



HAL
open science

Caractérisation et déterminisme génétique d'indicateurs de la robustesse chez le porc en croissance

Guillaume Lenoir

► **To cite this version:**

Guillaume Lenoir. Caractérisation et déterminisme génétique d'indicateurs de la robustesse chez le porc en croissance. Génétique animale. Université Paris-Saclay, 2023. Français. NNT : 2023UP-ASB001 . tel-04023725

HAL Id: tel-04023725

<https://pastel.hal.science/tel-04023725v1>

Submitted on 10 Mar 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Caractérisation et déterminisme génétique d'indicateurs de la robustesse chez le porc en croissance

*Characterisation and genetic determinism of robustness
indicators in fattening pigs*

Thèse de doctorat de l'université Paris-Saclay

École doctorale n°581 Agriculture, Alimentation, Biologie,
Environnement et Santé (ABIES)
Spécialité de doctorat : Génétique Animale
Graduate School : Biosphera. Référent : AgroParisTech

Thèse préparée dans les UMR **MoSAR** (Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech)
et **GenPhySE** (Université de Toulouse, INRAE, ENVT), sous la direction de **Rafael
MUÑOZ-TAMAYO**, Chargé de Recherche (HDR), le co-encadrement de **Nicolas
FRIGGENS**, Directeur de Recherche, et de **Ingrid DAVID**, Chargée de Recherche, et la
co-supervision de **Loïc FLATRES-GRALL**, Ingénieur

Thèse soutenue à Paris-Saclay, le 25 janvier 2023, par

Guillaume LENOIR

Composition du Jury

Membres du jury avec voix délibérative

Alexandre PERY ICPEF (HDR) Assimilé PR, AgroParisTech (Université Paris-Saclay)	Président
Marie-Pierre LETOURNEAU-MONTMINY Professeure Agrégée, Université Laval, Québec, Canada	Rapporteur & Examinatrice
Pascale LE ROY Directrice de Recherche, INRAE (centre Bretagne Normandie)	Rapporteur & Examinatrice
Alban BOUQUET Chercheur Post-Doctoral, QGGC, Aarhus University, Denmark	Examineur
Jean-Yves DOURMAD Ingénieur de Recherche, INRAE (centre Bretagne Normandie)	Examineur
Hélène GILBERT Directrice de Recherche, INRAE (centre Occitanie Toulouse)	Examinatrice

Titre : Caractérisation et déterminisme génétique d'indicateurs de la robustesse chez le porc en croissance

Mots clés : porc en croissance, robustesse, génétique, modélisation, élevage de précision

Résumé : Dans le contexte de réchauffement climatique et d'évolution des attentes sociétales, les animaux d'élevage, notamment les porcs, évoluent dans un environnement de plus en plus changeant et challengeant. La capacité d'un animal à faire face à ces changements tout en assurant l'expression de son potentiel de production peut être associée à sa robustesse. Cependant, l'évaluation de la robustesse chez les animaux d'élevages reste un sujet complexe. L'objectif de cette thèse est de caractériser la robustesse des porcs en engraissement au travers d'indicateurs et d'estimer leurs paramètres génétiques. Deux approches ont été étudiées de manière concomitante : une première dite « statique » et une seconde dite « dynamique ». L'approche statique s'est basée sur l'utilisation des phénotypes enregistrés en routine dans les fermes de sélection (observations, traitements médicamenteux ...) permettant de définir plusieurs indicateurs (R) associés à la robustesse.

L'approche dite « dynamique » a porté sur l'utilisation des données temporelles issues des automates d'alimentation. Sur la base de ces données et d'un modèle conceptuel d'allocation de l'énergie ingérée, la trajectoire du facteur d'allocation de l'énergie ingérée à la croissance a été modélisée par un modèle linéaire dynamique. Suivant une approche en deux étapes, la variance génétique et la variance génétique résiduelle, critère LSR, du facteur d'allocation ont été estimées. Le déterminisme génétique de ces critères R et LSR, associés à la robustesse, a été modélisé montrant des héritabilités faibles mais non nulles. Ces critères ont montré des corrélations favorables avec la croissance en engraissement et défavorables avec les critères d'efficacité alimentaire. Ces travaux permettent d'envisager la mise en place d'une sélection afin d'améliorer la robustesse chez les porcs en croissance.

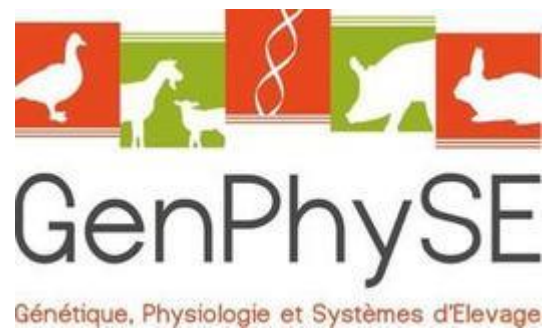
Title: Characterisation and genetic determinism of robustness indicators in fattening pigs

Keywords: growing pig, robustness, genetic, modelling, precision livestock farming

Abstract: In the context of global warming and changing societal expectations, livestock, especially pigs, evolve in an increasingly changing and challenging environment. The ability of an animal to cope with these changes while ensuring the expression of its production potential can be associated with its robustness. However, the evaluation of robustness in farm animals remains a complex subject. The objective of this thesis is to characterize the robustness of fattening pigs through indicators and to estimate their genetic parameters. Two approaches were studied: a first named "static" and a second named "dynamic". The static approach was based on the use of phenotypes recorded routinely on selection farms in order to define several indicators (R) related to pigs' robustness.

The "dynamic" approach focused on the use of time-series data recorded from automatic feeders. Based on these data and a conceptual energetic allocation model, the trajectory of the energetic allocation coefficient to growth was modelled by a dynamic linear model. Following a two-step modelling approach, the genetic variance and the genetic variance of the residual, trait LSR, of the allocation coefficient were estimated. The genetic determinism of traits R and LSR, associated to robustness, were modelled showing low but non-zero heritabilities. These traits showed favourable correlations with fattening growth and unfavourable with feed efficiency traits. This work makes it possible to consider a selection to improve robustness in growing pigs.

Ce projet de thèse a été financé par l'entreprise de sélection porcine AXIOM, dans le cadre d'une convention CIFRE avec le soutien de l'Agence Nationale de la Recherche et de la Technologie (convention n° 2019 / 0705). Il a réalisé au sein des UMR MoSAR et GenPhySE.



Remerciements

Je souhaite tout d'abord remercier AXIOM pour avoir soutenu ce projet de thèse, et particulièrement son directeur général, Guillaume Naveau. Un grand merci à Michel Sourdioux qui m'a fait découvrir ce monde complexe et passionnant qu'est la génétique animale en 2007 lors de mon stage de fin d'étude et qui m'a proposé ce défi un peu fou de réaliser une thèse en 2018. Je tenais aussi à remercier aussi l'ensemble des équipes AXIOM, notamment les membres du service génétique, pour leurs apports et l'intérêt qu'ils ont porté à ce projet ainsi que leur compréhension et leur soutien dans les périodes plus chargées.

Merci à mes quatre encadrants qui m'ont accompagné au cours de ces trois années : Rafael Muñoz-Tamayo, Nicolas Friggens, Ingrid David et Loïc Flatres-Grall. Merci pour votre investissement, votre ouverture et votre curiosité dans ce projet pluridisciplinaire ainsi que pour tout ce que vous m'avez transmis. Tout en étant exigeants et rigoureux, vous avez su être bienveillants. J'espère que cette belle communauté perdurera au-delà de ce projet.

Je souhaite remercier les deux rapporteurs, Marie-Pierre Létourneau-Montminy et Pascale Le Roy, et les quatre examinateurs, Alban Bouquet, Jean-Yves Dourmad, Hélène Gilbert et Alexandre Pery, qui ont accepté d'évaluer ce travail de thèse et ont permis des échanges riches lors de la soutenance.

Merci aux membres de mon comité de suivi de thèse, Ines Adriaens, Mathilde Dupont-Nivet, Samuel Eon, Alice Hamard et Jaap van Milgen, pour vos conseils et vos remarques qui ont fait évoluer ce projet.

Je remercie également les équipes des unités MoSAR et GenPhySE pour avoir accepté de m'accueillir au cours de ce projet et pour les échanges que nous avons pu avoir aussi bien sur la robustesse, la modélisation... que sur des sujets divers et variés. Plus largement, je souhaite remercier l'ensemble des chercheurs, post-doctorants, doctorants, stagiaires... que j'ai pu côtoyer à diverses occasions et qui m'ont apporté de précieux conseils dans cette thèse mais ont aussi enrichi ma culture scientifique.

Avant d'avoir l'opportunité de réaliser cette thèse, j'ai travaillé pendant 11 années dans une entreprise de sélection cunicole, HYCOLE. Cette expérience m'a permis d'acquérir de nombreuses compétences et connaissances mais aussi de vivre de grandes aventures autour du monde. Je tenais tout naturellement à remercier mes anciens collègues, et particulièrement

Fabien Coisne, ainsi qu'Hervé Garreau d'INRAE, pour leur confiance et tous nos échanges pendant toutes ces années.

Ensuite, je souhaite remercier tout particulièrement les membres de ma famille et de ma belle-famille ainsi que mes amis qui m'ont soutenu dans la réalisation de ce projet, ont compris mes absences lors de certaines soirées et ont aussi joué les baby-sitters lors de la phase de rédaction. Merci d'avoir fait l'effort d'essayer de comprendre ce sujet obscur et de vous être déplacés en si grand nombre à ma soutenance. Merci à mes parents de nous avoir transmis à mon frère, Jocelin, et moi leur intérêt pour l'élevage et leur curiosité mais aussi le goût de l'effort et la volonté d'aller au bout sans jamais abandonner malgré la difficulté. Merci à vous, papa et Jocelin, de m'avoir soutenu dans cette aventure.

Et enfin, merci à Elodie, qui partage ma vie et me soutient, voire me supporte, depuis maintenant 13 ans. Tu as été mon premier soutien dans toutes les étapes de cette thèse sans jamais douter de mes capacités à atteindre cet objectif. Tu as toujours trouvé des solutions pour concilier, cette thèse, mes activités chez AXIOM, ton activité professionnelle riche et passionnante et nos deux garçons, Marc et Edouard. Merci à vous deux de m'avoir régulièrement rappelé qu'il y avait des choses plus importantes que « la thèse d'école de papa ».

Table des matières

Remerciements	I
Table des matières	III
Liste des tables	VI
Liste des figures	VII
Liste des abréviations	X
Valorisations	XI
Chapitre 1. Introduction générale	1
1.1 Un contexte de production incertain et de nouveaux défis pour les filières animales.....	1
1.2 Les conséquences d'une sélection sur la productivité.....	2
1.3 Quelle approche de la robustesse ?.....	4
1.3.1 Définition à l'échelle d'un animal d'élevage	4
1.3.2 Les perturbations environnementales du porc en engraissement	5
1.4 Quels enjeux pour la sélection génétique porcine ?	7
1.4.1 L'expression du potentiel de production en conditions sous-optimales	8
1.4.2 Des critères de fitness associés à la robustesse	9
1.4.3 La sensibilité à l'environnement	10
1.5 Les apports des données temporelles	11
1.6 Le projet de thèse.....	12
Chapitre 2. Indicateurs de la robustesse basés sur des données collectées en routine en élevage	16
Chapitre 3. Allocation des ressources et robustesse	41
3.1 L'acquisition et l'allocation des ressources	42
3.1.1 L'approche théorique	42
3.1.2 Les compromis ou « trade-offs » dans l'allocation	45
3.1.3 L'allocation dans le contexte de la sélection artificielle	47
3.1.4 Quel lien entre robustesse et allocation ?	49
3.2 Le porc en croissance.....	49
3.2.1 L'ingestion.....	50
3.2.2 L'énergie disponible.....	51
3.2.3 Les besoins énergétiques	52
3.2.4 INRAPorc® : une approche de modélisation de la croissance chez le porc.....	52

3.3	Approche conceptuelle de l'acquisition et d'allocation de l'énergie.....	53
3.3.1	<i>Le contexte de l'étude</i>	54
3.3.2	<i>Le modèle conceptuel : l'acquisition</i>	55
3.3.3	<i>Le modèle conceptuel : l'allocation</i>	56
3.3.4	<i>Les hypothèses et les perspectives</i>	59
Chapitre 4.	Acquisition et validation des données	61
4.1	Les données brutes.....	62
4.2	Validation et correction des données	63
4.2.1	<i>Validation et correction à l'échelle de la visite</i>	63
4.2.2	<i>Validation et correction à l'échelle de la journée</i>	67
4.2.3	<i>Estimation des mesures de BWit et FIit manquantes</i>	69
4.2.4	<i>Bilan et perspectives</i>	72
Chapitre 5.	Vers la modélisation de l'allocation de l'énergie à la croissance	74
5.1	Quelles approches de modélisation ?	74
5.2	Caractériser la robustesse à l'aide d'une modélisation univariée : ingestion ou croissance	76
5.2.1	<i>Etudes de cas</i>	76
5.2.2	<i>Quantifier les impacts des perturbations sur la croissance des porcs</i>	80
5.2.3	<i>Bilan des approches univariées</i>	82
5.3	Approches de modélisation multivariées combinant ingestion et croissance.....	83
5.3.1	<i>Etudes de cas</i>	83
5.3.2	<i>Essais de modélisations déterministe et boîte noire</i>	85
5.4	Les modèles linéaires dynamiques (DLM)	87
5.4.1	<i>Les modèles linéaires dynamiques</i>	87
5.4.2	<i>Construction d'un DLM afin de caractériser l'allocation de l'énergie à la croissance</i>	88
5.4.3	<i>Bilan et perspectives sur la modélisation de l'allocation</i>	100
Chapitre 6.	Caractériser la robustesse à partir de l'allocation énergétique.....	101
6.1	Article 1 : Vers la caractérisation de la robustesse basée sur la dynamique de l'allocation énergétique chez les porcs en croissance.....	102
6.2	Article 2 : Démêler la dynamique de l'allocation énergétique pour caractériser la robustesse des porcs en engraissement.....	109
6.3	Bilan des indicateurs VA et LSR	134

Chapitre 7. Conclusion générale et perspectives	136
7.1 Approches « statique » vs « dynamique »	136
7.2 Environnements de phénotypage :	139
7.2.1 <i>L'identification des perturbations</i>	139
7.2.2 <i>Diversifier les environnements de phénotypage</i>	140
7.3 Modélisation de l'acquisition et de l'allocation des ressources	142
7.3.1 <i>Perspectives d'ajout de mesures supplémentaires</i>	142
7.3.2 <i>Quelle stratégie sur l'acquisition ?</i>	143
7.4 La science ouverte et la recherche multidisciplinaire	144
Références	146
Annexes	158
Annexe 1 – Communication aux 55èmes Journées de la Recherche Porcine, 2023	158

