ventilation...), la distribution d'aliment au moment de la ponte et le programme lumineux :

- l'utilisation de perchoirs dès la quatrième semaine d'âge des poules réduit la ponte hors nid du début de ponte jusqu'à 35 semaines d'âge (Gunnarsson, 1999) ;

- les poules préfèrent pondre dans des nids en bois plutôt que dans des nids en plastique (Van den Oever *et al.*, 2020) ;

- observé sur des poules reproductrices pour la chair soumises à une

restriction alimentaire, la distribution d'aliment au moment de la ponte pousse les poules à quitter leur nid sans pondre afin de s'alimenter et, parfois, à pondre leur œuf hors nid ensuite (Sheppard et Duncan, 2011) ;

- la ponte hors nid est supérieure avec une photopériode de 11 ou 12 h par rapport à une photopériode de 13 ou 14 h (Lewis *et al.*, 2010).

Par ailleurs, la ponte hors nid est aussi supérieure en début de ponte et diminue avec l'âge, probablement car les poules s'habituent à l'utilisation des nids (Cooper et Appleby, 1996 ; Settar *et al.*, 2006 ; Oliveira *et al.*, 2019). Des études réalisées à l'aide d'enregistrements vidéo ont permis d'observer deux catégories de poules : des poules qui pondent systématiquement hors nid et des poules qui pondent systématiquement dans le nid (Cooper et Appleby, 1996 ; Kruschwitz *et al.*, 2008 ; Zupan *et al.*, 2008). Dans ces études, les poules qui poussaient hors nid passaient davantage de temps à rechercher un nid et explorer leur environnement dans l'heure précédant la ponte, par rapport aux poules qui poussaient dans le nid, probablement car les nids proposés ne leur convenaient pas. Enfin, Settar *et al.* (2006) ont mesuré le nombre d'œufs pondus hors nid de 14 258 poules RI durant 11 semaines à partir du début de la ponte. Les poules étaient élevées au sol dans des parcs de 18 sœurs et/ou demi-sœurs de père. L'étude a montré que le pourcentage d'œufs pondus hors nid par jour et le pourcentage d'œufs pondus hors nid par semaine étaient héréditaires, avec une hérédibilité de 0,39 et de 0,44 respectivement. Ces valeurs d'hérédibilité permettent d'espérer un progrès génétique substantiel pour réduire le nombre d'œufs pondus hors nid. Toutefois, la ponte hors nid dépend de nombreux facteurs environnementaux et les interactions génotype-environnement entre les différents systèmes alternatifs doivent être évaluées. Identifier les poules qui pondent hors nid est difficile et laborieux (enregistrements vidéo) et, avec des effectifs de grande taille, il n'est pas possible de mesurer en routine le nombre d'œufs pondus hors nid à l'échelle de l'individu. L'amélioration

génétique de ce caractère passera donc probablement par l'utilisation de caractères indirects associés, par exemple, au comportement précédant la ponte et au comportement au nid.

2. Le comportement précédant la ponte

Le comportement précédant la ponte débute une à deux heures avant l'oviposition (ponte de l'œuf) et se traduit tout d'abord par une augmentation de l'activité avec une agitation de la poule plus importante et l'expression de vocalises (Wood-Gush et Gilbert, 1969 ; Meijsser et Hughes, 1989 ; Sherwin et Nicol, 1993). La poule choisit ensuite un site de ponte et s'y installe. Une fois installée, la poule adopte une position « assise » qu'elle va alterner avec des activités de construction du nid, telles que gratter le sol ou la litière, se retourner dans le nid et collecter de la litière si elle est disponible avant de pondre son œuf. En conditions naturelles, le comportement de recherche d'un site de ponte permettrait à la poule de trouver un endroit à l'abri des prédateurs, comme l'ont observé Duncan *et al.* (1978). Dans cette étude, les poules gardaient le même nid pour pondre tous les œufs d'une même série (suite de jours consécutifs avec ponte) mais en changeaient systématiquement entre les séries de ponte et les saisons, probablement pour se protéger des prédateurs et des parasites.

En élevage, les poules utiliseraient en général le même nid pour pondre. Wall *et al.* (2004) ont enregistré le comportement de 35 WL équipées de transpondeurs et élevées dans des cages aménagées avec deux nids collectifs. La cohérence du choix du nid de ponte était en moyenne de 90 %, une valeur de 50 % indiquant que la poule n'avait pas de préférence et 100 % que la poule allait toujours pondre dans le même nid. Les valeurs de cohérence du choix de nid étaient comprises entre 54 et 100 %, indiquant de la variabilité pour ce caractère. Ces résultats sont à confirmer en systèmes alternatifs avec davantage de nids. Par ailleurs, les poules ont un comportement grégaire

pour la ponte. Si elles ont le choix, elles préféreront aller pondre dans des nids déjà occupés plutôt que dans des nids libres (Appleby et McRae, 1986 ; Riber, 2010 ; Tahamtani *et al.*, 2018). Ce comportement peut avoir des effets négatifs en termes de bien-être animal, pouvant augmenter le niveau de stress et le risque d'étouffement dans les nids, mais aussi en termes de production en augmentant la ponte hors nid (les poules pondant devant les nids occupés) et le nombre d'œufs cassés. Sélectionner des poules capables d'aller pondre dans des nids différents et éloignés les uns des autres pourrait permettre de diminuer les effets négatifs liés au comportement grégaire pour la ponte. Au regard de la littérature, il n'y a pas de travaux portant sur ce caractère, alors que les nids électroniques peuvent le mesurer (par l'enregistrement de l'identifiant du nid, donc de sa localisation). Des résultats ont toutefois été publiés sur le comportement exploratoire en jardin d'hiver et les comportements de stéréotypie précédant la ponte.

Le comportement exploratoire sur un jardin d'hiver a été étudié chez la poule RI. Mesurées entre 9 et 16 mois d'âge, la fréquence des sorties et la durée de sortie sont hérissables avec des valeurs estimées de 0,24 pour ces deux caractères, qui sont aussi fortement génétiquement corrélés (+ 0,82). Toutefois, des corrélations génétiques défavorables ont été observées entre la durée moyenne des sorties et le nombre d'œufs pondus dans le nid (- 0,34 ; ainsi que la couleur de la coquille des RI (- 0,54 ; Icken *et al.*, 2011). Les descendantes des poules RI qui passent le plus de temps dans le jardin d'hiver, pondraient moins d'œufs et feraient des œufs plus clairs par rapport aux descendantes des poules qui y passent moins de temps.

Concernant le comportement précédant la ponte, ce sont essentiellement les comportements de stéréotypie qui ont fait l'objet d'études génétiques. Ces comportements, comme une agitation importante avant la ponte et une position debout durant la ponte, montrent que la poule ne peut pas exprimer ses comportements naturels précédant la ponte et sont des indicateurs de

mal-être. Heil *et al.* (1990) ont mesuré par enregistrement vidéo en cage individuelle, la durée d'agitation avant la ponte, la tentative d'échappement les dix à cinq minutes avant la ponte (nombre de fois où la poule sort la tête de la cage) et la position (assise ou debout) durant la ponte. Ils ont observé que la durée d'agitation et la tentative d'échappement étaient faiblement hérissables, 0,06 et 0,04 respectivement, mais que la position était moyennement hérissable, 0,33. Les résultats déjà observés sur le comportement exploratoire en jardin d'hiver et sur les comportements de stéréotypie précédant la ponte confortent l'intérêt d'étudier la capacité des poules à aller pondre dans des nids différents et éloignés les uns les autres. Ce caractère permettra peut-être de sélectionner un jour indirectement contre les comportements grégaires négatifs pour la ponte et la ponte hors nid. Outre le comportement précédant la ponte, le comportement au nid pourrait également être exploité en sélection pour réduire la ponte hors nid.

3. Le comportement au nid

Deux caractères peuvent être utilisés pour décrire le comportement de ponte au nid de la poule : l'heure d'accès au nid et la durée de ponte, c'est-à-dire le temps passé dans le nid pour la ponte.