Liste des tables

Table 2.1 Description of robustness traits studied.....	25
Table 2.2 Descriptive statistics (Mean and SD: standard deviation) for ABC and production traits for each line ² and significance level of difference (P).....	28
Table 2.3 Estimates of heritability (h^2), fattening group effect ratio (b^2), common litter effect (c^2) and phenotypic variance (V_p) for the traits recorded (\pm standard error) for each line ²	30
Table 2.4 Estimates of genetic correlations ($r^2_a \pm$ standard error) between robustness traits (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain line (Pie).....	31
Table 2.5 Estimates of genetic correlations ($r^2_a \pm$ standard error) between robustness traits (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain NN line (Pie NN).	31
Table Appendix 2.1 List of individuals observations performed during the individual test...	38
Tableau 4.1 Statistiques descriptives des visites journalières des 7161 porcs Piétrain NN.....	68
Tableau 5.1 Les différences entre les approches dites « boîte blanche » et « boîte noire » d'après Muñoz-Tamayo (2021).	76
Table 5.2 Specifications Table	93
Table 5.3 Descriptive statistics (Mean, Minimum, Maximum and SD: standard deviation) of the variables recorded or estimated on fattening pigs	96
Table 6.1.1. Descriptive statistics (Mean and SD: standard deviation), heritability ($h^2 \pm$ standard error) for studied traits and genetic correlations ($r^2_a \pm$ standard error) of mean of α_t (MA) and variance of α_t (VA) with studied traits.....	107
Table 6.2.1 Descriptive statistics of the variables recorded or estimated on fattening pigs	119
Table 6.2.2 Estimates of heritability (h^2), common litter effect ratio (c^2), permanent environmental effect ratio (p^2) and phenotypic variance (V_p) for the traits recorded (\pm standard error).....	121
Table 6.2.3 Estimates of genetic correlations ($r^2_a \pm$ standard error) between robustness trait (LSR) and production traits.....	122
Appendix 6.2.1. List of individuals observations performed during the individual test from Lenoir <i>et al.</i> (2022a).	133

Liste des figures

Figure 1.1 Dynamique de réponse d'un animal à une perturbation d'après Sauvart et Martin (2010)	7
Figure 1.2 Objectif de sélection de la lignée Piétrain NN AXIOM (source : AXIOM, 2022).....	13
Figure 1.3 Schématisation des axes du projet de la thèse	14
Figure 2.1 Distribution of modalities for the 3 robustness traits (R1, R2 and R3) for the Pie and Pie NN lines. Pie= Piétrain Français ; Pie NN= Piétrain NN Français free from halothane-sensitivity	28
Figure Appendix 2.2 Estimates of genetic correlations (r^2_a) between robustness (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain line (Pie).....	39
Figure Appendix 2.3 Estimates of genetic correlations (r^2_a) between robustness (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain NN line (Pie NN).....	40
Figure 3.1 Modèle du tonneau représentant l'équilibre énergétique d'un organisme d'après Rauw (2009) adapté de Weiner (1992).....	42
Figure 3.2 Modèles d'allocation des ressources d'après Friggens et van der Waaij (2009)...	43
Figure 3.3 Exemple d'allocation de l'énergie ingérée (Mcal/jour) entre la fonction de production laitière et les fonctions non-productives (entretien et gain de poids) chez la vache laitière, d'après Friggens <i>et al.</i> (2017)	44
Figure 3.4 Exemple d'allocation de l'énergie ingérée (Mcal/jour) entre la fonction de production laitière et les fonctions non-productives (entretien et gain de poids) chez la vache laitière selon trois niveaux d'ingestion différents, d'après Friggens <i>et al.</i> (2017)	45
Figure 3.5 Impacts d'une sélection pour une augmentation donnée de la productivité sur l'énergie allouée à l'entretien et à l'activité (<i>energy allocated to maintenance and activity</i> ; Douhard <i>et al.</i> , 2021).....	48
Figure 3.6 Effet de la température ambiante sur l'ingestion volontaire d'aliment chez le porc à différentes valeurs de poids vif (Quiniou <i>et al.</i> , 2000)	51
Figure 3.7 Utilisation de l'énergie ingérée chez un porc en croissance et composantes de l'efficacité alimentaire d'après Le Sciellour (2019).....	51
Figure 3.8 Représentation de l'allocation de l'énergie chez le porc en croissance dans INRAPorc® d'après Van Milgen <i>et al.</i> (2005)	53
Figure 3.9 Protocole de contrôle des animaux en station.....	54
Figure 3.10 Distributeur automatique de concentré (DAC) Nedap PPT (Nedap N.V.; Groenlo, the Netherlands)	55
Figure 3.11 Modèle d'acquisition des ressources chez le porc en engraissement	56
Figure 3.12 Modèle d'allocation des ressources chez le porc en engraissement	57
Figure 3.13 Modèle simplifié d'acquisition et d'allocation des ressources chez le porc en croissance	59

- Figure 4.1** Schéma de fonctionnement d'un DAC. Le DAC est équipé de deux pesons : un premier permet de mesurer le poids d'aliment dans l'auge, le second de mesurer le poids de l'animal. L'identification se fait à l'aide de la puce RFID de l'animal. (Source : Nedap N.V., Groenlo, The Netherlands)..... 61
- Figure 4.2** Représentations du poids (g) mesuré à chaque visite en fonction de l'âge en lignée Piétrain NN. Le graphique a) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données avant la réalisation des étapes 1 et 2 soit 4716956 visites avec une pesée non nulle. Le graphique b) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données après la réalisation des étapes 1 et 2 soit 4094171 visites avec une pesée non nulle..... 64
- Figure 4.3** Système de bat-flancs réglables permettant d'adapter la largeur du DAC au gabarit des animaux (Source : Nedap N.V., Groenlo, The Netherlands). 64
- Figure 4.4** Représentation du poids ($POIDS_t; g$) à chaque visite en fonction du jour de contrôle ($JOUR_t; j$) pour l'animal 41TFM20190P089. Le graphique a) représente les mesures brutes et le graphique b) les mesures après réalisation de l'étape 2..... 65
- Figure 4.5** Représentations de l'ingestion (g) mesurée à chaque visite en fonction de la durée de présence dans le DAC (s) en lignée Piétrain NN. Le graphique a) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données avant la réalisation des étapes 3 et 4 soit 4716956 visites avec une durée non nulle. Le graphique b) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données après la réalisation des étapes 3 et 4 soit 4702730 visites avec une durée non nulle..... 66
- Figure 4.6** Ingestion d'aliment (g) en fonction de la durée de présence dans le DAC (s)..... 67
- Figure 4.7** Evolution de l'ingestion (g) d'un porc en croissance ayant perdu son transpondeur pendant 4 jours en fonction de la date. Rond bleu : ingestion journalière mesurée ; courbe continue : ingestion journalière prédite à l'aide de la régression loess ; croix rouge : ingestion journalière estimée à l'aide de la régression loess. 70
- Figure 4.8** Représentation du poids (g) en fonction de l'âge (j) pour l'ensemble des 457510 jours de mesures du jeu de données Piétrain NN. Un point de mesure correspond à la médiane des poids mesurés pour animal i à un âge t 70
- Figure 4.9** Représentation de l'ingestion alimentaire (g) en fonction de l'âge (j) pour l'ensemble des 457510 jours de mesures du jeu de données Piétrain NN. Un point de mesure correspond à la médiane des poids mesurés pour animal i à un âge t 71
- Figure 4.10** Evolution du poids (g) par jour de contrôle (nombre de jours depuis le transfert en salle d'engraissement) des 14 animaux du DAC n°11 de la bande 202117..... 71
- Figure 4.11** Représentation de l'ingestion alimentaire (g) en fonction du poids (g) pour l'ensemble des 457510 jours de mesures du jeu de données Piétrain NN. Un point de mesure correspond à la médiane des poids mesurés pour animal i à un âge t 72
- Figure 5.1** Représentation schématique d'un modèle dit boîte noire. 75

Figure 5.2 Ingestion journalière (daily feed intake) d'un porc et résultats de la modélisation de Nguyen-Ba <i>et al.</i> (2020a) en fonction de l'âge de l'animal. Les cercles gris correspondent aux observations, la ligne noire pointillée à l'ingestion journalière théorique et la ligne continue à l'ingestion journalière modélisée. La perturbation a entraîné une réduction immédiate de l'ingestion journalière simulée, qui a été contrecarrée par les mécanismes de résilience du porc. Une fois la perturbation terminée, le porc a consommé plus d'aliments que l'ingestion théorique.	78
Figure 5.3 Exemple de de l'écart quadratique moyen (RMSE) de l'ingestion alimentaire (A ; Feed Intake) et de la durée d'ingestion (B ; Duration) comme mesures de la résilience en fonction de l'âge pour un animal donné (Putz <i>et al.</i> , 2019).	79
Figure 5.4 Comparaison entre les trajectoires observées (ligne bleue) et les trajectoires non perturbées de deux porcs Piétrain (A et B). Weight : poids de l'animal en kg ; Age : âge de l'animal en jours ; Les cercles bleus représentent le poids médian mesuré par jour (Revilla <i>et al.</i> , 2022).	82
Figure 5.5 Comparaison entre la trajectoire estimée à partir des paramètres et les observations pour le poids vif (kg) de l'énergie nette ingérée cumulée (MJ) pour un cochon à partir du modèle proposé par Strathe <i>et al.</i> (2009).	85
Figure 5.6 Evolution de l'ingestion énergétique (EI) et de la quantité d'énergie allouée à l'entretien (MR) par jour de contrôle en MJ/j chez un porc en croissance.	90
Figure 5.7 Dynamics of cumulative weight gain (CW_t) of cumulative net energy available ($CNEA_{t-1}$) and of allocation factors (α_t) estimated dynamic linear model over the testing period for fattening pig #26.	97
Figure 5.8 Dynamics of cumulative weight gain (CW_t) of cumulative net energy available ($CNEA_{t-1}$) and of allocation factors (α_t) estimated dynamic linear model over the testing period for fattening pig #90.	98
Figure 5.9 Schéma de traitement des données des DAC pour l'estimation du coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance.	100
Figure 6.2.1 Conceptual model of resource allocation in growing pig. In red : Variables recorded by AFS	116
Figure 6.2.2 Example of two dynamic trajectories of the allocation coefficients α_t during the whole fattening period for two animals: smoothed with DLM model (orange line) and its prediction from RR model (blue dotted line).	120
Figure 6.2.3 Changes of heritability (h^2_{ki} ; blue) and permanent environmental (p^2_{ki} ; yellow) estimates for energetic allocation coefficient α_t over age in days under the RR model using Legendre orthogonal polynomials. Shaded area: 95% confidence interval.	120
Figure 6.2.4. Distribution of percentages of pigs that can be selected (Selectable), that didn't receive any antibiotic or anti-inflammatory injection (No injection) or that were "Selectable" without receiving any antibiotic or anti-inflammatory injection during the testing period (Selectable without injection) depending on their estimated breeding value for robustness indicator (LSR) quartile. Q1: pigs with lowest EBV LSR values, i.e., higher robustness genetic potential; Q4: pigs with highest EBV LSR values, i.e., lower robustness genetic potential. Bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$)	123

Liste des abréviations

- α_t : coefficient journalier d'allocation de l'énergie à la croissance (kg/MJ EN)
- ABC : aire entre les courbes (Area Between the Curves)
- BE : Besoins d'Entretien
- BLUP : Best Linear Unbiased Prediction
- CMJ / DFI : Consommation Moyenne Journalière (g/j)
- CMJR / RFI : Consommation Moyenne Journalière Résiduelle (g/j)
- DAC : Distributeur Automatique de Concentrés
- EM : Energie Métabolisable (MJ)
- EN : Energie Nette (MJ)
- GxE : Interaction Génotype – Environnement
- GMQ / ADG : Gain Moyen Quotidien (g/j)
- h^2 : héritabilité
- IC : Indice de Consommation (kg/kg)
- L100 / BF100 : épaisseur de lard dorsal estimée à 100kg (mm)
- LSR : logarithmique du carré des résidus de α_t , indicateur de robustesse
- MA : moyenne de α_t pour un individu (kg/MJ)
- PEE / IBW : poids à l'entrée en engraissement (kg)
- PM : Poids Métabolique (kg)
- PV : Poids Vif (kg)
- R1 : critère de robustesse 1 discriminant les animaux présents de ceux absents lors du contrôle individuel
- R2 : critère de robustesse 2 discriminant les animaux sélectionnables de ceux non sélectionnables à l'issue du contrôle individuel
- R3 : critère de robustesse 3 discriminant au sein des animaux sélectionnables du critère R2 ceux qui ont reçu une injection médicamenteuse de ceux qui n'en ont pas reçu.
- RFID : puce radio-identification (Radio Frequency IDentification)
- r^2_a : corrélation génétique
- X5100 / LD100 : épaisseur du muscle *longissimus dorsi* estimée à 100kg (mm)
- VA : variance de α_t pour un individu (kg²/MJ²)
- VG : Valeur Génétique

Valorisations

Publications

Revilla M., **Lenoir G.**, Flatres-Grall L., Muñoz-Tamayo R., and Friggens N.C. (2022). Quantifying growth perturbations over the fattening period in swine via mathematical modelling. *Peer Community Journal*, 2(e9), <https://doi.org/10.24072/pcjournal.82>

Lenoir G., Flatres-Grall L., Friggens N.C., and David I. (2022). Robustness scores in fattening pigs based on routinely collected phenotypes: determination and genetic parameters. *Journal of Animal Science*, 100(5), skac157, <https://doi.org/10.1093/jas/skac157>

Lenoir G., Kashefifard K., Chesnet C., Flatres-Grall L., and Muñoz-Tamayo R. (2022). Dynamic data of body weight and feed intake in fattening pigs, and the determination of energetic allocation factors using a dynamic linear model. *Animal – Open Space*, 1(1), 100014, <https://doi.org/10.1016/j.anopes.2022.100014>

Lenoir G., Flatres-Grall L., Muñoz-Tamayo R., David I., and Friggens N.C. (2022). Disentangling the dynamics of energy allocation to provide a proxy of robustness in fattening pigs. *bioRxiv*, 2022.10.19.512827, <https://doi.org/10.1101/2022.10.19.512827>
Manuscrit soumis à *Genetics Selection Evolution* en octobre 2022.

Communications orales

Lenoir G., Flatres-Grall L., Muñoz-Tamayo R., Friggens N.C., and David I. (2021). Robustness scores in pigs estimated from routine phenotypes: definition and genetic parameters. 72nd *Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (EAAP)*, Davos, Switzerland.

Lenoir G., Muñoz-Tamayo R., Flatres-Grall L., David I., and Friggens N.C. (2022). Towards the characterisation of animal robustness by dynamic energy allocation indicators in fattening pigs. 12th *World Congress Applied to Livestock Production (WCGALP)*, Rotterdam, The Netherlands. <https://hal.inrae.fr/hal-03725117>

Lenoir G., Friggens N.C., Flatres-Grall L., Muñoz-Tamayo R., and David I. (2023). Etude génétique de critères statiques et dynamiques de la robustesse chez le porc en engraissement. 55^{emes} *Journées de la Recherche Porcine*, Saint-Malo, France.

Chapitre 1. Introduction générale

1.1 Un contexte de production incertain et de nouveaux défis pour les filières animales

Les filières de productions animales évoluent aujourd'hui dans un environnement changeant rapidement et de plus en plus challengeant remettant en cause leur durabilité. La filière porcine française n'échappe pas à cette situation et doit faire face à de nouvelles contraintes environnementales et sociétales.

A l'échelle mondiale, le changement climatique est un phénomène ayant un impact direct sur les conditions d'élevage des animaux, au travers de l'augmentation du nombre et de la durée des vagues de chaleur (Hansen *et al.*, 2012; Renaudeau et Dourmad, 2022) et un impact indirect sur la disponibilité, le coût et la qualité des matières premières nécessaires à leur alimentation (Renaudeau et Dourmad, 2022). L'augmentation de la fréquence et de l'intensité des phénomènes météorologiques extrêmes tend à réduire la disponibilité des ressources agricoles, à augmenter la volatilité des prix et à détériorer la sécurité alimentaire (FAO, 2018). De plus, l'évolution rapide des conditions climatiques augmente le risque de dispersion de pathogènes exotiques ou l'apparition de nouveaux pathogènes (Yatoo *et al.*, 2012). L'instabilité des conditions de production s'inscrit dans un contexte d'accroissement de la population mondiale et par conséquent d'augmentation de la consommation de protéines d'origine animale (Rauw *et al.*, 2020). Cette situation entraîne des conflits d'usages des ressources entre alimentations humaines et animales, sur l'accès aux surfaces cultivables et aux matières premières notamment (van Zanten *et al.*, 2018). Dans le futur, ces changements fragiliseront la production porcine européenne, entraînant une baisse des performances et une hausse des coûts de production (Renaudeau et Dourmad, 2022).

En parallèle à l'échelle européenne, et notamment en France, la pression sociétale sur le « manger plus sain » ainsi que la prise en compte des problématiques de santé publique associées à l'antibiorésistance ont fait évoluer les modes d'élevages des porcs, entraînant une diminution de l'usage des antibiotiques. En effet, en France entre 2012 et 2016, l'indicateur d'exposition des animaux aux antibiotiques (ALEA) a baissé de 41% chez le porc (Hémonic *et*

al., 2019), traduisant d'importants changements dans les pratiques d'élevages. L'amélioration de la viabilité des animaux au cours des différentes phases d'élevages est aussi nécessaire afin de répondre aux questions portant sur la bien-être animale ainsi qu'aux attentes économiques des opérateurs. Plus généralement, l'élevage est confronté à une crise de légitimité environnementale et sociétale, remettant en cause plus d'un demi-siècle de développement agricole (Peyraud *et al.*, 2020).

1.2 Les conséquences d'une sélection sur la productivité

Depuis les années 1960, l'intensification de l'élevage a permis d'augmenter considérablement le potentiel de productivité et d'efficacité des animaux d'élevage. A l'échelle de la sélection porcine française, les gains cumulés de prolificité ont été, entre 1975 et 2015, de plus de 4 et de 5 porcelets nés vivants pour les races Landrace et Large-White, respectivement (Bidanel *et al.*, 2020). Sur la même période, les gains d'efficacité alimentaire, évaluée par l'indice de consommation (IC), sont de l'ordre de 0,5 point dans ces deux races (Bidanel *et al.*, 2020). De même entre 1980 et 2015, le nombre de porcs vendus par truie présente dans les élevages de production est passé de 15,1 porcs / an à 22,9 porcs / an (Renaudeau et Dourmad, 2022). En Europe et aux Etats-Unis, l'IC des porcs issus des croisements terminaux est passé de 3,3 à 2,6 kg/kg entre 1975 et 2010 (Knap et Wang, 2012). Ces mêmes tendances ont été observées chez les autres animaux de rente. Par exemple entre 1957 et 2005, le poids à 56 jours des poulets de chair d'une lignée commerciale a été pratiquement multiplié par cinq, passant de 0,905 kg à 4,202 kg (Zuidhof *et al.*, 2014). La production laitière annuelle des vaches Holstein nord-américaine a été multipliée par cinq au cours des 100 dernières années, passant d'environ 2000 kg/an dans les années 1920 à plus de 10000 kg/an aujourd'hui (Miglior *et al.*, 2017). Ces gains ont été permis à la fois par la sélection génétique et par l'adaptation des conditions d'élevage au potentiel génétique des animaux : qualité de l'alimentation, bâtiments, management... Finalement, ces stratégies ont permis d'améliorer significativement la production de protéines animales à un coût abordable pour nourrir une population mondiale croissante (Garnett *et al.*, 2013).

Cependant, l'orientation des objectifs de sélection vers la productivité et l'intensification des conditions d'élevage ont eu des impacts défavorables sur d'autres fonctions physiologiques, du fait de corrélations génétiques défavorables (Rauw *et al.*, 1998), et dont les effets sont de plus en plus visibles avec l'accumulation du progrès génétique. Selon la théorie d'allocation

des ressources, les ressources disponibles sont limitées et utilisées en priorité pour une fonction au détriment d'autres fonctions, l'animal ne pouvant maximiser l'expression de chaque fonction biologique (Stearns, 1992). Par exemple, une maximisation de la fonction de croissance ou de production de lait se fera au détriment d'autres fonctions comme l'immunité ou la reproduction. Van der Most *et al.* (2011) ont en effet mis en avant les conséquences négatives de la sélection pour améliorer la croissance des poulets de chair sur leur immunité. Chez la vache laitière, l'augmentation significative de la production laitière par lactation a provoqué une diminution de la fertilité et de la longévité ainsi qu'une augmentation de l'apparition de problèmes métaboliques et locomoteurs (Hansen, 2000; Lucy, 2001). Chez le porc, cette situation est moins marquée. L'augmentation significative de la productivité numérique et de la production laitière des truies ne semblent pas avoir eu d'effets sur leur longévité (Dourmad *et al.*, 2010). Toutefois, l'augmentation de la prolificité des truies a eu un impact défavorable sur les chances de survie du porcelet entre la naissance et le sevrage, notamment du fait d'une corrélation génétique défavorable entre ces critères (Knol *et al.*, 2022). De plus, Dourmad *et al.* (2010) se sont interrogés sur l'impact de la sélection sur la croissance, sur la capacité d'adaptation des porcs à des challenges immunitaires ou à des situations de stress. Même si la relation est mal établie, il semble y avoir un lien entre une sélection pour l'amélioration de la croissance ou le développement musculaire de la carcasse et l'augmentation du risque d'ostéochondrose chez le porc (Dourmad *et al.*, 2010).

Dans les élevages de sélection, l'expression du potentiel génétique des animaux a été permise par la maîtrise des conditions d'environnements dans lesquels ils vivent en minimisant les effets des perturbations (Knap, 2005; Friggens *et al.*, 2017). Ces stratégies de sélection et l'élevage dans des conditions favorables ont tendu à réduire l'expression des fonctions associées à la robustesse des animaux permettant de faire face aux diverses perturbations (survie, immunité...), étant donné que ces fonctions étaient peu sollicitées (Friggens *et al.*, 2017). Depuis le début des années 2000, les entreprises de sélection ont intégré dans leurs objectifs de sélection de nouveaux critères en lien avec la mortalité, la résistance aux maladies, la fertilité ou bien la longévité reproductive, afin de corriger ces problématiques (Knap, 2005; Berghof *et al.*, 2019b; Knap et Doeschl-Wilson, 2020). Comme les conditions de production sont et seront de plus en plus changeantes et défavorables à l'expression du potentiel des animaux, la sélection sur ce type de critères n'est probablement pas suffisante pour identifier les animaux les plus aptes à s'adapter à ces défis. Face à cette situation, les acteurs des filières animales,

dont les entreprises de sélection, doivent évoluer afin d'assurer la sécurité alimentaire des populations en quantité et en qualité tout en garantissant leur pérennité économique face à ces nouveaux défis environnementaux et sociétaux.

1.3 Quelle approche de la robustesse ?

Ces changements systémiques profonds impliquent que les animaux d'élevage doivent pouvoir s'adapter à une variabilité de conditions d'élevage de plus en plus importante tout en maintenant un haut niveau de performances. Il est possible d'associer cette capacité à s'adapter à un environnement dégradé ou changeant au concept de robustesse des animaux.

1.3.1 Définition à l'échelle d'un animal d'élevage

Il n'existe aujourd'hui pas de réel consensus sur la définition de la robustesse ainsi que sur les méthodes pour la phénotyper notamment du fait que ce terme est utilisé dans un large panel de disciplines, des statistiques à la caractérisation des écosystèmes en passant par l'ingénierie avec des finalités différentes. A l'échelle de l'animal d'élevage, plusieurs auteurs ont proposé des définitions proches. Dans le contexte de la sélection porcine, Knap (2005) la définit comme « *la capacité à combiner un haut potentiel de production avec la résilience aux perturbations environnementales, permettant l'expression de ce potentiel de production sans problème associé dans une large gamme de conditions environnementales* ». Le maintien d'un haut potentiel de production est associé à un ou plusieurs phénotype(s) d'intérêt, tels que la croissance, l'efficacité alimentaire ou le dépôt musculaire, en lien avec les attentes économiques des acteurs de l'élevage. Friggens *et al.* (2017) ont proposé une vision plus large et associent la robustesse à « *la capacité d'un animal face à des contraintes environnementales à réaliser les différentes actions qu'il doit mener afin de favoriser sa future capacité à se reproduire* ». Chez le porc en engraissement, favoriser sa future capacité à se reproduire inclut sa capacité à survivre, à ne pas être réformé prématurément et à exprimer une croissance suffisante pour atteindre son poids à maturité. Les différents auteurs associent donc la robustesse à la réaction d'un animal face à un changement de l'environnement dans lequel il évolue. En revanche, ils divergent sur la prise en compte d'une ou plusieurs fonctions biologiques, le phénotype d'intérêt ou l'animal dans son ensemble, et sur le pas de temps considéré notamment en intégrant ou non la capacité future à transmettre ses gènes.

La définition proposée par (Knap, 2005) intègre le concept de résilience. Selon le contexte, la résilience peut avoir plusieurs définitions, dont certaines sont proches de la robustesse. Berghof *et al.* (2019b) la définissent, sur la base du travail de Colditz et Hine (2016), comme la capacité d'un animal à être affecté au minimum par une perturbation ou à revenir à son état initial d'avant la perturbation. Plus généralement, la résilience reflète la capacité d'un système à maintenir des fonctions spécifiques face au changement (Scheffer *et al.*, 2018).

Dans le contexte de la sélection porcine, la définition proposée par Knap (2005) semble appropriée car elle intègre l'objectif de maintien, voire d'amélioration, du potentiel de production des porcs face aux perturbations environnementales mais aussi dans une large gamme de conditions d'élevage. Cette gamme de conditions d'élevage va des environnements optimaux que l'on peut retrouver dans les fermes de sélection, permettant l'expression du potentiel génétique, à une large gamme d'environnements sous-optimaux de certaines fermes de production.

Dans une approche génétique, ce lien entre l'animal et l'environnement dans lequel il évolue ne peut pas être dissocié du concept d'interaction génotype – milieu ou environnement (GxE). La présence de cette interaction signifie que l'effet d'une variation du milieu sur l'expression d'un phénotype est différente selon le génotype de l'individu (Falconer et Mackay, 1996). Dans un modèle quantitatif, la valeur phénotypique d'un individu (P) n'est plus uniquement déterminée par la somme entre les effets génétiques (G) et environnementaux (E) mais intègre aussi l'effet de l'interaction (I_{GE}). Une hypothèse est que l'interaction GxE est associée à l'existence de gènes qui contrôlent la sensibilité aux variations environnementales (Bodin *et al.*, 2010).

1.3.2 Les perturbations environnementales du porc en engraissement

En France, 95% des porcs sont élevés en bâtiments fermés sur caillebotis (INAPORC, 2022) permettant ainsi une maîtrise des conditions d'ambiance et sanitaires. Les conditions environnementales dans lesquelles vivent ces animaux peuvent être définies par plusieurs composantes, notamment la température, la surface disponible, la qualité de l'air, la pression des différents pathogènes, la qualité et l'accessibilité de l'aliment (Hermesch *et al.*, 2015). Les animaux sont tout de même confrontés à des perturbations ou stress. Phocas *et al.* (2014) ont identifié deux types d'événements : d'une part des perturbations chroniques ou permanentes, pouvant être liées à un environnement sous-optimal (densité d'élevage, qualité de

l'alimentation, climat...) et d'autre part des perturbations aiguës ou ponctuelles (manipulations, vague de chaleur, comportement...). Berghof *et al.* (2019b), d'après Falconer et Mackay (1996), ont quant à eux proposés un découpage à plusieurs échelles environnementales : macro et micro.

- Les perturbations macro-environnementales affectent l'ensemble d'un groupe d'individus ou d'une population, on peut citer notamment la température ambiante ou une pression sanitaire. Elles sont plutôt limitées et maîtrisées dans les élevages conventionnels.
- Les perturbations micro-environnementales touchent quant à elles un nombre limité d'individus au sein du groupe ou de la population. Elles peuvent être associées notamment aux interactions sociales, à l'accès à l'alimentation ou à l'eau au sein d'un groupe. Elles sont en revanche plus fréquentes, de durées variables et plus difficiles à identifier. Elles peuvent être associées aux micro-variations de l'environnement : changements marginaux de la température ou de l'alimentation (Bodin *et al.*, 2010).

Une des difficultés majeures dans les conditions d'élevages non-expérimentales est d'être capable d'identifier les types de perturbations rencontrées par l'animal ainsi que les périodes auxquelles elles interviennent durant la phase d'élevage et le niveau d'intensité ressenti par chaque individu (Sauvant et Martin, 2010). Une des possibilités pour caractériser l'environnement est de se baser sur les performances moyennes d'un groupe d'animaux élevés dans les mêmes conditions et durant la même période (Hermesch *et al.*, 2015), par exemple les porcs de la même bande de testage. L'absence d'identification des perturbations tend à sélectionner les animaux selon une approche boîte noire (Putz *et al.*, 2019).

Dans les fermes de sélection, les conditions d'environnement tendent à être optimisées afin de permettre la pleine expression du potentiel génétique mais aussi de garantir la qualité sanitaire des reproducteurs. Cette situation pose la question de la représentativité des milieux de sélection (Knap, 2005). Dans ce contexte, il semble donc préférable de sélectionner les animaux dans des conditions proches des conditions d'élevage standards afin que les candidats à la sélection soient confrontés à des perturbations proches de celles rencontrées sur le terrain (Le Roy *et al.*, 2019).