■ 3.1. L'heure d'accès au nid

Les poules commerciales, fortement sélectionnées sur la production d'œufs, ont tendance à pondre sur une plage horaire relativement réduite : Lillpers (1991) estime ainsi que l'écart type de l'heure de ponte d'un lot est inférieur à 1 h. Les nids individuels sont utilisés essentiellement dans les élevages traditionnels de basse-cour. La majorité des systèmes alternatifs utilisent des nids collectifs. Ces nids de grande taille permettent à plusieurs poules d'aller pondre simultanément dans le même nid. Il y a potentiellement, à certaines heures, concurrence entre les poules pour entrer dans le nid. Cela peut entraîner des risques d'étouffements

et empêcher certaines poules d'accéder aux nids, les obligeant à pondre hors nid. Augmenter le nombre de nids par bâtiment ou réduire la densité de poules par nid pourrait aider à limiter les problèmes d'affluence à un moment dans la journée mais nécessiterait soit des investissements supplémentaires (augmenter la taille du bâtiment pour ajouter des nids), soit une baisse de production (moins de poules dans le bâtiment). D'autres stratégies utilisant la génétique peuvent aussi être envisagées.

Heinrich *et al.* (2014) ont étudié le comportement au nid dans des nids électroniques collectifs. Le principe de ces nids est le même que celui des nids électroniques individuels (figure 2). Ils sont équipés d'une antenne capable de détecter la présence d'une poule via son transpondeur. En revanche, les nids électroniques collectifs ne permettent pas d'identifier les poules qui pondent lors de leur visite, ni d'attribuer l'œuf à la poule qui l'a pondu, car plusieurs poules peuvent les utiliser simultanément. Heinrich *et al.* (2014) ont comparé les résultats avec les mesures faites dans des nids électroniques individuels. Ils ont observé que les poules visitaient en moyenne 1,2 à 1,4 fois les nids par jour et qu'il y avait peu de différences pour ce caractère entre les mesures en nids collectifs et les mesures en nids individuels. Bien que les nids soient destinés à la ponte, certaines poules les utilisent parfois sans pondre et plusieurs fois dans la journée. Les poules dominées peuvent aussi les utiliser comme refuge.

Le déterminisme génétique de l'heure d'accès au nid a été peu étudié. Ce caractère pourrait potentiellement être exploité en sélection, par exemple pour étaler la plage horaire d'accès aux nids des poules. L'heure d'accès au nid pour pondre dépend fortement de l'heure de ponte (corrélation phénotypique : + 0,99 ; Bécot *et al.*, 2021) qui est un caractère de rythme de ponte (voir partie 4.2.) et pourrait être utilisée en tant que tel pour des nids électroniques collectifs où connaître l'heure de ponte de la poule n'est pas possible. Enfin, Lillpers (1991) suggère d'utiliser plusieurs types génétiques différents dans un même lot pour étendre

l'heure de ponte des poules et leur période d'utilisation des nids, mais ceci nécessite de s'assurer de l'absence de comportement agressif entre les types génétiques.

■ 3.2. La durée de ponte

La durée de ponte correspond au temps passé dans le nid pour la ponte. Mesurée au sol dans des parcs avec nids électroniques, la durée de ponte moyenne est de 30 min pour les RI et 45 min pour les WL (Icken *et al.*, 2012). Ces auteurs ont observé que la durée d'une visite sans ponte était plus courte que la durée de ponte, avec une moyenne de 10 et 28 min pour les RI et WL respectivement. Heinrich *et al.* (2014) ont aussi observé que la durée moyenne passée dans le nid par jour et par poule, pour pondre ou non, variait entre 23 et 30 min chez la RI et entre 42 et 69 min chez la WL en fonction de l'âge et du type de nid utilisé (nid individuel ou nid collectif). Ils notent que le comportement au nid des RI varie peu en fonction du type de nid utilisé contrairement aux WL qui sont plus sensibles au changement d'environnement (passage nid collectif/nid individuel et inversement).

Le déterminisme génétique de la durée de ponte, comme celui de la durée des visites sans ponte, a été peu étudié. Icken *et al.* (2013) ont mesuré la durée de ponte au sol dans des parcs avec nids électroniques. Pour ce caractère, ils ont estimé des héritabilités très variables en fonction de l'âge des poules, allant de 0,10 à 7 mois jusqu'à 0,56 à 11 mois. Réduire la durée de ponte des poules permettrait de diminuer le temps d'occupation des nids, de rendre les nids plus accessibles et par conséquent de réduire la ponte hors nid. Toutefois, pour prendre en compte ce caractère dans les programmes de sélection, les corrélations génétiques avec la production d'œufs et les qualités d'œuf doivent être étudiées ainsi que les interactions génotype-environnement entre les systèmes nids individuels et nids collectifs. Dans les nids collectifs, les interactions sociales sont plus fréquentes. Lundberg et Keeling (1999) ont étudié, par enregistrement vidéo, le comportement de WL élevées

au sol et soumises à un programme lumineux de 13 h de lumière et 11 h de nuit par jour. Les poules étaient placées au sol dans des parcs de 15 à 120 individus avec des nids collectifs. Ces auteurs ont mesuré au pic de ponte (entre 24 et 37 semaines d'âge) le temps passé sur le site de ponte (nid collectif ou un coin du parc) de 130 poules et le nombre de coups de becs donnés et reçus au cours de la ponte. Plus la poule recevait des coups de becs d'autres poules et moins elle passait de temps sur son site de ponte. Inversement, plus elle donnait des coups de bec et plus elle passait de temps sur le site de ponte. Aucune différence significative de comportement des poules entre les parcs de taille différente et le site de ponte (nid collectif ou un coin du parc) n'a été observée. Ces résultats suggèrent que les interactions sociales entre poules dominantes et dominées peuvent avoir un effet sur la durée de ponte. Il serait intéressant de vérifier si elles ont aussi un effet sur la ponte hors nid.

4. Le rythme de ponte

L'intensité de ponte et le nombre d'œufs pondus sont des caractères complexes contrôlés par le rythme de ponte de la poule. Il faut compter en moyenne 24 à 26 h entre l'ovulation du jaune et la ponte de l'œuf (Sauveur, 1988 ; encadré 2). Les ovulations peuvent s'enchaîner quotidiennement, entraînant la ponte d'un œuf par jour. Les œufs pondus sur des jours consécutifs forment une série de ponte (encadré 3). Chaque série de ponte est séparée par des jours sans ponte appelés jours de pause.

Plusieurs caractères peuvent définir le rythme de ponte, comme la longueur et le nombre des séries de ponte, l'intervalle de temps entre pontes et l'heure de ponte. Ces caractères peuvent être intéressants pour augmenter la production d'œufs, que ce soit en cage ou en systèmes alternatifs. Dans les systèmes alternatifs, le rythme de ponte doit aussi être contrôlé car il est lié à l'heure d'accès au nid des poules, pouvant entraîner de la ponte hors nid (voir partie 3.1.). Le développement des nids électroniques rend possible l'enregistrement de ces caractères dans des systèmes alternatifs

et leurs paramètres génétiques ont déjà pu être estimés, en cage individuelle mais aussi en systèmes alternatifs.

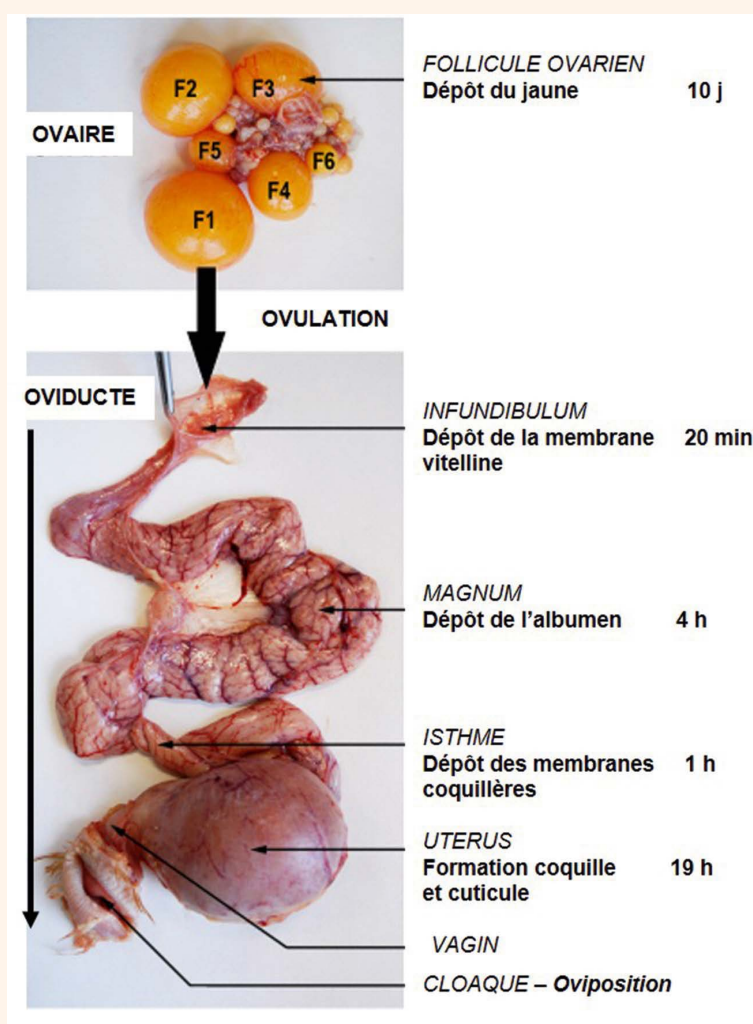
■ 4.1. La longueur et le nombre des séries de ponte