Conceptuellement, l'impact de ces perturbations peut être interprété comme des contraintes modifiant le fonctionnement du système qu'est l'animal. D'un point de vue dynamique, la trajectoire sur laquelle il se trouve, exprimée par un critère de production, l'ingestion ou bien

l'expression d'une fonction biologique, est modifiée. Sauvant et Martin (2010) ont résumé la dynamique de réponse d'un individu, et plus largement d'un système, en plusieurs étapes (figure 1.1). Après une période d'incubation à la suite de la perturbation (étape 1), la trajectoire de l'animal est impactée. L'amplitude de la réponse décrit la sensibilité de l'individu à la perturbation, c'est la phase de résistance (étape 2). Ensuite, l'animal s'adapte à cette perturbation et tend à revenir vers sa trajectoire initiale, c'est la phase de résilience (étape 3). La réponse adaptative peut prendre plusieurs formes (Sauvant et Martin, 2010) : rigide, élastique, flexible ou plastique (figure 1.1) Dans le cas des animaux d'élevage, deux types de profils peuvent être distingués : des animaux élastiques, capables de retrouver leur trajectoire initiale dans un temps limité, et des animaux résistants, capables de maintenir leur trajectoire jusqu'à une éventuelle rupture. En lien avec ces deux profils élastiques ou rigides, une analogie est couramment faite : celle du roseau et du chêne (Friggens *et al.*, 2022). Le roseau, représentant un animal élastique, il plie facilement face aux rafales de vent mais revient à sa position initiale une fois la rafale terminée. Le chêne, représentant un animal résistant ou rigide, il ne plie pas mais résiste face au vent. En l'état actuel des connaissances, nous ne pouvons pas définir s'il l'une ou l'autre de ces deux stratégies est la plus adaptée. Ce choix dépend principalement du pas de temps considéré et du coût biologique associé.

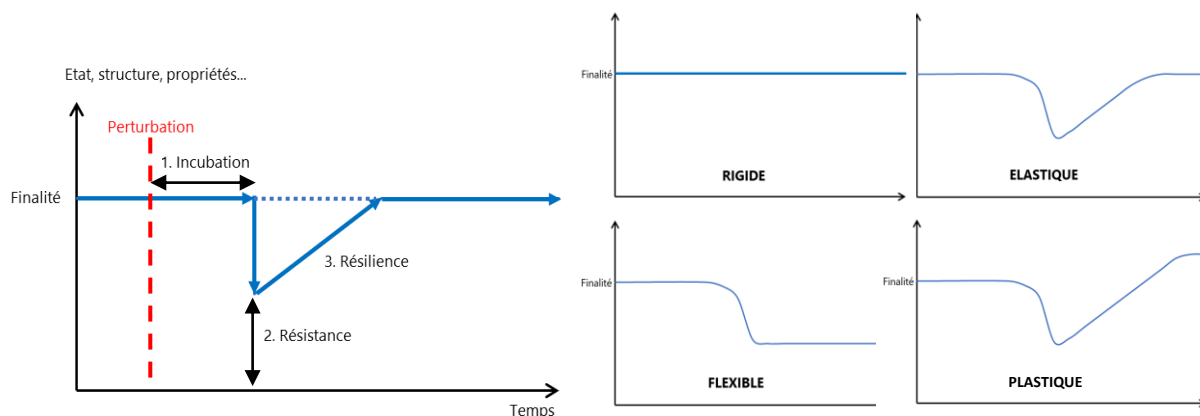


Figure 1.1 Dynamique de réponse d'un animal à une perturbation d'après Sauvant et Martin (2010).

1.4 Quels enjeux pour la sélection génétique porcine ?

De manière synthétique, l'objectif est de transférer la maîtrise des effets de l'environnement gérée par le système de production à la maîtrise de ces effets par l'animal lui-même (Bodin *et al.*, 2010). Pour atteindre cet objectif, un des moyens est d'améliorer les capacités de l'animal

par la sélection génétique. L'avantage d'intégrer un ou des critères de robustesse dans les objectifs de sélection, plutôt que par une gestion de l'environnement d'élevage, est que les gains réalisés se transmettent et s'accumulent au cours des générations (Berghof *et al.*, 2019b). La dualité est de pouvoir combiner la sélection de la robustesse avec les critères de production. En effet, les éleveurs souhaitent à la fois des animaux plus robustes sans compromettre les critères déjà sélectionnés (Knap, 2005). La sélection pour l'amélioration de la robustesse nécessite d'être en mesure de quantifier et d'évaluer de manière objective la valeur de robustesse de chaque individu. Cette quantification est d'autant plus difficile qu'elle est associée à un concept complexe associant l'animal et les effets de l'environnement dans lequel il évolue, il n'existe donc pas une seule mesure de la robustesse. Elle peut être évaluée par un ou des critères approchés, appelés aussi proxy. L'association de plusieurs critères peut permettre d'évaluer les différentes composantes associées à la robustesse. Afin de déterminer l'importance de chaque composante, il est nécessaire d'avoir une définition claire de l'environnement de sélection (Friggens *et al.*, 2017) et notamment des perturbations majeures rencontrées : stress thermique, disponibilité alimentaire, pression sanitaire... Depuis une vingtaine d'années, plusieurs études ont proposé diverses approches du phénotypage et de sélection de la robustesse.

1.4.1 L'expression du potentiel de production en conditions sous-optimales

La sélection des porcs dans des conditions environnementales relativement favorables permet une expression optimale du potentiel de production mais ne permet pas d'évaluer leur capacité à faire face à des perturbations. Une première approche peut donc être basée sur l'expression du niveau de production en conditions sous-optimales, par exemple l'élevage des porcs en conditions tropicales (Gourdine *et al.*, 2017) ou bien de challenge sanitaire tel que le syndrome dysgénésique et respiratoire du porc (Little *et al.*, 2019). Cette démarche peut être motivée par le fait que, d'une part, la valeur économique est prépondérante dans les choix des acteurs et que, d'autre part, ce sont parfois les seules mesures disponibles à l'échelle de l'individu. Cette approche qui peut être restreinte à un seul caractère n'est pas totalement satisfaisante pour caractériser la robustesse car elle n'englobe pas l'ensemble du système biologique. En effet, elle ne prend pas en compte les mécanismes adaptatifs qui ont un coût biologique et impactent d'autres performances et fonctions (Friggens *et al.*, 2017).

1.4.2 Des critères de fitness associés à la robustesse

Une autre méthode consiste en l'ajout de nouveaux critères notamment associés à la survie, la longévité, ou la reproduction dans les objectifs de sélection, nécessitant la réalisation de mesures à large échelle. Par le passé, ces critères de fitness ont été ignorés des objectifs de sélection, notamment chez la vache laitière, du fait de leur faible héritabilité ou de leur difficulté à être mesurés (Goddard, 2009).

Dans le cas des truies reproductrices, Knap (2005) propose plusieurs critères pouvant être combinés afin de caractériser leur robustesse, notamment en associant la survie des porcelets à la naissance et durant la lactation avec la durée de la carrière reproductive des truies. La réduction du poids de la truie à maturité peut aussi être associée à une amélioration de la robustesse. En effet, lorsque les conditions environnementales sont défavorables, les truies avec un poids à maturité plus élevé sont défavorisées du fait de leurs besoins nutritionnels et de logements plus élevés (Amer *et al.*, 2014). D'un autre côté, la sélection pour la vitesse de croissance des porcs jusqu'à leur poids d'abattage tend à augmenter leur poids à maturité (Hermesch *et al.*, 2010). Sur ce point, il y a une opposition entre une amélioration de la robustesse chez la truie et une attente économique des filières. Pour les porcs en engraissement, les critères associés à la survie et à la résistance aux maladies semblent intéressants (Knap, 2005). A l'échelle de la vie d'un animal, Friggens *et al.* (2017) estiment que la longévité productive est un critère synthétique qui aujourd'hui se rapproche le plus du concept de robustesse.

D'autre part, l'amélioration de la robustesse par la sélection peut être associée à l'amélioration de la résistance à une maladie spécifique ou de la résistance globale aux maladies. De nombreuses approches ont été testées mettant en avant un déterminisme génétique faible mais non nul, comme la sélection sur la résistance aux troubles non-spécifiques chez le lapin (Gunia *et al.*, 2018), la réponse immunitaire chez le porc (Flori *et al.*, 2011) ou bien la résistance aux mammites chez la vache laitière (Rupp, 2000). Sur l'approche de la résistance spécifique à un agent pathogène, l'amélioration génétique n'est pas nécessairement associée à une amélioration de la résistance générale de l'individu, voire entraîne une sensibilité accrue à d'autres pathogènes ou une adaptation du pathogène ciblé rendant les progrès réalisés inefficaces (Le Roy *et al.*, 2019). Les caractères de santé ne captent pas totalement la robustesse de l'animal mais plutôt la résistance aux maladies, appelée aussi résilience aux maladies (Mulder et Rashidi, 2017).

D'autres études ou entreprises de sélection ont abordé le phénotypage et l'amélioration de la robustesse ou de la résilience sous l'angle de l'amélioration de la conformation des animaux, notamment au travers de la qualité des aplombs (DanBred, 2019).

1.4.3 La sensibilité à l'environnement

L'évaluation de la robustesse au travers de l'évaluation de la sensibilité à l'environnement est associée au concept d'interactions GxE. Une réduction de la sensibilité à l'environnement, ou canalisation, peut être associée à une amélioration de la robustesse (Knap, 2005; Bodin *et al.*, 2010). Afin de quantifier la sensibilité à l'environnement, plusieurs approches de modélisation ont été proposées : les modèles multi-caractères, les modèles de normes de réaction et les modèles structuraux (Bodin *et al.*, 2010).

Dans l'approche des modèles multi-caractères, un phénotype qui est exprimé dans deux environnements différents est considérée comme deux caractères différents dans la modélisation. Pour un phénotype donné, l'individu a une valeur génétique (VG) pour chaque environnement évalué. Cette approche est applicable lorsque le nombre d'environnements est limité (Bodin *et al.*, 2010) et suppose une expression différente des gènes dans différents environnements (Falconer et Mackay, 1996).

Les modèles de normes de réaction sont des modèles permettant de décrire la gamme des phénotypes produits par un même génotype dans des conditions environnementales différentes (Frelin, 2012). Ces modèles sont basés sur une régression du caractère d'intérêt sur un descripteur de l'environnement continu (index d'humidité, gradient de température...) ou non-continu (élevage, dureté du milieu...). Les valeurs génétiques issues de ces modèles pour chaque individu sont la valeur moyenne et la pente, caractérisant la sensibilité à l'environnement, du phénotype d'intérêt (Bodin *et al.*, 2010). Une pente plus élevée signifie que l'animal a une plus forte sensibilité à l'environnement et donc une plus faible robustesse (Knap, 2005). Cette approche nécessite une description claire des environnements des élevages. Elle semble plus adaptée pour évaluer la sensibilité macro-environnementale caractérisant l'impact des macro-perturbations (Berghof *et al.*, 2019b).

Les modèles structuraux de la variance sont plus adaptés lorsque les milieux et leurs variations ne sont pas identifiés (Bodin *et al.*, 2010), c'est le cas des micro-perturbations. Ces modèles permettent de décomposer le niveau des performances et leur variabilité. D'après Bodin *et al.* (2010), dans ces modèles, les interactions GxE sont évaluées par une seule valeur génétique

caractérisant la variabilité des performances d'un génotype dans différents milieux et/ou dans le temps. Cette valeur génétique permet de caractériser la sensibilité micro-environnementale (Berghof *et al.*, 2019b).

Une problématique majeure à l'utilisation des modèles de normes de réaction ou structuraux jusqu'au début des années 2010 était liée à la capacité de collecter et traiter les données nécessaires à leur mise en œuvre (Knap, 2009).

1.5 Les apports des données temporelles

Depuis une vingtaine d'années, les élevages européens sont de plus en plus automatisés. Ces équipements permettent à la fois la réduction de la pénibilité des tâches, un suivi individualisé des animaux ou d'un groupe et la maîtrise de l'environnement de l'élevage. On peut citer parmi ces équipements à titre d'exemple : les robots de traite chez les vaches laitières, les distributeurs automatiques de concentrés chez les porcs ou bien les systèmes de pesées chez les volailles. Ces systèmes permettent d'enregistrer des variables de manière continue avec une fréquence importante à l'échelle de l'individu (poids, ingestion, production de lait, comptages cellulaires, vitesse d'ingestion...). Récemment, plusieurs travaux ont mis en avant l'intérêt de leur utilisation dans la construction d'indicateurs de résilience et in-fine dans la possibilité de les sélectionner, chez le porc (Putz *et al.*, 2019; Revilla *et al.*, 2022), chez la vache laitière (Poppe *et al.*, 2020) ou bien chez la poule pondeuse (Bedere *et al.*, 2022). Une partie de ces études se base sur l'analyse des déviations du caractère entre une trajectoire potentielle et la trajectoire réalisée de l'individu (Nguyen-Ba *et al.*, 2020a; Revilla *et al.*, 2022), avec ou sans détection des perturbations. Une problématique rencontrée dans ces approches est la définition et la modélisation de cette trajectoire potentielle à l'échelle de l'individu. Dans certaines études, les perturbations sont connues et impactent l'ensemble des individus au même moment, tel que le sevrage chez le porc (Revilla *et al.*, 2019) ou les pathologies présentes dans l'élevage (Putz *et al.*, 2019). Dans d'autres projets, les animaux subissent des micro-perturbations dans différents types qui ne sont pas détectables.

D'autres études se sont basées sur l'analyse de la variabilité de la trajectoire du caractère étudié au cours du temps au travers de différents indicateurs (log de la variance, autocorrélation et asymétrie des résidus ; Putz *et al.*, 2019; Cheng *et al.*, 2020; Poppe *et al.*, 2020; Bedere *et al.*, 2022; Bierman *et al.*, 2022). Ces approches partent du postulat que les animaux les moins robustes ou résilients auront des variations plus importantes de leur trajectoire suite à des

perturbations (variance des résidus) et un délai de retour à leur trajectoire initiale plus élevé (autocorrélation des résidus ; Berghof *et al.*, 2019b). Ces études montrent des héritabilités faibles à moyennes pour ces différents critères, de 0,02 à 0,26. Ces travaux apportent une contribution substantielle au phénotypage de la résilience mais se concentrent principalement sur la variabilité d'un phénotype associé à la production. Ils ne prennent pas directement en compte les compromis potentiels dans l'allocation des ressources disponibles entre la production et d'autres fonctions. Des modèles d'allocation des ressources adaptés aux animaux d'élevage ont été proposés, notamment par Friggens et van der Waaij (2009), mais n'ont pas été à notre connaissance exploités dans l'objectif de phénotyper la robustesse des animaux. Afin de développer des phénotypes fiables, il est nécessaire de collecter ces données temporelles sur un nombre important d'animaux, avec une fréquence suffisamment élevée afin de capter les variations liées aux modifications de l'environnement et sur une période assez longue (Berghof *et al.*, 2019b). La condition majeure est que les indicateurs retenus doivent être informatifs de la résilience ou de la robustesse des individus (Berghof *et al.*, 2019b).

1.6 Le projet de thèse

Ces évolutions de l'environnement et des enjeux de la production porcine ont provoqué en 2018 au sein d'AXIOM, entreprise de sélection porcine française (www.axiom-genetics.com), un questionnement sur la pertinence d'intégrer un ou des critères d'évaluation de la robustesse dans les objectifs de sélection de ses races. Sur la base de cette réflexion, ce projet de thèse a été construit dans le but de **développer des indicateurs de la robustesse chez le porc en phase d'engraissement dans les lignées paternelles et d'évaluer leur déterminisme génétique** selon deux approches complémentaires :

- Une première approche dite « statique », basée sur l'utilisation des phénotypes enregistrés en routine dans les fermes de sélection AXIOM ;
- Une seconde approche dite « dynamique », basée sur l'utilisation des données longitudinales collectées par les automates d'alimentation de la station de testage AXIOM, afin notamment de caractériser l'allocation des ressources.