La longueur et le nombre des séries de ponte ont pu facilement être mesurés en cage individuelle car ils nécessitent seulement de compter le nombre d'œufs tous les jours, sans avoir besoin de connaître leur heure de ponte. Trois caractères ont principalement été étudiés : les longueurs moyenne et maximale des séries de ponte et le nombre de séries de ponte. Wolc *et al.* (2019) ont mesuré les séries de ponte jusqu'à 90 semaines de 23 809 RI et de 22 210 WL élevées en cage individuelle et ayant des caractéristiques proches des poules commerciales actuelles. Pour les RI et les WL respectivement, ces auteurs ont montré, par poule, que la longueur moyenne des séries de ponte était de $15,3 \pm 9,9$ (écart-type) et $8,6 \pm 4,4$ œufs, et que la longueur maximale des séries de ponte était de $81,8 \pm 39,9$ et $57,3 \pm 33,5$ œufs. Le nombre de séries de ponte, mesuré sur la même période, était de $29,2 \pm 16,9$ (RI) et de $43,4 \pm 18,0$ (WL). Associé à une augmentation de l'heure de ponte et de l'intervalle de temps entre pontes, le nombre de séries de ponte augmente avec l'âge et leur longueur diminue (Bednarczyk *et al.*, 2000 ; Tumova *et al.*, 2017 ; Wolc *et al.*, 2019).

Les longueurs moyenne et maximale des séries de ponte sont faiblement à moyennement héritables chez les RI et les WL (tableau 1). Pour ces deux caractères mesurés en cage individuelle, Wolc *et al.* (2019) ont estimé, respectivement, une héritabilité de 0,31 et 0,20 pour les RI et de 0,34 et 0,29 pour les WL. Le nombre de séries de ponte était plus fortement héritable avec des valeurs estimées de 0,42 et 0,41 pour les RI et WL respectivement. Des héritabilités plus variables et en général plus faibles (entre 0,03 et 0,40 ; tableau 1) ont néanmoins été estimées pour ces trois caractères dans d'autres études, portant sur les mêmes races de poules et sur des performances mesurées en cage individuelle (Bednarczyk *et al.*, 2000 ;

Encadré 2. Anatomie de l'appareil reproducteur de la poule et formation de l'œuf.

L'œuf est une structure complexe qui contient tous les composants nécessaires au développement et à la protection d'un embryon. Il est synthétisé dans l'appareil reproducteur femelle, divisé en deux parties : l'ovaire et l'oviducte. L'ovocyte ou « jaune » est produit dans l'ovaire. À maturité, il est émis en direction de l'oviducte, c'est l'ovulation. Les autres composants de l'œuf (membrane vitelline, albumen ou « blanc », membranes coquillères, coquille et cuticule) sont déposés dans l'oviducte. L'oviducte est composé de cinq compartiments : l'infundibulum, le magnum, l'isthme, l'utérus et le vagin. À l'issue de l'ovulation, l'ovocyte est capté par l'oviducte au niveau de l'infundibulum. Environ cinq heures sont nécessaires pour que la membrane vitelline, l'albumen et les membranes coquillères se déposent autour du jaune. La synthèse de la coquille se fait essentiellement dans l'utérus. Cette étape dure environ 19 h. La cuticule est sécrétée à la fin de la formation de la coquille. L'oviposition ou ponte a lieu environ 24 à 26 h après l'ovulation (Sauveur, 1988 ; voir encadré 3).



Photographie (INRAE) légendée du système reproducteur de la poule (l'ovaire en haut et l'oviducte en dessous) et résumé des étapes de la formation de l'œuf dans chacun des compartiments de l'oviducte (adapté de Nys et Guyot, 2011).

Les durées moyennes des différentes étapes sont indiquées en heures. Dans l'ovaire, les follicules pré-ovulatoires sont numérotés de F1 à F6 par ordre de maturité décroissant (Johnson, 2015).

Akbas *et al.*, 2002 ; Wolc *et al.*, 2010) ou mesurées au sol dans des parcs avec nids électroniques (Icken *et al.*, 2008b). L'héritabilité est caractéristique d'une population et d'un environnement donné, ce qui peut expliquer les différences observées. Pour des poules pondeuses naines à œufs bruns, Chen et Tixier-Boichard (2003) notent aussi que les longueurs moyenne et maximale des séries de ponte ont une dis-

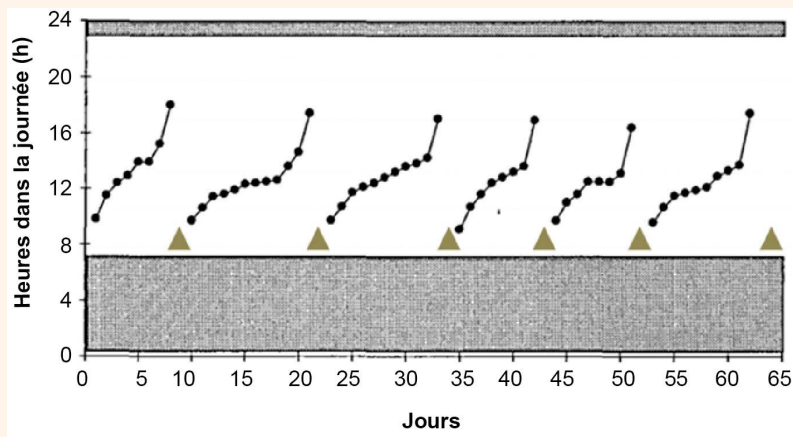
tribution dissymétrique. L'estimation de l'héritabilité repose sur l'utilisation de modèles linéaires. Si la distribution des résidus du modèle génétique ne suit pas une loi Normale, il est nécessaire de transformer le caractère en vue d'obtenir une variable dont la distribution suit une loi Normale, afin ne pas sous-estimer l'héritabilité. Cette dissymétrie n'a cependant pas été évoquée dans les études portant sur des lignées

de poules pondeuses commerciales (tableau 1).

Les corrélations génétiques entre les longueurs moyenne et maximale des séries de ponte sont fortes et positives (entre + 0,88 et + 0,99 ; tableau 2). Les corrélations génétiques entre ces deux caractères et le nombre de séries de ponte sont fortes et négatives (entre - 0,99 et - 0,74 ; tableau 2). Ces corré-

Encadré 3. Les séries de ponte.

Une série de ponte est une suite de jours consécutifs avec ponte bornée par un ou plusieurs jours sans ponte. Elle dure en moyenne une dizaine de jours. D'après Sauveur (1988), le premier œuf d'une série est pondu tôt le matin. Les œufs suivants sont pondus de plus en plus tard, l'intervalle de temps entre pontes dans une série étant en général supérieur à 24 h. L'existence de séries de ponte et de pauses peut être expliquée par la coordination entre un cycle externe de 24 h (rythme circadien) et un cycle endogène de maturation folliculaire généralement supérieur à 24 h. Ces phénomènes ont été décrits dans de nombreuses revues comme par exemple celles de Sauveur (1988 et 1996), Nys et Guyot (2011) et England et Ruhnke (2020). En quelques mots, l'ovulation est induite par un pic de l'hormone lutéinisante (LH ; hormone hypophysaire) dans le sang environ 6 h avant l'ovulation. Ce pic de LH est dépendant du rythme circadien et se produit après l'extinction de la lumière, en phase obscure. Dans l'ovaire, une hiérarchie entre les follicules pré-ovulatoires conduit à la présence d'un seul follicule prêt à ovuler par cycle (encadré 2). Ce follicule doit avoir atteint un seuil de maturité suffisant pour que le pic de LH induise son ovulation. Un décalage s'accumule de jour en jour si le cycle de maturation folliculaire est supérieur à 24 h, entraînant par conséquent un décalage de l'heure de ponte. Lorsque le seuil de maturité n'est pas suffisant au moment du pic, le follicule doit attendre le pic de LH du jour suivant pour ovuler, conduisant la poule à faire un jour de pause. Plus les intervalles de temps entre pontes sont courts et plus la série est longue. Les poules pondeuses actuelles, hyperspécialisées pour la ponte, peuvent faire des séries, non pas d'une dizaine de jours, mais de plus de 100 jours.



Profil de ponte d'une poule élevée en cage individuelle et ayant fait 6 séries de ponte durant 65 jours (adapté de Lillpers et Wilhelmson, 1993a).

La période allumée est comprise entre 7 h et 23 h. Les zones grises représentent la période d'obscurité. Chaque point représente un œuf. Les œufs d'une même série de ponte sont reliés par un trait. Un jour de pause (jour sans ponte) est symbolisé par un triangle.

lations indiquent que les poules ayant un potentiel génétique pour faire en moyenne de longues séries de ponte ont aussi un potentiel génétique pour faire une longue série de ponte maximale et un potentiel génétique pour faire un petit nombre de séries de ponte (peu de pauses) durant leur carrière. Les longueurs moyenne et maximale des séries de ponte sont génétiquement fortement corrélées au nombre d'œufs pondus et à l'intensité de ponte (entre + 0,40 et + 0,90 ; tableau 1). Les corrélations génétiques sont moyennes à fortes et négatives entre ces deux caractères de production d'œufs et le nombre de séries de ponte (entre - 0,88 et - 0,28 ; tableau 1). Néanmoins, pour la génération 1996/1997 de RI élevées en cage individuelle, Bednarczyk *et al.* (2000) ont estimé une corrélation génétique neutre (+ 0,05) et défavorable (+ 0,38) entre le nombre d'œufs pondus jusqu'à 38 semaines et, respectivement,

la longueur moyenne des séries de ponte et le nombre de séries de ponte. Les poules de cette génération avaient très bien pondu en début de carrière (en moyenne 113 œufs à 38 semaines) ce qui peut être à l'origine de l'observation de telles corrélations.

Dans l'ensemble, ces résultats suggèrent que sélectionner des poules qui ont fait des séries de ponte longues et un petit nombre de séries, donc peu de pauses, sur leur carrière permettrait d'augmenter indirectement la production d'œufs. C'est ce qui a été observé par Chen et Tixier-Boichard (2003). Ils ont étudié deux lignées naines de poules pondeuses à œufs bruns, avec ou sans le gène *cou nu*, et sélectionnées durant 16 générations sur la longueur moyenne des séries de ponte. Les auteurs de cette étude ont montré que sélectionner des poules avec une longueur moyenne des séries de ponte

plus élevée améliorerait la production d'œufs. Chen et Tixier-Boichard (2003) ont néanmoins estimé une corrélation génétique négative de - 0,21 entre la longueur moyenne des séries de ponte et le poids d'œuf (tableau 1). Sur une lignée de RI plus récente, Wolc *et al.* (2010) ont estimé des corrélations génétiques neutres entre les caractères de séries de ponte et les caractères de poids d'œuf (entre - 0,02 et + 0,05 ; tableau 1) et de poids des animaux (entre - 0,13 et + 0,12 ; tableau 1). Des études complémentaires sont nécessaires pour vérifier les relations génétiques qui existent entre les caractères de séries de ponte et les qualités d'œuf, sur des lignées à destination commerciale et élevées dans des systèmes alternatifs. Les effets d'une telle sélection sur le bien-être des poules devront aussi être évalués, la sélection sur la production d'œufs étant déjà associée à une augmentation des comportements

Tableau 1. Héritabilité des caractères de séries de ponte et corrélations génétiques (r_g) avec des critères de sélection. Corrélations génétiques : favorables – neutres – défavorables.

Race	Effectif	Âge (semaines)	Lumière	Héritabilité (SE)	r_g (SE) – critère	Référence	
Longueur moyenne des séries de ponte							
RI ¹	4 999	APO ⁴ -38	14L:10N	0,06/0,22 (0,03/0,07)	+ 0,05/+ 0,54	NO ⁵	Bednarczyk <i>et al.</i> (2000)
		APO ⁴ -64		0,15/0,34 (0,04/0,08)	+ 0,81/+ 0,90	NO ⁵	
RI ¹	1 980	22-40		0,25/0,26 (0,04/0,07)	+ 0,82 (0,05)	NO ⁵	Akbas <i>et al.</i> (2002)
					+ 0,04 (0,12)	PA ⁶	
RI ¹	272	20-70	16L:8N	0,25	+ 0,64	NO ⁵	Icken <i>et al.</i> (2008b)
RI ¹	4 122	APO ⁴ -64	14L:10N	0,23 (0,03)	+ 0,13	IP38 ⁷	Wolc <i>et al.</i> (2010)
					+ 0,04	PO ⁸	
					+ 0,12	PA ⁶	
RI ¹	23 809	APO ⁴ -90	16L:8N	0,31 (0,02)	+ 0,57 (0,03)	NO ⁵	Wolc <i>et al.</i> (2019)
WL ²	22 210			0,34 (0,02)	+ 0,61 (0,03)	NO ⁵	
PNB ³	7 979	APO ⁴ -42	16L:8N	0,41/0,42 (0,02)	+ 0,77 (0,02)	NO ⁵	Chen et Tixier-Boichard (2003) ¹⁰
					+ 0,86 (0,01)	IP ⁷	
					- 0,21 (0,03)	PO ⁸	
					- 0,06 (0,03)	PA ⁶	
Longueur maximale des séries de ponte							
RI ¹	4 999	APO ⁴ -38	14L:10N	0,03/0,14 (0,03/0,08)	+ 0,51/+ 0,58	NO ⁵	Bednarczyk <i>et al.</i> (2000)
		APO ⁴ -64		0,03/0,19 (0,03/0,07)	+ 0,79/+ 0,80	NO ⁵	
RI ¹	4 116	APO ⁴ -64	14L:10N	0,11 (0,02)	+ 0,40	IP38 ⁷	Wolc <i>et al.</i> (2010)
					- 0,13	PO ⁸	
					- 0,10	PA ⁶	
RI ¹	23 809	APO ⁴ -90	16L:8N	0,20 (0,01)	+ 0,61 (0,03)	NO ⁵	Wolc <i>et al.</i> (2019)
WL ²	22 210			0,29 (0,02)	+ 0,45 (0,03)	NO ⁵	
PNB ³	5 826	APO ⁴ -42	16L:8N	0,41 (0,02)	+ 0,77 (0,01)	IP ⁷	Chen et Tixier-Boichard (2003) ¹⁰
Nombre de séries de pontes							
RI ¹	4 999	APO ⁴ -38	14L:10N	0,07/0,26 (0,03/0,07)	- 0,43/+ 0,38	NO ⁵	Bednarczyk <i>et al.</i> (2000)
		APO ⁴ -64		0,16/0,34 (0,04/0,08)	- 0,88/- 0,74	NO ⁵	
RI ¹	1 980	22-40		0,33/0,40 (0,05/0,10)	- 0,79 (0,10)	NO ⁵	Akbas <i>et al.</i> (2002)
					- 0,06 (0,11)	PA ⁶	
RI ¹	272	20-70	16L:8N	0,15	- 0,53	NO ⁵	Icken <i>et al.</i> (2008b) ⁹
RI ¹	4 118	APO ⁴ -64	14L:10N	0,23 (0,04)	- 0,08	IP38 ⁷	Wolc <i>et al.</i> (2010)
					- 0,02	PO ⁸	
					- 0,13	PA ⁶	
RI ¹	23 809	APO ⁴ -90	16L:8N	0,42 (0,02)	- 0,55 (0,01)	NO ⁵	Wolc <i>et al.</i> (2019)
WL ²	22 210			0,41 (0,02)	- 0,28 (0,01)	NO ⁵	
PNB ³	5 826	APO ⁴ -42	16L:8N	0,46 (0,02)	- 0,54 (0,05)	IP ⁷	Chen et Tixier-Boichard (2003)

La lumière (L : durée d'éclairage (h) ; N : durée de la nuit (h)) et les erreurs standards (SE) sont précisées si elles sont mentionnées dans les études. Le « / » indique une gamme de variation entre les valeurs extrêmes.