Le choix de se concentrer sur des lignées paternelles AXIOM s'est basé sur l'hypothèse que ces lignées ont été plus fragilisées par une sélection orientée depuis plusieurs décennies sur les critères de production (qualité de carcasse, croissance et efficacité alimentaire ; Bidanel *et al.*, 2020) et par conséquent un besoin plus fort d'amélioration des critères de robustesse.

L'objectif de sélection de la lignée Piétrain NN AXIOM, sur laquelle porte principalement ce travail, illustre cette stratégie orientée sur l'amélioration du potentiel de production (figure 1.2).

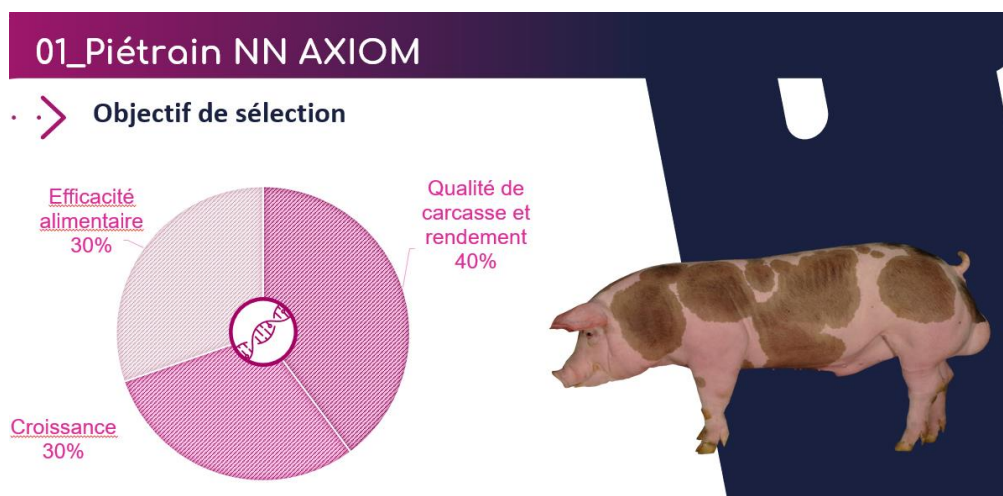


Figure 1.2 Objectif de sélection de la lignée Piétrain NN AXIOM (source : AXIOM, 2022)

Au-delà du besoin de l'entreprise de sélection, la thématique de la modélisation de l'allocation des ressources dans le but de caractériser la robustesse des porcs en engraissement présente un enjeu scientifique important. En effet, les approches proposées jusqu'à ce jour se basent majoritairement sur l'analyse temporelle de la trajectoire d'un phénotype de production ou de l'acquisition des ressources.

Afin de répondre à ces attentes, ce projet a été organisé autour de quatre axes complémentaires (figure 1.3).

- **Axe 1 : application du concept de robustesse en conditions de production.** Dans ce premier axe, l'objectif a été de définir un ou plusieurs indicateurs de robustesse permettant d'évaluer le succès d'un animal à sa phase d'engraissement à partir des informations enregistrées en routine et d'estimer leurs paramètres génétiques. La finalité de cet axe était de proposer des indicateurs facilement interprétables et permettant la validation d'indicateurs « plus conceptuels » issus des étapes de modélisation.
- **Axe 2 : les « mécanismes » de la robustesse chez le porc.** Les notions d'acquisition et d'allocation des ressources chez les animaux d'élevage ont été largement conceptualisées. Sur la base des travaux déjà réalisés, l'objectif a été de construire un modèle conceptuel d'acquisition et d'allocation de l'énergie chez le porc en engraissement adapté au contexte de la thèse. La finalité était de proposer des

hypothèses associées à l'impact des perturbations sur ce modèle d'acquisition et d'allocation.

- **Axe 3 : modélisation « data driven ».** Les distributeurs automatiques de concentrés (DAC) utilisés en phase d'engraissement au sein de la station de testage permettent d'enregistrer de manière dynamique le poids et l'ingestion alimentaire de chaque individu. Ce troisième axe a consisté en l'acquisition et la validation des données issues des DAC dans un premier temps. Dans un deuxième temps, des travaux de modélisation de la dynamique d'allocation de l'énergie à la croissance de chaque individu ont été réalisés en lien avec les concepts proposés dans l'axe 2.
- **Axe 4 : phénotyper la robustesse.** Ce dernier axe a consisté à construire un ou des indicateurs(s) de la robustesse de chaque porc en engraissement en s'appuyant sur la modélisation de l'allocation de l'énergie à la croissance développée dans l'axe 3. La finalité était d'estimer les paramètres génétiques de ces indicateurs et d'évaluer leur pertinence dans le phénotypage de la robustesse comparativement à l'approche dite « statique ».

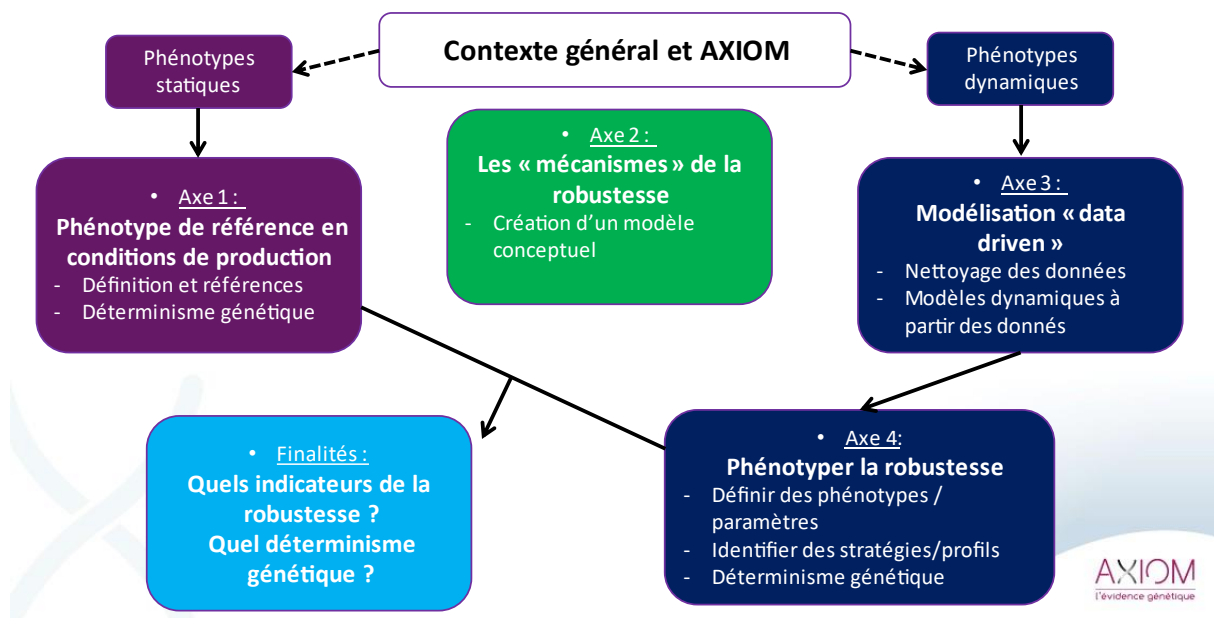


Figure 1.3 Schématisation des axes du projet de la thèse

Du fait du caractère multidisciplinaire de cette thèse, ce manuscrit ne suit pas une organisation classique mais est structuré autour de ces quatre axes au travers de sept chapitres. Ce premier chapitre d'introduction est consacré à la présentation du contexte général, de la problématique scientifique et des concepts associés à la robustesse ainsi que des attentes à la fois de la communauté scientifique et de l'entreprise de sélection porcine AXIOM.

Le **chapitre 2** présente, sur la base d'un article scientifique, la création et l'évaluation d'indicateurs de la robustesse à partir de données collectées en routine en élevage (Axe 1).

Le **chapitre 3** fait l'état des concepts associés à l'acquisition et à l'allocation des ressources en lien avec la robustesse. Les besoins énergétiques du porc en croissance sont ensuite abordés. Ces éléments permettent ensuite de présenter un modèle conceptuel d'acquisition et d'allocation de l'énergie chez le porc en croissance et de proposer les hypothèses associées à la robustesse (Axe 2).

Le **chapitre 4** aborde la procédure d'acquisition et de validation des données issues des DAC développée au cours de la thèse. Le **chapitre 5** décrit la démarche de modélisation mise en œuvre afin de caractériser l'allocation de l'énergie à la croissance (Axe 3). Ce chapitre s'appuie en partie sur un article de données publié.

Le **chapitre 6** est consacré à la définition et à l'analyse du déterminisme génétique des indicateurs issus du modèle d'allocation (Axe 4) au travers de deux communications.

Le **chapitre 7** porte sur la discussion générale des principaux résultats, la réflexion sur de nouvelles pistes de recherche et sur des applications possibles pour AXIOM.

Chapitre 2. Indicateurs de la robustesse basés sur des données collectées en routine en élevage

Ce chapitre présente une première étude réalisée sur l'utilisation des données collectées en routine en élevage de sélection afin de proposer des indicateurs de la robustesse chez le porc en engraissement en basant sur une approche dite « statique ». Par opposition à une approche dite « dynamique », cette étude s'est construite sur la valorisation des informations collectées le jour du contrôle en ferme, correspondant à la fin de la période d'engraissement. L'objectif était de définir un ensemble d'indicateurs opérationnels de la robustesse pour les porcs en croissance, de 75 à 150 jours d'âge, combinant les aspects de croissance, de survie, de santé et de médication, et d'évaluer leur déterminisme génétique. Dans le contexte de la sélection porcine, ces indicateurs doivent refléter la capacité d'un animal à exprimer ou à adapter son potentiel de production face aux changements de l'environnement par rapport à d'autres animaux élevés dans les mêmes conditions. Les finalités étaient de proposer des indicateurs héréditaires et utilisables dans un objectif d'amélioration génétique et permettant la validation d'indicateurs « plus conceptuels » issus de l'approche dynamique.

L'ensemble de la démarche mise en œuvre et des résultats obtenus ont fait l'objet d'un article intitulé « **Robustness scores in fattening pigs based on routinely collected phenotypes: determination and genetic parameters** » publié dans *Journal of Animal Science* en mai 2022 (<https://doi.org/10.1093/jas/skac157>) et présenté dans ce chapitre 3.

- **Résumé de l'article**

L'objectif était de déterminer des indicateurs opérationnels de la robustesse chez le porc en croissance à partir de données collectées en routine en élevage, et d'estimer leurs paramètres génétiques. Au total, 7 256 porcs, issus de deux lignées paternelles Piétrain (Pie et Pie NN), ont été testés à la station de testage AXIOM entre 2019 et 2021. Pendant la période d'engraissement, de 75 à 150 jours d'âge, les performances individuelles ont été enregistrées (croissance, épaisseurs de lard dorsal et de muscle, consommation alimentaire, indice de consommation) ainsi que des observations telles que des défauts observables, des symptômes

de maladies et les injections d'antibiotiques et d'anti-inflammatoires. Ces informations ont été combinées en trois indicateurs catégoriels de la robustesse : R1, R2 et R3. Le critère R2 (animal sélectionnable ou non sélectionnable) présentait les héritabilités les plus élevées de $0,08 \pm 0,03$ pour la lignée Pie NN et $0,09 \pm 0,02$ pour la lignée Pie, par rapport aux critères R1 et R3. L'indicateur R3 qui combine les informations de R2 avec les injections d'antibiotiques et d'anti-inflammatoires présentait des héritabilités légèrement inférieures, de $0,05 \pm 0,02$ à $0,07 \pm 0,03$. Les corrélations génétiques entre R2 et R3 étaient élevées et favorables, de $0,93 \pm 0,04$ à $0,95 \pm 0,03$. Etant donné l'intervalle de confiance, ils peuvent être considérés comme identiques. Ces deux indicateurs de la robustesse étaient également fortement et favorablement corrélés génétiquement avec le poids d'entrée en engraissement et le gain moyen quotidien, et défavorablement corrélés avec la consommation moyenne journalière, de $0,73 \pm 0,06$ à $0,90 \pm 0,08$. Les corrélations génétiques de R2 et R3 avec l'épaisseur de lard dorsal et l'indice de consommation brut étaient modérées et défavorables, de $0,20 \pm 0,13$ à $0,46 \pm 0,20$. Ces résultats ont montré l'intérêt d'utiliser des phénotypes collectés en routine en élevage pour construire des indicateurs de la robustesse simples et applicables en sélection.

Robustness scores in fattening pigs based on routinely collected phenotypes: determination and genetic parameters¹

Guillaume Lenoir^{*,#,†,2}, Loïc Flatres-Grall[†], Nicolas C. Friggens^{*}, Ingrid David[#]

*This article was published on the Journal of Animal Science, 2022, 100, 1-10.
<https://doi.org/10.1093/jas/skac157>*

^{*}Université Paris-Saclay, INRAE-AgroParisTech, UMR Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 75005 Paris, France

[#]GenPhySE, INRAE, ENVT, Université de Toulouse, 31326, Castanet-Tolosan, France

[†]AXIOM, La Garenne, 37310 Azay-sur-Indre, France

¹We acknowledge Rafael Muñoz-Tamayo for his constructive discussion on this project. We also acknowledge the technicians of AXIOM's testing station at *La Garenne* for their implication for data collection. We also thank the two anonymous reviewers for their critical reviewing and helpful comments. This project was supported by ANRT (Association Nationale Recherche Technologie) with a CIFRE Doctoral fellowship (2019/0705).

²Corresponding author: glenoir@axiom-genetics.com

ABSTRACT

The objective was to determine operational proxies for robustness based on data collected routinely on farm that allow phenotyping of these traits in fattening pigs, and to estimate their genetic parameters. A total of 7256 pigs, from two Piétrain paternal lines (Pie and Pie NN), were tested at the AXIOM boar testing station (Azay-sur-Indre, France) in 2019-2021. During the fattening period (from 75 to 150 days of age), individual performance indicators were recorded (growth, backfat, loin depth, feed intake, feed conversion ratio) together with indicators such as insufficient growth, observable defect, symptoms of diseases and antibiotic and anti-inflammatory injections. These indicators were combined into three categorical robustness scores: R1, R2 and R3. Genetic parameters were estimated using an animal linear model. The robustness score R2 (selectable or not selectable animal) that combined information from status at testing and mortality had the highest heritability estimates of 0.08 ± 0.03 for Pie NN line and a value of 0.09 ± 0.02 for Pie line, compared to traits R1 and R3. The score R3 that combines information from the score R2 with antibiotic and anti-inflammatory injections presented slightly lower heritability estimates (0.05 ± 0.02 to 0.07 ± 0.03). Genetic correlations between R2 and R3 were high and favourable (0.93 ± 0.04 to 0.95 ± 0.03) and R2 and R3 can be

considered as identical with regard to the confidence interval. These two robustness scores were also highly and favourably genetically correlated with initial body weight and average daily gain, and unfavourably correlated with daily feed intake (ranging from 0.73 ± 0.06 to 0.90 ± 0.08). Estimates of genetic correlations of R2 and R3 with backfat depth and raw feed conversion ratio (not standardized between starting and finishing weights) were moderate and unfavorable (0.20 ± 0.13 to 0.46 ± 0.20). A part of these genetic correlations, that are of low precision due to the number of data available, have to be confirmed on larger datasets. The results showed the interest of using routine phenotypes collected on farm to build simple robustness indicators that can be applied in breeding.