¹RI : Rhode Island ; ²WL : White Leghorn ; ³PNB : poules pondeuses naines à œufs bruns ; ⁴APO : âge au premier œuf pondu ; ⁵NO : nombre d'œufs pondus ; ⁶PA : poids de l'animal ; ⁷IP : intensité de ponte mesurée sur la période indiquée dans la colonne âge ou de l'âge au premier œuf pondu jusqu'à 38 semaines (IP38) ; ⁸PO : poids d'œuf ; ⁹Poules élevées au sol dans un parc avec nids électroniques, cage individuelle pour les autres études ; ¹⁰Caractère normalisé (transformation Box-Cox ; Chen et Tixier-Boichard, 2003).

Tableau 2. Corrélations génétiques (r_g) entre les caractères de rythme de ponte.

Caractère A	Caractère B	$r_g(A - B)$	Référence
LSMoy ¹	LSMax ²	+ 0,88/+ 0,99	Bednarczyk <i>et al.</i> (2000) ; Chen et Tixier-Boichard (2003) ; Wolc <i>et al.</i> (2010) ; Wolc <i>et al.</i> (2019)
	NBS ³	- 0,99/- 0,83	Bednarczyk <i>et al.</i> (2000) ; Akbas <i>et al.</i> (2002) ; Chen et Tixier-Boichard (2003) ; Icken <i>et al.</i> (2008b) ; Wolc <i>et al.</i> (2010) ; Wolc <i>et al.</i> (2019)
	ITPMoy ⁴	- 0,57/- 0,56	Icken <i>et al.</i> (2008b) ; Wolc <i>et al.</i> (2010)
LSMax ²	NBS ³	- 0,98/- 0,74	Bednarczyk <i>et al.</i> (2000) ; Chen et Tixier-Boichard (2003) ; Wolc <i>et al.</i> (2010) ; Wolc <i>et al.</i> (2019)
	ITPMoy ⁴	- 0,32	Wolc <i>et al.</i> (2010)
NBS ³	ITPMoy ⁴	+ 0,54/+ 0,58	Icken <i>et al.</i> (2008b) ; Wolc <i>et al.</i> (2010)
ITPMoy ⁴	HPMoy ⁵	+ 0,51/+ 0,81	Yoo <i>et al.</i> (1988) ; Lillpers et Wilhelmson (1993a)

Le « / » indique une gamme de variation entre les valeurs extrêmes.

¹LSMoy : longueur moyenne des séries de ponte ; ²LSMax : longueur maximale des séries de ponte ; ³NBS : nombre de séries de ponte ; ⁴ITPMoy : intervalle de temps moyen entre pontes ; ⁵HPMoy : heure de ponte moyenne.

violents comme le picage ou le cannibalisme (Tixier-Boichard, 2020).

Wolc *et al.* (2019) ont aussi essayé de mieux comprendre l'architecture génétique des caractères de séries de ponte en étudiant la part de variance génétique expliquée par des fenêtres de 1Mb avec une GWAS (encadré 1). L'étude a permis d'identifier 4 QTL ayant un effet sur la longueur moyenne des séries de ponte (2 chez la RI situés sur les chromosomes 1 et 8 ; 2 chez la WL situés sur les chromosomes 6 et 18) ainsi que 2 QTL chez la WL ayant un effet sur la longueur maximale des séries de ponte, situés sur les chromosomes 2 et 6. Ces QTL expliquaient entre 1,00 et 3,95 % de la variance génétique de chaque caractère. Cinq QTL ayant un effet sur le nombre de séries de ponte (2 chez la RI situés sur les chromosomes 1 et 2 ; 3 chez la WL dont deux situés sur le chromosome 3 et un sur le chromosome 6), expliquant entre 1,18 et 7,07 % la variance génétique du caractère, ont aussi été identifiés. Les QTL étaient spécifiques à chaque lignée et caractère, à l'exception de celui situé sur le chromosome 6 (entre 28 et 29 Mb), ayant un effet sur la longueur moyenne et le nombre des séries de ponte chez la WL. Wolc *et al.* (2019) notent que 4 gènes situés au niveau des

QTL du nombre de séries de ponte sont impliqués dans la fonction de reproduction (NPVF, SRD5A2 et FOXO3) ou dans la perception de la lumière (NR2E1).

■ 4.2. L'intervalle de temps entre pontes et l'heure de ponte

Contrairement à la longueur et au nombre des séries de ponte, l'intervalle de temps entre pontes et l'heure de ponte sont plus difficiles à mesurer car ils nécessitent de connaître précisément l'heure de ponte des poules. L'utilisation de capteurs comme ceux des nids électroniques permet notamment de le faire (figure 2). L'ovulation se produit 15 à 45 min après la ponte de l'œuf précédant (Nys et Guyot, 2011). L'heure d'ovulation ne pouvant être déterminée facilement, c'est souvent l'intervalle de temps entre pontes, c'est-à-dire le temps séparant l'heure de ponte de deux jours de ponte consécutifs, qui est mesuré dans les études. L'intervalle de temps entre pontes est en moyenne compris entre 24 et 26 h (Lillpers et Wilhelmson, 1993a ; Chen *et al.*, 2007 ; Roy *et al.*, 2014). Une variabilité plus importante a néanmoins été observée pour ce caractère : sur environ 1 370 RI élevées en cage individuelle, Wolc *et al.* (2010) ont mesuré,

par poule, une moyenne minimale de l'intervalle de temps entre pontes de 21 h 02 ± 1 h 22 et une moyenne maximale de 27 h 17 ± 1 h 22. Chez certaines poules, l'ovulation peut se produire un peu avant la ponte de l'œuf précédant, ce qui peut expliquer des intervalles de temps entre pontes inférieurs à 24 h (Nys et Guyot, 2011). Sur des lots de 272 poules élevées au sol dans des parcs avec nids électroniques, Icken *et al.* (2008b) ont quant à eux observé un intervalle de temps moyen entre pontes de 24 h 06 ± 37 min pour un lot de RI et compris entre 24 h 05 ± 38 min et 24 h 10 ± 43 min pour trois lots de WL. En cage individuelle avec une durée d'éclairage d'au moins 15 h 15 par jour, l'intervalle de temps moyen entre pontes est fortement héritable (entre 0,42 et 0,66 ; tableau 3). Wolc *et al.* (2010) ont néanmoins observé une héritabilité plus faible pour ce caractère, 0,13, enregistré sur des poules soumises à un programme lumineux de 14 h de lumière et de 10 heures de nuit par jour. Icken *et al.* (2008b) ont également estimé une héritabilité faible, 0,09, sur un lot de 272 RI élevées au sol dans un parc avec nids électroniques.

En cage individuelle et pour un même programme lumineux, les RI pondent en moyenne 1 h plus tôt que les WL

(Lewis *et al.*, 1995 ; Tumova *et al.*, 2017). L'heure de ponte peut varier en fonction des conditions d'élevage et de la lignée. Icken *et al.* (2012) ont observé une différence plus importante au sol dans des parcs avec nids électroniques, sur des poules soumises à un programme lumineux classique de 16 h de lumière et 8 h de nuit par jour. Les RI atteignaient le pic de production en moyenne 3 h après l'allumage de la lumière alors que les WL l'atteignaient 6 h après l'allumage. Avec ce même programme lumineux, Lillpers et Wilhelmson (1993a) ont étudié deux lignées de race WL et une lignée de race RI élevées en cage individuelle. La lignée WL qui était sélectionnée sur la masse d'œuf et la lignée RI qui était sélectionnée sur la masse d'œuf et la consommation alimentaire pondaient en moyenne 6 h 30 ± 42 min et 5 h 30 ± 1 h après l'allumage, respectivement. L'heure de ponte moyenne pour ces deux lignées était fortement héritable (0,72 et 0,81 ; [tableau 3](#)). En revanche, l'héritabilité de ce caractère était de 0,19 pour la troisième lignée, une lignée WL sélectionnée sur le nombre d'œufs pondus et qui pondait en moyenne 5 h 36 ± 1 h après l'allumage. Pour une population de poules WL élevées en cage individuelle avec 15 h 25 de lumière par jour, Yoo *et al.* (1988) ont aussi mesuré une heure de ponte moyenne de 5 h 19 ± 1 h 13 après l'allumage et estimé une héritabilité comprise entre 0,43 et 0,57 pour ce caractère ([tableau 3](#)).

L'intervalle de temps entre pontes augmente significativement avec l'âge (Lillpers et Wilhelmson, 1993b) tout comme l'heure de ponte (Tumova et Gous, 2012 ; Tumova *et al.*, 2017). Les poules qui pondent le plus tard dans la journée ont une production d'œufs plus faible (Icken *et al.*, 2008b). Génétiquement, l'intervalle de temps moyen entre pontes est corrélé positivement avec l'heure de ponte moyenne, entre + 0,51 et + 0,81 ([tableau 2](#)). Des corrélations génétiques négatives moyennes à fortes ont aussi été estimées entre ces deux caractères et les caractères d'intensité de ponte et de nombre d'œufs pondus (entre - 0,97 et - 0,20 ; [tableau 3](#)), indiquant que la production d'œufs pourrait être augmentée en sélectionnant des poules avec un petit intervalle de temps moyen

entre pontes et qui pondent tôt dans la journée. Cependant, les corrélations génétiques étaient nulles à positives, entre - 0,04 et + 0,27, pour la lignée WL sélectionnée sur le nombre d'œufs pondus (Lillpers et Wilhelmson, 1993a ; [tableau 3](#)).

Les connaissances sur les relations phénotypiques et génétiques entre ces caractères temporels et les qualités d'œuf sont partielles. L'étude de la couleur de coquille de 150 RI a montré que les œufs pondus plus tard dans la journée étaient en moyenne plus clairs (Samiullah *et al.*, 2016). Les œufs pondus l'après-midi ont en moyenne un poids d'œuf plus faible (Tumova *et al.*, 2007). Les corrélations génétiques estimées en cage individuelle entre le poids d'œuf et les caractères d'intervalle de temps moyen entre pontes et d'heure de ponte moyenne (entre - 0,54 et + 0,38 ; [tableau 3](#)) varient beaucoup en fonction de l'étude et de la lignée rendant leur interprétation encore délicate. Ces corrélations génétiques doivent aussi être estimées en systèmes alternatifs.

■ 4.3. La durée des pauses

À l'échelle du lot, un ou plusieurs jours de pause par poule peuvent entraîner un déficit important du nombre d'œufs collectés puis commercialisés. Chez les espèces de volailles sauvages, l'arrêt de ponte à l'issue d'une série entraîne généralement la couvaison, comportement naturellement sélectionné pour leur survie (Guémené *et al.*, 2001). Ce comportement a presque totalement disparu dans les lignées de poules pondeuses commerciales actuelles. Roy *et al.* (2014) ont étudié une population de 1 216 poules WL élevées en cage individuelle avec un programme lumineux de 14 h de lumière et 10 h de nuit par jour jusqu'à 40 semaines. Ils ont observé que le nombre total de jours de pause était en moyenne de 23,67 pour un nombre de séries de ponte (équivalent au nombre de pauses) moyen de 12,69, soit environ 1,9 jours par pause. Pour des poules élevées au sol dans des parcs avec nids électroniques jusqu'à environ 70 semaines, Icken *et al.* (2012) ont relevé que les pauses de 1, 2 et 3 jours représentaient respectivement,

61 à 65 %, 16 à 20 % et 6 à 7 % des pauses. Les pauses supérieures à 4 jours apparaissent majoritairement durant une période d'infection du lot. Il est néanmoins nécessaire de différencier les pauses de un jour et les pauses de plusieurs jours. Les pauses de un jour sont liées au décalage du cycle de maturation folliculaire ([encadré 3](#)). Les mécanismes expliquant des pauses de plus de un jour sont mal connus et demandent encore à être étudiés dans l'objectif de pouvoir les réduire par une maîtrise de l'environnement ou par sélection. Notons toutefois que les pauses de deux jours pourraient être la conséquence d'un taux réduit de maturation folliculaire (Robinson *et al.*, 1990). La durée des pauses augmente avec l'âge (Robinson *et al.*, 1990) et des différences individuelles du contrôle hormonal de la reproduction pourraient expliquer comment certaines poules sont capables de maintenir une forte persistance de ponte contrairement à d'autres (Bain *et al.*, 2016). Le nombre de pauses est, par définition, similaire au nombre de séries de ponte, qui pourrait être exploité en sélection pour augmenter la production d'œufs (voir partie 4.1.).

Conclusion

L'enregistrement possible de caractères de comportement précédant la ponte et de comportement au nid en systèmes alternatifs offre des perspectives pour sélectionner les poules pondeuses contre la ponte hors nid. Avec des héritabilités souvent supérieures à la production d'œufs et des corrélations génétiques favorables, les caractères de rythme de ponte pourraient aussi être utilisés en sélection, dans l'objectif d'augmenter la production d'œufs par poule en systèmes alternatifs. Contrairement à la longueur et au nombre des séries de ponte, l'intervalle de temps entre pontes et l'heure de ponte semblent plus faciles à mesurer avec des nids électroniques car ils ne nécessitent pas de connaître le nombre total d'œufs pondus, qui dépend aussi du nombre d'œufs pondus hors nid (inconnu). La sélection sur l'heure de ponte moyenne pourrait néanmoins contribuer à réduire

Tableau 3. Héritabilité des caractères temporels de rythme de ponte et corrélations génétiques (r_g) avec des critères de sélection. Corrélations génétiques : favorables – neutres – défavorables.

Race	Effectif	Âge (semaines)	Lumière	Héritabilité (SE)	r_g (SE) – critère		Référence
Intervalle de temps moyen entre pontes							
RI ¹	272	20-70	16L:8N	0,09	- 0,29	NO ⁴	Icken <i>et al.</i> (2008b) ⁸
RI ¹	1 369	APO ³ -64	14L:10N	0,13 (0,05)	- 0,37	IP38 ⁵	Wolc <i>et al.</i> (2010)
					- 0,16	PO ⁶	
					0,10	PA ⁷	
RI ¹	158	31-51	16L:8N	0,42 (0,23)	- 0,62	NO ⁴	Lillpers et Wilhelmson (1993a)
					- 0,97	NO70 ⁴	
					- 0,04 et - 0,05	PO ⁶	
WL ²	155	31-51	16L:8N	0,52 (0,21)	+ 0,04	NO ⁴	
					+ 0,05	NO70 ⁴	
WL ²	158	31-51	16L:8N	0,55 (0,24)	- 0,18 et - 0,03	PO ⁶	
					- 0,92	NO70 ⁴	
WL ²	2 829	30-34	15h15L:8h45N	0,47/0,66 (0,05/0,10)	- 0,61 (0,07)	IP43 ⁵	Yoo <i>et al.</i> (1988)
					- 0,74 (0,05)	IP64 ⁵	
					+ 0,38 (0,05)	PO ⁶	
					+ 0,20 (0,05)	PA ⁷	
Heure de ponte moyenne							
RI ¹	158	31-51	16L:8N	0,72 (0,23)	- 0,20	NO ⁴	Lillpers et Wilhelmson (1993a)
					- 0,80	NO70 ⁴	
					- 0,36 et + 0,08	PO ⁶	
WL ²	155	31-51	16L:8N	0,19 (0,17)	+ 0,27	NO ⁴	
					- 0,04	NO70 ⁴	
WL ²	158	31-51	16L:8N	0,81 (0,20)	- 0,54 et - 0,53	PO ⁶	
					- 0,40	NO ⁴	
WL ²	2 829	30-34	15h15L:8h45N	0,43/0,57 (0,05/0,10)	- 0,74	NO70 ⁴	Yoo <i>et al.</i> (1988)
					+ 0,01 et + 0,03	PO ⁶	
					- 0,49 (0,08)	IP43 ⁵	
					- 0,66 (0,07)	IP64 ⁵	
WL ²	2 829	30-34	15h15L:8h45N	0,43/0,57 (0,05/0,10)	+ 0,20 (0,06)	PO ⁶	
					+ 0,00 (0,06)	PA ⁷	

La lumière (L : durée d'éclairage (h) ; N : durée de la nuit (h)) et les erreurs standards (SE) sont précisées si elles sont mentionnées dans les études. Le « / » indique une gamme de variation entre les valeurs extrêmes.