Key words: robustness, genetic parameters, pig

ABBREVIATIONS

ABC, area between curves

ADG, average daily growth

AFS, automatic feeding system

AMW, average metabolic weight

BF, backfat thickness

BF100, backfat thickness estimated at 100 kg liveweight

BW, body weight

DFI, daily feed intake

FCR, feed conversion ratio

FI, feed intake

IBW, initial body weight

LD, longissimus dorsi thickness

LD100, longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight

PDFI, potential average daily feed intake

Pie, Piétrain Français

Pie NN, Piétrain NN Français free from halothane-sensitivity

RFI, residual feed intake

TBW, body weight at individual testing

INTRODUCTION

In Europe, livestock farming faces new challenges related to a rapidly changing economic, societal and environmental context. Societal pressure to "eat healthier" is changing the way pigs are raised and, in particular, leads to a decrease in the use of antibiotics. In France, for example, the level of exposure of pigs to antimicrobials (ALEA) decreased by 41% from 2012 to 2016 (Hémonic *et al.*, 2019). In this context, there will be a greater reliance on the innate robustness of farmed animals. The more general context of global warming implies an increase in the frequency of extreme events, such as heat waves or droughts (Hansen *et al.*, 2012) having direct (temperature) and indirect impacts (availability of raw materials for feed production) on animals' rearing environments. All these challenges require having animals able to adapt to these new conditions, which implies an improvement of robustness while maintaining a high level of production. In parallel, improving animal robustness meets the economic expectations of the operators, especially by increasing viability and reducing treatment costs (Phocas *et al.*, 2016).

There is no real consensus on the definition of robustness as well as on the ways to phenotype it. It is not the aim of the present study to add to the list of definitions but rather to evaluate potential proxies of robustness. Nevertheless, our approach is informed by the definition of robustness adapted to the context of artificial selection of Knap (2005). He defined the robustness as "*the ability to combine a high production potential with resilience to stressors, allowing for unproblematic expression of a high production potential in a wide variety of environmental conditions*". Generally, the production potential is associated to a phenotype of interest, such as growth, feed conversion ratio, etc.

Today, traits included in breeding goals that may be associated with robustness are mainly related to the health status of animals, including resistance to diseases and mortality during a specific period, or to the longevity of reproductive animals (Berghof *et al.*, 2019b; Knap, 2005; Knap and Doeschl-Wilson, 2020). Incorporating one or more operational proxies to evaluate robustness of growing pigs in genetic selection would therefore be of value for the development of more sustainable breeding goals (Berghof *et al.*, 2019b). At first sight, animals that have the best performance in a given environment, compared to their contemporaries reared in the same environment, could be considered to be the most robust because they perform well and thus seem to be most adapted to this environment. However, this approach

is too narrow as it does not include the costs of achieving this “robustness”, which may be hidden in good and stable environments. It seems important to include more direct measures of other robustness components. Studies have already approached this subject but mainly focused on health-related traits that reflect resistance to disease. For example, in rabbits, non-specific diseases resistance traits based on routinely collected phenotypes show non-zero heritabilities from 0.04 to 0.11 (Gunia *et al.*, 2018), but without simultaneously incorporating other robustness components.

The objective of this study was to determine a set of operational proxies of robustness for fattening pigs (from 75 to 150 days of age) combining aspects of growth, survival, health and medication, based on phenotypes commonly available on farm, and to evaluate their genetic determinism. In this context, these proxies should reflect the ability of an animal to express or adapt its production potential in the face of changes in the environment relative to other animals that have been raised under the same conditions.

MATERIAL AND METHODS

Specific Experimental Animal Care and Use Committee approval was not needed because all the data used in this study were obtained from preexisting databases provided by AXIOM. The data used were from animals raised under commercial conditions that were cared for according to EU-Council directive 2008/120/EC of 18 December 2008 laying down minimum standards for the protection of pigs (<http://data.europa.eu/eli/dir/2008/120/oj>).

Populations

Animals from two paternal lines of the AXIOM company were used in this study: Piétrain Français (Pie) and Piétrain NN Français free from halothane-sensitivity (Pie NN). These lines are selected on paternal traits for more than 10 generations. In both cases, the objective is to improve the average daily growth (ADG) while reducing feed conversion ratio (FCR) during the fattening period. The selection objective is also to meet European market requirements for carcass qualities at 100 kg by reducing backfat thickness and improving loin thickness.

The animals considered in this study were entire males (5116 Pie and 2140 Pie NN) raised from January 2019 to April 2021 at the boar testing station of the breeding company AXIOM Genetics (Azay-sur-Indre, France).

The station consisted of two quarantine rooms, two post-weaning rooms and 10 fattening rooms with 12 identical pens each, housing a maximum of 14 pigs per pen, leading to a total capacity of 2638 places. Each group, from the same week of introduction in the station, was divided in two fattening rooms (24 pens with 14 pigs). Sick pigs were treated by individual medication according to veterinary requirements. The station was not equipped with an air-cooling system.

The studied males were born in six different farms (four farms for Pie and two farms for Pie NN) integrated into the AXIOM breeding scheme and that comply with AXIOM's biosafety and health requirements (monitoring, vaccination plan, etc.), that are negative for monitored diseases (Porcine Reproductive and Respiratory Syndrome, Brucellosis, Classical Swine Fever, Aujeszky's disease, major serotypes of *Actinobacillus pleuropneumonia*, Porcine Epidemic Diarrhea, Transmissible gastroenteritis, Swine dysentery) and vaccinated for *Mycoplasma pneumoniae* and PCV2.

These animals came from 1462 litters in Pie line (3.5 ± 1.8 piglets per litter) and from 951 litters in Pie NN line (2.3 ± 1.3 piglets per litter). They were born from 182 sires in Pie line (28.1 ± 31.8 piglets per sire) and 88 sires in Pie NN line (25.2 ± 16.5 piglets per sire). The pedigrees contained 11325 animals across 22 generations for Pie and 3944 animals across 24 generations for Pie NN. To limit the risk of confounding between environmental (i.e., fattening group) and genetic effects, the sires from the two lines were used at least in two mating groups in each farm and in two different farms. Each fattening group consists of animals sourced from between one and three farrowing farms in the Pie line and from one or two farrowing farms in the Pie NN line. Pigs from both lines entered the boar testing station at an average age of 27.3 ± 2.2 days with an average body weight (BW) of 8.5 ± 1.7 kg for the two lines at the rate of one group of 336 piglets every three weeks. They were raised in air-filtered quarantine rooms for five weeks in pens of 14 animals from the same line and birth farm. These groups of 14 pigs were never modified at the different stages of breeding. During this quarantine period, corresponding to the time required for seroconversion control, animals were controlled for monitored diseases: serological control and observation of symptoms. In case of positive animals for monitored diseases, the whole group was excluded from the farm. Then, animals were raised in post-weaning rooms for two weeks and transferred to fattening rooms when they were 75.3 ± 3.4 days of age (34.5 ± 6.2 kg BW). Pigs were raised in fattening rooms for 74.8 ± 4.0 days until the individual testing at around 149.7 ± 4.1 days of age (108.9 ± 11.5 kg BW). Fattening rooms were

equipped with automatic feeding system (AFS): Nedap pig performance testing feeding station (Nedap N.V.; Groenlo, the Netherlands). Each pen had one water nipple available for the animals. Animals were fed *ad-libitum* with commercial diets adapted to their physiological needs. The provided diets were non-limiting in amino acids.

Information recorded during the fattening period

Each animal was individually weighted on arrival in the fattening room (initial body weight: IBW). During the fattening period, BW and feed intake (FI) was recorded each time the animal went into the AFS. In addition, each treatment received by the animal and associated symptoms were recorded, as well as the date of death, if necessary. When the average weight of the group was approximately 100 kg, individual tests were performed. Measurements made during the test were: body weight (TBW), average ultrasonic backfat thickness (BF = mean of three measurements in mm) and ultrasonic longissimus dorsi thickness (LD = one measurement in mm). The BF and LD measures were transformed to correspond to their values at 100kg liveweight (BF100 and LD100 respectively) to compare animals at equivalent weight. This transformation was done by applying linear coefficients that multiply by the difference between 100kg and TBW. Coefficients used are 0.04mm/kg for BF100 and 0.27 mm/kg for LD100 (Sourdioux *et al.*, 2009). A visual observation of the animals was then carried out by the technician in charge of the measurements in order to note the morphological defects, anomalies and clinical signs of disease according to a frame of reference (Appendix 1; Institut Technique du Porc, 2004), noted as "observable defects". These observations were made by the same person within any given fattening group, and by a total of four technicians over the studied period. To avoid deviations in notations, they used the same reference and were trained together each year. Any systematic differences between technicians would be absorbed in the fattening group effect in the statistical model. Part of these observations was used to construct the robustness traits. Animals weighing less than 70kg were considered to have too poor growth and these were excluded from the test. This threshold was defined by the French Pork and Pig Institute in their specifications for on-farm testing (Institut Technique du Porc, 2004). These animals were only noted with the observation: "Out of test" and the various performance traits were not recorded for them. The average daily gain (ADG) was estimated only for animals with TBW greater than or equal to 70kg, and calculated as the difference between TBW and IBW divided by the number of days elapsed between the two weighings. The FCR was

calculated as the ratio between the total FI during the fattening period and the weight gain (TBW-IBW), expressed in kg/kg. The average daily feed intake (DFI) was calculated as the total FI during the period divided by the number of days elapsed. The residual feed intake (RFI) was also estimated for each animal as the deviation between the recorded DFI and the potential average daily feed intake (PDFI) predicted from requirements for maintenance and production. Based on the method proposed by Labroue *et al.* (1999), the PDFI was estimated by linear regression, with the *lm* function in R (R Core Team, 2018), of DFI on average metabolic weight (AMW), ADG and BF100. The AMW was estimated for each animal using the formula proposed by Noblet *et al.* (1991):

$$AMW = \frac{(TBW^{1.6} - IBW^{1.6})}{1.6(TBW - IBW)}$$

Estimation of PDFI was computed separately for each line and without including fixed effects.

Robustness traits

Three synthetic phenotypes to characterize the robustness of the candidates were defined from the measurements performed during the individual test, and from the medical treatments recorded during the testing period (table 2.1). The objectives of these synthetic traits were to describe the ability of the animal to be measured at the end of individual testing present, i.e., to be alive and weighing at least 70kg, and to be in good health without observable defect. The trait R1 corresponded to the distinction used at present in the AXIOM testing protocol to differentiate candidates that can be tested (Note= 1) from those that are dead or weighing less than 70 kg at the day of the individual test (Note= 0). Individual mortality was not available in the database. Consequently, it was not possible to directly analyze this trait. The trait R2 differentiated animals that were selectable, tested and without any observable defect on the day of testing (Note= 1), from those that were not tested or tested and having an observable defect (Note= 0). We considered as an observable defect on the day of testing, factors such as weak development and similar that were estimated to relate to the robustness of the animal (see Appendix 2.1. for full description). The trait R3 was a decomposition of the trait R2 in which the category of "selectable" animals was differentiated into those pigs that received at least one antibiotic or anti-inflammatory injection during the testing period (Note=1) and those that didn't receive any injection (Note = 2). For R3, we considered the levels as equidistant as has been commonly done (Varona *et al.*, 1999; Pérez-Cabal and Charfeddine, 2015). We didn't included symptoms in the trait definition due to the subjectivity of the observations.

Table 2.1 Description of robustness traits studied

<i>Variable</i>	<i>Modality</i>	<i>Entitled</i>	<i>Comment</i>
R1	0	Absent	Animal alive but weighing less than 70 kg (not controlled) or dead.
	1	Present	Animal alive and weighing 70 kg or more (controlled).
R2	0	Not selectable	Animal « Absent (R1) » or « Present (R1) » with a negative observation (body condition, health status (abscess, respiratory problem, diarrhea...), cannibalism, poor body development)
	1	Selectable	Animal « Present (R1) » without negative observation
R3	0	Not selectable	Animal « Not selectable (R2) »
	1	Selectable with medicine	Animal « Selectable (R2) » with at least one antibiotic or anti-inflammatory injection during the fattening period
	2	Selectable without medicine	Animal « Selectable (R2) » without any medicine injection during the fattening period

In addition, the ABC index estimated during fattening period, developed by Revilla *et al.* (2022) which the authors called a resilience phenotype, was also calculated using weight measured by AFS for each animal alive at the end of the fattening period. The datasets analyzed by Revilla *et al.* (2022) were collected on the same farm from September 2015 to July 2019. The trait ABC, Area Between Curves, was the accumulated difference of area between the unperturbed growth curve and the perturbed curve. The ABC index had no unit. The unperturbed growth-curve of each animal was modelled using the Gompertz equation. The perturbed curve was constructed using linear interpolation of body weight measurements recorded by AFS. In comparison to the method proposed by Revilla *et al.* (2022), some modifications have been made to the data pretreatment when analyzing all of data from each AFS within fattening group. This was done to detect inconsistencies linked to the AFS machine. A linear regression of weight on the number of days of test was applied. The standard deviation of the residual value was calculated for each day for each AFS within fattening group. If more than 20% of the weights measured on AFS in a fattening group were greater or less than 4 standard deviations, then records of the AFS within the fattening group were removed from the data set. Animals with less than 20 days of measurements in total were removed from the analysis. The ratio of the number of animals after cleaning procedure and the raw dataset was 0.93 in Pie line and 0.92 in Pie NN line.

Statistical analysis

Differences in the phenotypic means between the lines were tested using analysis of variance on R software (R Core Team, 2018). To compare the differences and frequencies in the three robustness scores among the two lines, a Chi-square on R was performed. Statistical significance was set a priori at P less than or equal to 0.05.

Genetic parameters estimation

Each trait was analyzed with ASREML 3.0 software (Gilmour *et al.*, 2009), using the restricted maximum likelihood method (REML). Each line was analyzed separately. Firstly, to select fixed and random effects, all traits were analyzed using single trait model. The global linear mixed model was defined as:

$$\mathbf{y} = \boldsymbol{\mu} + \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{V}\mathbf{b} + \mathbf{W}\mathbf{l} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

Where \mathbf{y} was the vector of phenotypes for the considered trait (R1, R2, R3 considered as continuous phenotypes, IBW, ADG, LD100, BF100, FCR, DFI and ABC); $\boldsymbol{\mu}$ the overall mean, $\boldsymbol{\beta}$ was the vector of fixed effects; \mathbf{b} was the vector of random fattening group effect, with $\sim N(0, \mathbf{I}_b\sigma_b^2)$, where \mathbf{I} was the identity matrix of appropriate size; \mathbf{l} was a vector of the common litter random effects with $\sim N(0, \mathbf{I}_l\sigma_l^2)$; \mathbf{u} was the vector of additive genetic random effects with $\sim N(0, \mathbf{A}\sigma_u^2)$, where \mathbf{A} was the pedigree-based relationship matrix; \mathbf{X} , \mathbf{V} , \mathbf{W} and \mathbf{Z} were the known incidence matrices for fixed, fattening group effects, litter effect and animal genetic respectively; and \mathbf{e} is the vector of residual random effects with $\sim N(0, \mathbf{I}_e\sigma_e^2)$. For all estimated traits, the fixed effects tested at an α -risk of 5% using the Wald F statistic of ASReml (Gilmour *et al.*, 2009) were the birth farm for Pie and Pie NN and halothane-sensitivity gene status for Pie line. The significance of common litter random effect was tested by using likelihood ratio test with R statistical software (R Core Team, 2018) from log likelihood values estimated on ASReml software (Gilmour *et al.*, 2009). In the two lines, the fattening group effect and common litter effect were significant ($p < 0.05$) for all tested traits expected for traits ABC, FCR and RFI with the common litter effect in Pie NN line.