¹RI : Rhode Island ; ²WL : White Leghorn ; ³APO : âge au premier œuf pondu ; ⁴NO : nombre d'œufs pondus mesuré sur la période indiquée dans la colonne âge ou de l'âge au premier œuf pondu jusqu'à 70 semaines (NO70) ; ⁵IP : intensité de ponte mesurée de l'âge au premier œuf pondu jusqu'à 38, 43 ou 64 semaines ;

⁶PO : poids d'œuf ; ⁷PA : poids de l'animal ; ⁸Poules élevées au sol dans un parc avec nids électroniques, cage individuelle pour les autres études.

la variabilité de l'heure de ponte des lignées et ainsi l'heure d'accès au nid, augmentant la compétition et les risques de ponte hors nid. Des études complémentaires, notamment en systèmes alternatifs, sont nécessaires

pour mieux comprendre les relations entre les caractères de ponte et les qualités d'œuf, avant d'envisager de les intégrer dans les programmes de sélection. Les relations entre ces caractères et la résistance aux

pathogènes mais aussi le microbiote de la poule, la réponse au stress et les comportements sociaux, notamment les comportements d'agressivité et de dominance, sont à étudier pour s'assurer de ne pas les dégrader. La

précision des héritabilités et des corrélations génétiques des caractères de ponte en systèmes alternatifs doit être améliorée avec des mesures sur des effectifs de plus grande taille. L'étendue des interactions

génotype-environnement entre les systèmes nids individuels et nids collectifs mais aussi entre des environnements variés représentatifs des systèmes alternatifs (température, humidité, durée d'éclairage, accès ou

non à un parcours extérieur, alimentation...) doit également être estimée. Enfin, les conséquences sur les individus croisés, c'est-à-dire sur les poules commerciales issues de la sélection, devront être évaluées.

Références

- Akbas Y., Unver Y., Oguz I., Altan O., 2002. Comparison of different variance component estimation methods for genetic parameters of clutch pattern in laying hens. *Arch. Geflügelk.*, 66, 232-236.
- Appleby M.C., McRae H.E., 1986. The individual nest box as a super-stimulus for domestic hens. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 15, 169-176.
- Bain M.M., Nys Y., Dunn I.C., 2016. Increasing persistency in lay and stabilising egg quality in longer laying cycles. What are the challenges? *Br. Poult. Sci.*, 57, 330-338.
- Beaumont C., Calenge F., Chapuis H., Fablet J., Minvielle F., Tixier-Boichard M., 2010. Génétique de la qualité de l'œuf. In : Numéro spécial, Qualité de l'œuf. Nys Y. (Ed). INRA Prod. Anim., 23, 123-132.
- Bécot L., Bédère N., Burlot T., Coton J., Le Roy P., 2021. Nest acceptance, clutch, and oviposition traits are promising selection criteria to improve egg production in cage-free system. *PLOS ONE*, 16(5), e0251037.
- Bednarczyk M., Kieclzewski K., Szwaczkowski T., 2000. Genetic parameters of the traditional selection traits and some clutch traits in a commercial line of laying hens. *Arch. Geflügelk.*, 64, 129-133.
- Burel C., Cizuk P., Wiklund B.S., Kiessling A., 2002. Note on a method for individual recording of laying performance in groups of hens. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 77, 167-171.
- Chen C., Tixier-Boichard M., 2003. Correlated responses to long-term selection for clutch length in dwarf brown-egg layers carrying or not carrying the naked neck gene. *Poult. Sci.*, 82, 709-720.
- Chen C.F., Shiue Y.L., Yen C.J., Tang P.C., Chang H.C., Lee Y.P., 2007. Laying traits and underlying transcripts, expressed in the hypothalamus and pituitary gland that were associated with egg production variability in chickens. *Theriogenology*, 68, 1305-1315.
- Commission Européenne, 2021. Market situation for eggs. https://ec.europa.eu/info/food-farming-fisheries/animals-and-animal-products/animal-products/eggs_en
- Cooper J.J., Appleby M.C., 1996. Individual variation in prelaying behaviour and the incidence of floor eggs. *Br. Poult. Sci.*, 37, 245-253.
- Coudurier B., 2011. Contraintes et opportunités d'organisation de la sélection dans les filières porcine et avicole. In : Amélioration génétique. Mulsant P., Bodin L., Coudurier B., Deretz S., Le Roy P., Quillet E., Perez J.M. (Eds). INRA Prod. Anim., 24, 307-322.
- Directive 1999/74/CE du Conseil du 19 juillet 1999 établissant les normes minimales relatives à la protection des poules pondeuses. *Journal officiel n°L 203 du 03/08/1999*, 53-57.
- Duncan I.J.H., Savory C.J., Wood-Gush D.G.M., 1978. Observations on the reproductive behaviour of domestic fowl in the wild. *Appl. Anim. Ethol.*, 4, 29-42.
- England A., Ruhnke I., 2020. The influence of light of different wavelengths on laying hen production and egg quality. *World's Poult. Sci. J.*, 1-16.
- Guémené D., Kansaku N., Zadworny D., 2001. L'expression du comportement d'incubation chez la dinde et sa maîtrise en élevage. *INRA Prod. Anim.*, 14, 147-160.
- Gunnarsson S., 1999. Effect of rearing factors on the prevalence of floor eggs, cloacal cannibalism and feather pecking in commercial flocks of loose housed laying hens. *Br. Poult. Sci.*, 40, 12-18.
- Heil G., Simianer H., Dempfle L., 1990. Genetic and phenotypic variation in prelaying behavior of Leghorn hens kept in single cages. *Poult. Sci.*, 69, 1231-1235.
- Heinrich A., Icken W., Thurner S., Wendl G., Bernhardt H., Preisinger R., 2014. Nesting behavior - a comparison of single nest boxes and family nests. *Eur. Poult. Sci.*, 78, 1-15.
- Icken W., Cavero D., Schmutz M., Thurner S., Wendl G., Preisinger R., 2008a. Analysis of the free range behaviour of laying hens and the genetic and phenotypic relationships with laying performance. *Br. Poult. Sci.*, 49, 533-541.
- Icken W., Cavero D., Schmutz M., Thurner S., Wendl G., Preisinger R., 2008b. Analysis of the time interval within laying sequences in a transponder nest. *Proceedings 23th World's Poult. Congr. Brisbane, Australia*, 64, 231-234.
- Icken W., Cavero D., Thurner S., Schmutz M., Wendl G., Preisinger R., 2011. Relationship between time spent in the winter garden and shell colour in brown egg stock. *Arch. Geflügelk.*, 75, 145-150.
- Icken W., Cavero D., Schmutz M., Preisinger R., 2012. New phenotypes for new breeding goals in layers. *World's Poult. Sci. J.*, 68, 387-400.
- Icken W., Thurner S., Heinrich A., Kaiser A., Cavero D., Wendl G., Fries R., Schmutz M., Preisinger R., 2013. Higher precision level at individual laying performance tests in noncage housing systems. *Poult. Sci.*, 92, 2276-2282.
- ITAVI, 2019. Situation du marché des œufs et ovoproducts - édition novembre 2019. 11p.
- Johnson A.L., 2015. Ovarian follicle selection and granulosa cell differentiation. *Poult. Sci.*, 94, 781-785.
- Kruschwitz A., Zupan M., Buchwalder T., Huber-Eicher B., 2008. Nest preference of laying hens (*Gallus gallus domesticus*) and their motivation to exert themselves to gain nest access. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 112, 321-330.
- Lewis P.D., Perry G.C., Morris T.R., 1995. Effect of photoperiod on the mean oviposition time of two breeds of laying hen. *Br. Poult. Sci.*, 36, 33-37.
- Lewis P.D., Danisman R., Gous R.M., 2010. Photoperiods for broiler breeder females during the laying period. *Poult. Sci.*, 89, 108-114.
- Lillpers K., 1991. Genetic variation in the time of oviposition in the laying hen. *Br. Poult. Sci.*, 32, 303-312.
- Lillpers K., Wilhelmson M., 1993a. Genetic and phenotypic parameters for oviposition pattern traits in three selection lines of laying hens. *Br. Poult. Sci.*, 34, 297-308.
- Lillpers K., Wilhelmson M., 1993b. Age-dependent changes in oviposition pattern and egg production traits in the domestic hen. *Poult. Sci.*, 72, 2005-2011.
- Lundberg A., Keeling L.J., 1999. The impact of social factors on nesting in laying hens (*Gallus gallus domesticus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 64, 57-69.
- Marx G., Klein S., Weigend S., 2002. An automated nest box system for individual performance testing and parentage control in laying hens maintained in groups. *Arch. Geflügelk.*, 66, 141-144.
- Meijsser F.M., Hughes B.O., 1989. Comparative analysis of pre-laying behaviour in battery cages and in three alternative systems. *Br. Poult. Sci.*, 30, 747-760.
- Nys Y., Guyot N., 2011. Improving the safety and quality of eggs and egg products: volume 1: egg chemistry, production and consumption. In: 6 - Egg formation and chemistry. Elsevier, 83-132.
- Oliveira J.L., Xin H., Chai L., Millman S.T., 2019. Effects of litter floor access and inclusion of experienced hens in aviary housing on floor eggs, litter condition, air quality, and hen welfare. *Poult. Sci.*, 98, 1664-1677.
- Riber A.B., 2010. Development with age of nest box use and gregarious nesting in laying hens. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 123, 24-31.
- Robinson F.E., Hardin R.T., Robblee A.R., 1990. Reproductive senescence in domestic fowl: Effects on egg production, sequence length and inter-sequence pause length. *Br. Poult. Sci.*, 31, 871-879.

- Romé H., Le Roy P., 2016. Régions chromosomiques influençant les caractères de production et de qualité des œufs de poule. *INRA Prod. Anim.*, 29, 117-128.
- Roy B.G., Kataria M.C., Roy U., 2014. Study of oviposition pattern and clutch traits in a White Leghorn (WL) layer population. *IOSR J. Agric. Vet. Sci.*, 7, 59-67.
- Samiullah S., Roberts J., Chousalkar K., 2016. Oviposition time, flock age, and egg position in clutch in relation to brown eggshell color in laying hens. *Poult. Sci.*, 95, 2052-2057.
- Sauveur B., 1988. Reproduction des volailles et production d'œufs. INRA Éditions, Paris, France, 480p.
- Sauveur B., 1996. Photopériodisme et reproduction des oiseaux domestiques femelles. In: Numéro special, Photopériode et reproduction. *INRA Prod. Anim.*, 9, 25-34.
- Settar P., Arango J., Arthur J., 2006. Evidence of genetic variability for floor and nest egg laying behavior in floor pens. *Proc. 12th Eur. Poult. Conf. Verona, Italy*, 1-3.
- Sheppard K.C., Duncan I.J.H., 2011. Feeding motivation on the incidence of floor eggs and extraneously calcified eggs laid by broiler breeder hens. *Br. Poult. Sci.*, 52, 20-29.
- Sherwin C.M., Nicol C.J., 1993. A descriptive account of the pre-laying behaviour of hens housed individually in modified cages with nests. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 38, 49-60.
- Tahamtani F.M., Hinrichsen L.K., Riber A.B., 2018. Laying hens performing gregarious nesting show less pacing behaviour during the pre-laying period. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 202, 46-52.
- Turner S., Wendl G., Preisinger R., 2006. Funnel nest box: a system for automatic recording of individual performance and behaviour of laying hens in floor management. *Proc. 12th Eur. Poult. Conf. Verona, Italy*, 1-6.
- Tixier-Boichard M., 2020. From the jungle fowl to highly performing chickens: are we reaching limits? *World's Poult. Sci. J.*, 76, 2-17.
- Tumova E., Zita L., Hubeny M., Skrivan M., Ledvinka Z., 2007. The effect of oviposition time and genotype on egg quality characteristics in egg type hens. *Czech J. Anim. Sci.*, 52, 26-30.
- Tumova E., Gous R.M., 2012. Interaction of hen production type, age, and temperature on laying pattern and egg quality. *Poult. Sci.*, 91, 1269-1275.
- Tumova E., Uhlírova L., Tuma R., Chodova D., Machal L., 2017. Age related changes in laying pattern and egg weight of different laying hen genotypes. *Anim. Reprod. Sci.*, 183, 21-26.
- Van den Brand H., Sosef M.P., Lourens A., Van Harn J., 2016. Effects of floor eggs on hatchability and later life performance in broiler chickens. *Poult. Sci.*, 95, 1025-1032.
- Van den Oever A.C.M., Rodenburg T.B., Bolhuis J.E., Van de Ven L.J.F., Hasan Md.K., Van Aerle S.M.W., Kemp B., 2020. Relative preference for wooden nests affects nesting behaviour of broiler breeders. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 222, 1-7.
- Wall H., Tauson R., Elwinger K., 2004. Pop hole passages and welfare in furnished cages for laying hens. *Br. Poult. Sci.*, 45, 20-27.
- Wolc A., Bednarczyk M., Lisowski M., Szwaczkowski T., 2010. Genetic relationships among time of egg formation, clutch traits and traditional selection traits in laying hens. *J. Anim. Feed Sci.*, 19, 452-459.
- Wolc A., Jankowski T., Arango J., Settar P., Fulton J.E., O'Sullivan N.P., Dekkers J.C.M., 2019. Investigating the genetic determination of clutch traits in laying hens. *Poult. Sci.*, 98, 39-45.
- Wood-Gush D.G.M., Gilbert A.B., 1969. Oestrogen and the pre-laying behaviour of the domestic hen. *Anim. Behav.*, 17, 586-589.
- Yoo B.H., Sheldon B.L., Podger R.N., 1988. Genetic parameters for oviposition time and interval in a white leghorn population of recent commercial origin. *Br. Poult. Sci.*, 29, 627-637.
- Zupan M., Kruschwitz A., Buchwalder T., Huber-Eicher B., Stuhec I., 2008. Comparison of the prelaying behavior of nest layers and litter layers. *Poult. Sci.*, 87, 399-404.

Résumé

Les effectifs de poules pondeuses élevées dans des systèmes alternatifs à la cage augmentent en Europe. Dans ces systèmes, les poules évoluent librement dans des groupes de grande taille et doivent pondre dans des nids. Les sélectionneurs ont besoin de mesurer les performances de ponte individuelles des poules dans ces conditions très différentes de la cage. Pour cela, des nids électroniques ont été développés. Ces nids permettent de mesurer les critères de sélection classiques de production d'œufs et de qualité d'œuf, mais également de nouveaux caractères de ponte liés au comportement précédant la ponte et au comportement au nid. Les caractères de rythme de ponte des poules peuvent aussi être mesurés précisément grâce à l'enregistrement de l'heure de ponte. Les connaissances sur le déterminisme génétique de ces caractères de ponte, encore partielles, offrent d'ores et déjà des perspectives de sélection pour améliorer les performances de ponte dans ces systèmes d'élevage ainsi que la capacité d'adaptation des animaux et leur bien-être.

Abstract

Selection of hens on laying eggs in a cage-free system

The number of laying hens raised in cage-free systems has increased in Europe. In these breeding systems, hens live freely in large groups and must lay eggs in nests. Breeders need to measure the individual laying performance of hens under these very different cage conditions. To do so, electronic nests have been developed. These nests enable to measure regular selection criteria, i.e. egg production and egg quality traits, but also provide access to new egg-laying traits, related to pre-laying behavior and nesting behavior. Reproductive rhythm traits can also be measured precisely by recording the laying time. Although there is little knowledge of the genetic background of these egg-laying traits, there are already selection opportunities for increasing egg-laying performance in these breeding systems as well as improved adaptation capacity and welfare.

BÉCOT L., BÉDÈRE N., LE ROY P., 2021. Sélection sur la ponte des poules en systèmes alternatifs à la cage. *INRAE Prod. Anim.*, 34, 1-14.
<https://doi.org/10.20870/productions-animales.2021.34.1.4680>



Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY 4.0).

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.fr>

La citation comme l'utilisation de tout ou partie du contenu de cet article doit obligatoirement mentionner les auteurs, l'année de publication, le titre, le nom de la revue, le volume, les pages et le DOI en respectant les informations figurant ci-dessus.