In the second step of the analysis, to follow the assumption of the BLUP method, which should be applied to a non-selected base population, and to estimate the covariance between traits, a series of multi-traits models including the four traits under selection (ADG, BF100, LD100 and FCR) and the non-selected traits to be estimated (R1, R2, R3, IBW, DFI, RFI, and ABC) were applied to the data. Firstly, variance and covariance components were estimated with a four-

trait linear animal model including ADG, FCR, BF100 and LD100 traits, to estimate heritabilities and genetic correlations of traits under selection. Secondly, to estimate heritability for each non-selected trait (R1, R2, R3, IBW, DFI, RFI, and ABC) and their genetic correlations with the traits under selection, five-trait linear animal models including the four traits under selection and one trait to be estimated were used. Thirdly, to estimate genetic correlations between the non-selected traits (R1, R2, R3, ABC, IBW, DFI and RFI), six-trait linear animal models including the four traits under selection as well as the two traits for which the genetic correlation is estimated were performed.

Heritability (h^2) were calculated as the ratio of animal genetic variance to the total phenotypic variance, i.e., the sum of the genetic additive variance, environmental variances (fattening group, litter if necessary) and the residual variance, estimated with the four-trait model for the traits under selection and with the five-trait models for the non-selected traits.

RESULTS

Phenotypic means and distributions

Means of TBW were similar between the two lines (table 2.2). The Pie NN animals had significantly lower average values ($P < 0.05$) for IBW (-0.4 kg), ADG (-17g/d), DFI (-23g/d), LD100 (-4.8mm) and significantly higher average values for BF100 (+0.6mm) and FCR (+0.01 kg/kg) than Pie. The mean and SD for ABC values were significantly higher for Pie NN animals compared to Pie (+5223, i.e., +20.5% of area between curves), indicating more important deviations between unperturbed and perturbed growth in line Pie NN, suggesting that these are average less robust animals compared to the Pie line. The distributions of the traits R1 and R2 were similar ($P > 0.1$) between Pie and Pie NN (figure 2.1). Approximately 95% of the animals introduced in fattening rooms were "Present" (R1; Note=1) the day of individual testing and around 80% were "Selectable" (R2; Note=1). The mortality rate over the fattening period for Pie pigs (3.75%) was significantly higher than for Pie NN pigs (2.42%). Proportions of animals with observable defects at individual testing were 13.6% and 15.5% in Pie and Pie NN lines respectively. For the trait R3, the Pie line had a significantly higher proportion ($P < 0.001$) of animals "Selectable with medicine" (R3; Note=1) than the Pie NN line (32.2% vs 19.7% respectively).

Table 2.2 Descriptive statistics (Mean and SD: standard deviation) for ABC and production traits for each line² and significance level of difference (P)

Trait (unit) ¹	Pie (n = 5116)		Pie NN (n = 2140)		P ³
	Mean	SD	Mean	SD	
IBW (kg)	34.5	6.1	34.1	5.7	*
TBW (kg)	108.9	11.4	108.8	11.5	
ADG (g/d)	1009	104	992	108	*
FCR (kg/kg)	2.25	0.18	2.26	0.19	*
DFI (g/d)	2263	268	2240	287	*
RFI (g/d)	0	150	0	159	
BF100 (mm)	6.0	0.8	6.6	0.8	*
LD100 (mm)	72.8	5.1	68.0	5.3	*
ABC	25503	21603	30726	24764	*

¹ IBW= initial body weight; TBW= testing body weight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; DFI= average daily feed intake; RFI= residual feed intake; BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ABC= resilience index

² Pie= Piétrain Français; Pie NN= Piétrain NN Français free from halothane-sensitivity

³ P value for the difference between least squares means of Pie and Pie NN lines, * = $P < 0.05$

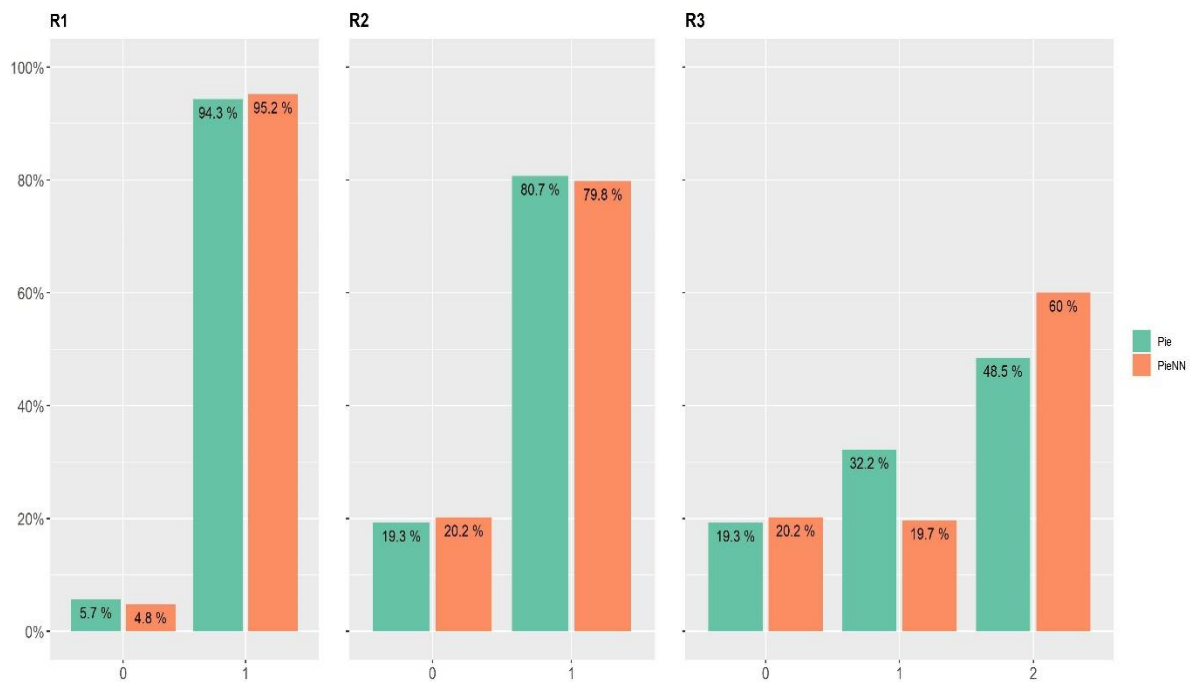


Figure 2.1 Distribution of modalities for the 3 robustness traits (R1, R2 and R3) for the Pie and Pie NN lines. Pie= Piétrain Français; Pie NN= Piétrain NN Français free from halothane-sensitivity.

Variance-Covariance components

The heritability estimates for robustness traits R1, R2 and R3 were low and in the same range for the two lines, ranging from 0.03 ± 0.01 to 0.09 ± 0.02 (table 2.3). Heritability estimates for R2 and R3 tended to be slightly higher than for R1 in each line. Heritability estimates for the ABC

index were low for both Pie (0.09 ± 0.03) and Pie NN (0.06 ± 0.03). Heritability estimates were low to moderate in the Pie and Pie NN lines for the traits under selection (ADG, FCR, BF100 and LD100), and also for IBW, DFI and RFI, ranging from 0.13 ± 0.03 to 0.34 ± 0.05 . The higher standard errors in Pie NN were due to the smaller dataset for this line. The fattening group effect ranged from 0.02 ± 0.01 to 0.38 ± 0.07 for the studied traits, with highest estimates being for LD100 in both lines. The proportion of variance due to common litter effects were similar for all traits, ranging from 0.03 ± 0.01 to 0.08 ± 0.03 , except for IBW in the two lines and ABC in Pie line which had the highest proportion of phenotypic variance explained by litter effect.

Genetic correlations between R1 and the two other robustness traits were low to moderate in Pie NN line, ranging from 0.25 ± 0.32 to 0.41 ± 0.30 (table 2.5), and higher in Pie line, ranging from 0.42 ± 0.28 to 0.57 ± 0.36 (table 2.4). Several estimates of genetic correlations had large standard errors and should be interpreted with caution. In both paternal lines, the genetic correlation between R2 and R3 was high (0.95 ± 0.04 and 0.92 ± 0.06 , for Pie NN and Pie lines, respectively). The genetic correlation between ABC and the robustness traits tended to be negative in the Pie NN line, ranging from -0.03 ± 0.33 to -0.21 ± 0.38 , and in the Pie line, ranging from -0.08 ± 0.26 to -0.22 ± 0.22 , none of these correlations were significantly different from 0. In both lines, the traits R2 and R3 were highly correlated with ADG (correlations higher than 0.76), and moderately correlated with FCR, ranging from 0.32 ± 0.18 to 0.51 ± 0.25 . The trait R1 had low correlations with ADG, which were 0.22 ± 0.25 in Pie line and 0.31 ± 0.25 in Pie NN line. The carcass traits (BF100 and LD100) tended to be positively correlated with the three robustness traits, (estimates ranged from 0.11 ± 0.21 to 0.44 ± 0.25). For the non-selected traits, R2 and R3 were moderately to highly correlated with IBW and DFI (correlations higher than 0.45 ± 0.18). Correlations of R1 with IBW and DFI were null or moderate, ranging from -0.02 ± 0.23 to 0.33 ± 0.27 , in both lines. Estimates of genetic correlations of RFI with robustness traits were not significantly different than 0 in both lines. Estimates of genetic correlations of ABC with other traits had large standard errors and showed estimates close to 0, except for IBW in both lines and for LD100 in Pie line with negative correlations. In addition, the genetic correlations between all studied traits are presented in Appendix 2.2. for Pie and in Appendix 2.3. for Pie NN.

Table 2.3 Estimates of heritability (h^2), fattening group effect ratio (b^2), common litter effect (c^2) and phenotypic variance (V_p) for the traits recorded (\pm standard error) for each line²

Trait ¹	Pie				Pie NN			
	h^2	b^2	c^2	V_p	h^2	b^2	c^2	V_p
R1⁴	0.03 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01	0.03 \pm 0.01	0.054 \pm 0.001	0.06 \pm 0.03	0.04 \pm 0.01	0.06 \pm 0.02	0.045 \pm 0.002
R2⁴	0.09 \pm 0.02	0.03 \pm 0.01	0.03 \pm 0.01	0.157 \pm 0.004	0.08 \pm 0.03	0.02 \pm 0.01	0.06 \pm 0.02	0.162 \pm 0.005
R3⁴	0.05 \pm 0.02	0.07 \pm 0.02	0.07 \pm 0.01	0.590 \pm 0.016	0.07 \pm 0.03	0.03 \pm 0.01	0.07 \pm 0.02	0.648 \pm 0.021
ABC⁴³	0.09 \pm 0.03	0.06 \pm 0.02	0.16 \pm 0.02	4.95x10 ⁸ \pm 1.59x10 ⁷	0.06 \pm 0.02	0.05 \pm 0.02		6.20x10 ⁸ \pm 2.36x10 ⁷
IBW⁴	0.34 \pm 0.05	0.18 \pm 0.04	0.13 \pm 0.02	36.38 \pm 1.88	0.33 \pm 0.06	0.20 \pm 0.04	0.16 \pm 0.03	34.88 \pm 2.17
ADG³	0.21 \pm 0.04	0.13 \pm 0.03	0.07 \pm 0.02	10694 \pm 462	0.32 \pm 0.06	0.11 \pm 0.03	0.08 \pm 0.03	12274 \pm 623
FCR³	0.23 \pm 0.04	0.15 \pm 0.03	0.04 \pm 0.01	0.034 \pm 0.002	0.15 \pm 0.04	0.13 \pm 0.03		0.037 \pm 0.002
DFI⁴	0.29 \pm 0.05	0.16 \pm 0.04	0.08 \pm 0.02	73364 \pm 3661	0.31 \pm 0.07	0.16 \pm 0.04	0.08 \pm 0.03	87972 \pm 5299
RFI⁴	0.19 \pm 0.04	0.16 \pm 0.04	0.06 \pm 0.02	23575 \pm 1159	0.13 \pm 0.04	0.12 \pm 0.03		26363 \pm 1301
BF100³	0.31 \pm 0.04	0.12 \pm 0.03	0.05 \pm 0.02	0.624 \pm 0.027	0.29 \pm 0.06	0.12 \pm 0.03	0.07 \pm 0.03	0.717 \pm 0.037
LD100³	0.17 \pm 0.03	0.43 \pm 0.06	0.03 \pm 0.01	31.47 \pm 3.54	0.25 \pm 0.05	0.38 \pm 0.07	0.03 \pm 0.02	28.45 \pm 3.08

¹IBW= initial body weight; TBW= testing body weight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; DFI= average daily feed intake; RFI= residual feed intake; BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ABC= resilience index

² Pie= Piétrain Français; Pie NN= Piétrain NN Français free from halothane-sensitivity

³Estimates from a four-trait multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100)

⁴Estimates from a five-trait multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100 and the trait under consideration)

Table 2.4 Estimates of genetic correlations ($r^2 \pm$ standard error) between robustness traits (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain line (Pie).

Trait ¹	R1	R2	R3	ABC
R1		0.57 \pm 0.28 ³	0.42 \pm 0.36 ³	-0.17 \pm 0.18 ³
R2	0.57 \pm 0.28 ³		0.92 \pm 0.06 ³	-0.22 \pm 0.26 ³
ABC	-0.17 \pm 0.18 ³	-0.22 \pm 0.26 ³	-0.08 \pm 0.29 ³	
IBW	0.18 \pm 0.22 ³	0.50 \pm 0.15 ³	0.45 \pm 0.18 ³	-0.19 \pm 0.18 ³
ADG	0.22 \pm 0.25 ²	0.79 \pm 0.08 ²	0.78 \pm 0.12 ²	0.00 \pm 0.19 ²
FCR	0.21 \pm 0.31 ²	0.39 \pm 0.15 ²	0.32 \pm 0.18 ²	-0.10 \pm 0.18 ²
DFI	0.33 \pm 0.27 ³	0.73 \pm 0.11 ³	0.72 \pm 0.12 ³	-0.02 \pm 0.16 ³
RFI	0.23 \pm 0.17 ³	0.10 \pm 0.20 ³	0.07 \pm 0.22 ³	-0.05 \pm 0.10 ³
BF100	0.21 \pm 0.23 ²	0.29 \pm 0.14 ²	0.29 \pm 0.17 ²	0.01 \pm 0.17 ²
LD100	0.42 \pm 0.23 ²	0.15 \pm 0.15 ²	0.14 \pm 0.18 ²	-0.30 \pm 0.18 ²

¹ IBW= initial body weight; TBW= testing body weight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; DFI= average daily feed intake; RFI= residual feed intake; BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ABC= resilience index

²Estimates from a five-traits multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100 and the trait under consideration)

³Estimates from a six-trait multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100 and the two traits under consideration)

Table 2.5 Estimates of genetic correlations ($r^2 \pm$ standard error) between robustness traits (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain NN line (Pie NN).

Trait ¹	R1	R2	R3	ABC
R1		0.41 \pm 0.30 ³	0.25 \pm 0.32 ³	-0.21 \pm 0.38 ³
R2	0.41 \pm 0.30 ³		0.95 \pm 0.04 ³	-0.03 \pm 0.33 ³
ABC	-0.21 \pm 0.38 ³	-0.03 \pm 0.33 ³	-0.10 \pm 0.31 ³	
IBW	-0.02 \pm 0.23 ³	0.89 \pm 0.14 ³	0.78 \pm 0.15 ³	-0.23 \pm 0.19 ³
ADG	0.31 \pm 0.25 ²	0.86 \pm 0.11 ²	0.76 \pm 0.14 ²	0.01 \pm 0.26 ²
FCR	0.21 \pm 0.31 ²	0.51 \pm 0.25 ²	0.42 \pm 0.26 ²	0.08 \pm 0.31 ²
DFI	0.32 \pm 0.25 ³	0.91 \pm 0.07 ³	0.81 \pm 0.15 ³	-0.02 \pm 0.16 ³
RFI	0.15 \pm 0.35 ³	0.09 \pm 0.25 ³	-0.05 \pm 0.31 ³	0.19 \pm 0.33 ³
BF100	0.35 \pm 0.20 ²	0.44 \pm 0.25 ²	0.23 \pm 0.21 ²	-0.05 \pm 0.25 ²
LD100	0.14 \pm 0.24 ²	0.11 \pm 0.21 ²	0.42 \pm 0.26 ²	0.08 \pm 0.31 ²

¹ IBW= initial body weight; TBW= testing body weight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; DFI= average daily feed intake; RFI= residual feed intake; BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ABC= resilience index

²Estimates from a five-trait multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100 and the trait under consideration)

³Estimates from a six-trait multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100 and the two traits under consideration)

DISCUSSION

Genetic parameters for robustness traits

The heritabilities for the traits R1, R2 and R3 in the present study were low but not null, with the exception of R1 in Pie line (related to the standard error of the estimate). The heritability estimates from our study were in the same range as those presented in different publications estimated at individual level (Gunia *et al.*, 2015; Gunia *et al.*, 2018; Putz *et al.*, 2019; Shrestha *et al.*, 2020) or at full-sibs level (Gorssen *et al.*, 2021). However, it should be noted that most literature references to similar traits have focused on traits related to the resistance to non-specific or specific diseases or related to the use of antibiotics. The heritability estimates for R1 in the two breeds were of the same order of magnitude as the values reported by Perez *et al.* (2021) on two survival traits (juvenile and late) in turkeys raised under classical production conditions, 0.06 ± 0.01 and 0.04 ± 0.03 respectively. In growing rabbits, heritability for infectious mortality estimated by Gunia *et al.* (2015) was $0.043 (\pm 0.004)$. Heritabilities of R2 and R3 traits tended to be higher than those of the R1 trait, maybe related to low occurrence of phenotype "Absent" for trait R1. Gunia *et al.* (2018) estimated a similar heritability in rabbits for the trait resistance to non-specific disease in the selection environment (0.04 ± 0.01).

The present study was carried out in a standard breeding environment, *i.e.*, designed to minimize exposure to environmental challenges. In some studies, the animals were reared under challenging conditions, which seems to allow a better phenotyping of the robustness of the animals. This may result in the estimation of higher heritabilities. Indeed, Gunia *et al.* (2018) estimated higher heritabilities for resistance to non-specific disease in a challenging environment (0.08 ± 0.02) than in the standard selection environment. Under challenging conditions in rabbits, Shrestha *et al.* (2020) showed a heritability of the resistance to pasteurellosis of 0.16 ± 0.06 . Putz *et al.* (2019) estimated the heritability for mortality traits for fattening pigs raised under disease challenging conditions to be 0.13 ± 0.03 . The definition of this trait was close to that for R1, which had a slightly higher heritability. It is expected that challenging conditions better reveal variation in robustness (Theilgaard *et al.*, 2007; Gunia *et al.*, 2018). However, when choosing the selection environment there is a need to balance between conditions that allow growth potential to be expressed and conditions that favor expression of robustness. This is a relevant question for future selection strategies that aim to produce efficient and robust animals.

Advantages and limits of robustness traits

Our objective was to build proxies of robustness based on information readily available in context of commercial pig breeding. These proxies have to meet the expectations of pig farmers, that is to say they identify animals that were present for testing in good health, with reasonable growth rates and with the least amount of medicine injections. In this context, we decided to combine the underlying traits into scores to build the three robustness traits, rather than focusing on specific traits such as mortality or disease resilience. This choice was pragmatic because working on specific traits will multiply the number of traits to be included in breeding goal. The advantage of using such pragmatic measures is that they can be deployed on large-scale if shown to be useful. Among the robustness traits, R2 was the trait with the highest heritability estimate in the two lines. It was highly genetically correlated ($\geq 0.92 \pm 0.06$) with R3 but required less information in order to be calculated. Thus, R2 meets the objective of finding an operational trait to select on in order to have live and healthy animals at the end of the period. A limit of this robustness trait is the difficulty of estimating the impact of the genetic evolution of the synthetic trait on each of its underlying traits. As such further investigation on the impact of the improvement of this robustness trait on mortality or on disease occurrence could be useful. The use of these types of additional information, not currently available in the databases, would require improved data management systems. Furthermore, estimation of the economic value in breeding goal of such synthetic trait is an important issue. It would be interesting to estimate the economic value of a genetic evolution of the tested robustness traits in order to define a weighting in the breeding goal. Berghof *et al.* (2019b) have published an interesting approach for estimating the economic value of resilience trait based on cost reductions of labor and treatments. Improving robustness traits also meets societal expectations, in particular animal welfare, the economic value of which is difficult to quantify.

Fattening group fitted as a random effect

The fattening group included as a random effect in the models describes the common environmental conditions encountered by all the animals of a group entering into the station at the same date and having been raised under the same environmental conditions, including disturbances. What we call the fattening group in this article can also be more classically called the contemporary group, described by van Vleck (1987).

The risks associated with treating contemporary group as a random effect is to obtain biased breeding values if there is a non-random association between contemporary groups and sires (Visscher and Goddard, 1993). Babot *et al.* (2003) showed that the estimate of genetic progress could be biased when there was an environmental trend. However, considering contemporary group as a random effect avoids a too important loss of information encountered when it is treated as a fixed effect (Visscher and Goddard, 1993). Inclusion of fattening group as a random effect with additive genetic effects was chosen as it was expected to avoid overestimating heritabilities.

Binary traits: threshold vs linear models

The analysis of R1, R2 and R3 traits was carried out using a linear model whereas they are categorical traits. Theoretically, the use of linear models to analyze categorical data is not optimal, the appropriate method being the threshold model (Gianola, 1982). However, to integrate these traits in multi-traits analysis to estimate genetic correlations and to perform a genetic evaluation, it is necessary to analyze them with a linear model to overcome convergence issues and long computing times (Kadarmideen *et al.*, 2000). It has been shown that the linear model can be a good approximation of the threshold model under certain conditions. Meijering and Gianola (1985) showed similar heritability estimates between the two methods for binary traits, when the prevalence of the analyzed traits was between 25% and 75%. The trait R1 didn't meet this condition with a prevalence of 4.8% and 5.7% while R2 were close to the condition with a prevalence of 19.3% and 20.2%. To evaluate the consequences of applying a linear model for R1, R2 and R3 instead of a threshold model, we compared the linear and threshold models for each of these three traits analyzed separately. With the threshold model, heritabilities were estimated on the observed scale and after applying the transformation proposed by Gianola (1982). For R1, the estimates with threshold model and single-trait linear model were respectively 0.02 ± 0.01 and 0.02 ± 0.01 for the Pie line, and 0.03 ± 0.02 0.06 ± 0.03 for the Pie NN line. For R2, the heritabilities from the threshold model and single-trait linear model were 0.04 ± 0.01 and 0.05 ± 0.02 in the Pie line and 0.05 ± 0.02 and 0.08 ± 0.02 in the Pie NN line. For R3, heritabilities with the threshold model and single-trait linear model were 0.04 ± 0.02 and 0.03 ± 0.02 respectively in the Pie line, and 0.08 ± 0.04 and 0.07 ± 0.03 in the Pie NN line. For the trait R3, the correlations between EBVs estimated from linear model and EBVs estimated from threshold model were 0.99 for Pie and

0.98 for Pie NN. This validates the use of equidistant levels for the three categories in R3. Thus, we found no evidence that the use of the linear model was inappropriate for analyzing R1, R2 and R3.

Heritability estimates for production traits

Heritability estimates for ADG and DFI were consistent with those reported in literature for Piétrain or Large-White pigs raised in similar environmental conditions, which varied from 0.29 ± 0.02 to 0.48 ± 0.06 and from 0.31 ± 0.05 to 0.53 ± 0.06 (Saintilan *et al.*, 2013; Gilbert *et al.*, 2017; Déru *et al.*, 2020; Gorssen *et al.*, 2021). For carcass traits (BF100 and LD100), heritabilities were also consistent with the values estimated by Sourdioux *et al.* (2009) and Saintilan *et al.* (2013) in the Pietrain breed (BF100: 0.38 to 0.48; LD100: 0.25 to 0.34). Our estimates of heritability for FCR and RFI in Pie and Pie NN lines were lower, especially for Pie NN, than the heritabilities presented by Saintilan *et al.* (2013) and Déru *et al.* (2020), which varied from 0.33 ± 0.06 to 0.34 ± 0.05 , and from 0.40 ± 0.06 to 0.47 ± 0.08 respectively. However, the heritability estimate for FCR in the Pie line was close to the values estimated by Gilbert *et al.* (2017), Putz *et al.* (2019) and Gorssen *et al.* (2021); from 0.24 ± 0.04 to 0.35 ± 0.07 . For FCR and RFI traits, the lower heritabilities for the Pie NN line were related to a lower genetic variance than for Pie, respectively 0.0054 and 0.0104 for FCR, and 3686 and 6667 for RFI.

Heritability estimates for ABC index

For the trait ABC, the heritability for the Pie NN line was consistent with that published by Revilla *et al.* (2022; 0.03 ± 0.016) but we found a slightly higher heritability in the Pie line (0.09 ± 0.03 vs 0.04 ± 0.01). This difference is the result of a lower phenotypic variance in both lines compared to those reported by Revilla *et al.* (2022). In the present study, the data were recorded during a different time period and an improved outlier detection procedure was used on the observations collected by AFS, which reduced the contribution of erroneous measures to the phenotypic variance, and consequently reduced the residual variance when estimating variance parameters.

Genetic correlations between robustness and production traits

The two growth traits (IBW and ADG) were moderately to strongly correlated with R2 and R3. The correlations with IBW showed that growth during post-weaning, i.e., pre-test period, had an impact on the robustness scores evaluated during the fattening period. In this context, Putz

et al. (2019) showed that the genetic correlation of ADG with mortality was close to 0 while the genetic correlation with the number of antibiotic treatments was favorable and strong (from -0.68 ± 0.42 to -0.70 ± 0.13). It seems that the growth of less robust animals is more impacted by environmental perturbations. It is also important to take into account that growth has been a major selection trait in both breeds for over 20 years, and lack of growth or weak body development were major causes of culling at testing. In this situation, an animal's ability to be robust is strongly linked to its ability to express optimal growth regardless of the environment. Nonetheless, even if the correlation is strong, it is different from 1, which implies that the traits R2 and R3 add an additional information regarding the robustness of the animal compared to growth traits. Thus, if selection is made using these traits, they would allow us to improve animal's robustness more than if the selection is made only on growth traits.

There was a moderate and unfavorable relationship between the robustness traits and the FCR, although the precision of the estimates remains low. This could be related to the positive correlation between ADG and FCR, which was affected by the way these two traits were estimated. They were measured over an identical time period for all individuals but were not standardized between starting and finishing weights (ADG 30-110kg). Accordingly, some of the animals tested reached their mature weight before the end of testing period, which led to a drop in feed conversion even if they had previously a strong growth. Within these two pig populations there were two different types of animals with low FCR: those which had a strong growth but did not approach their mature weight during the testing period, and those with a low daily feed intake associated with a low growth. In parallel, the genetic correlations of R2 and R3 with DFI were strong. This could indicate that the most robust animals during the fattening period are not the most efficient because they allocate a part of nutrients to non-productive functions. This antagonism between short-term efficiency and robustness had been put forward by Friggens *et al.* (2017). Genetic correlations between robustness and BF100 were slightly unfavorable, with low precision, particularly in the Pie line. We can suppose that the capacity to be robust could be associated with more important body reserves allowing the animal to face perturbations. The genetic correlations between the robustness traits and the RFI were close to 0 or slightly unfavorable in the Pie and Pie NN lines. For the relation between RFI and robustness, it is hypothesized that selection for low RFI may limit the animals' ability to allocate nutrients to resilience functions for dealing with perturbations (Gilbert *et al.*, 2017). In contrast, several studies have shown, through divergent selection experiments on RFI, that

there can be favorable effects of lines with low RFI on sensitivity to the PRRS virus (Dunkelberger *et al.*, 2015) or on the risk of being culled between 70 days of age and slaughter (Gilbert *et al.*, 2017).

Genetic correlations of robustness traits with the ABC were close to zero and difficult to interpret, due to low precision. The trait based on a dynamic analysis of the evolution of the weight (ABC) approach was relatively independent of the criteria created from the static data (R1, R2, R3). In view of the strong or moderate link between the robustness criteria, the DFI and the FCR, it would be interesting to investigate the link between the dynamics of ingestion or allocation of animals and their ability to cope with disturbances, i.e., their robustness.

The robustness traits that we proposed are built on single measurements represented the effects of the accumulations of good or bad events during the measured period (Friggens *et al.*, 2017).

A dynamic analysis of the data collected by the automatic feeders would make it possible to have an analysis of this accumulation that is dynamic and probably better able to identify the finer criteria of robustness.

CONCLUSION

This study showed that it is possible to set up a selection based on robustness in growing pigs from robustness scores (R2 and R3) calculated from data available routinely on farms. However, the low heritabilities offer limited hope for rapid genetic improvement. The trait R2 would seem the most interesting because it is more heritable and requires less information to be calculated. The introduction of the R2 trait in the breeding goal of paternal lines is relevant but would require further investigation with respect to the potential genetic gain achievable in a multi-trait breeding goal. At this stage the trait R3 is less relevant, but its determination could be upgraded by adding additional information on the various other assistances provided by the breeder, to identify animals that have the ability to express or adapt their production potential without help. In this study, we focused on the evaluation of robustness over a short period of the animal's life, but it is necessary to investigate such traits over the whole lifespan.

DISCLOSURES

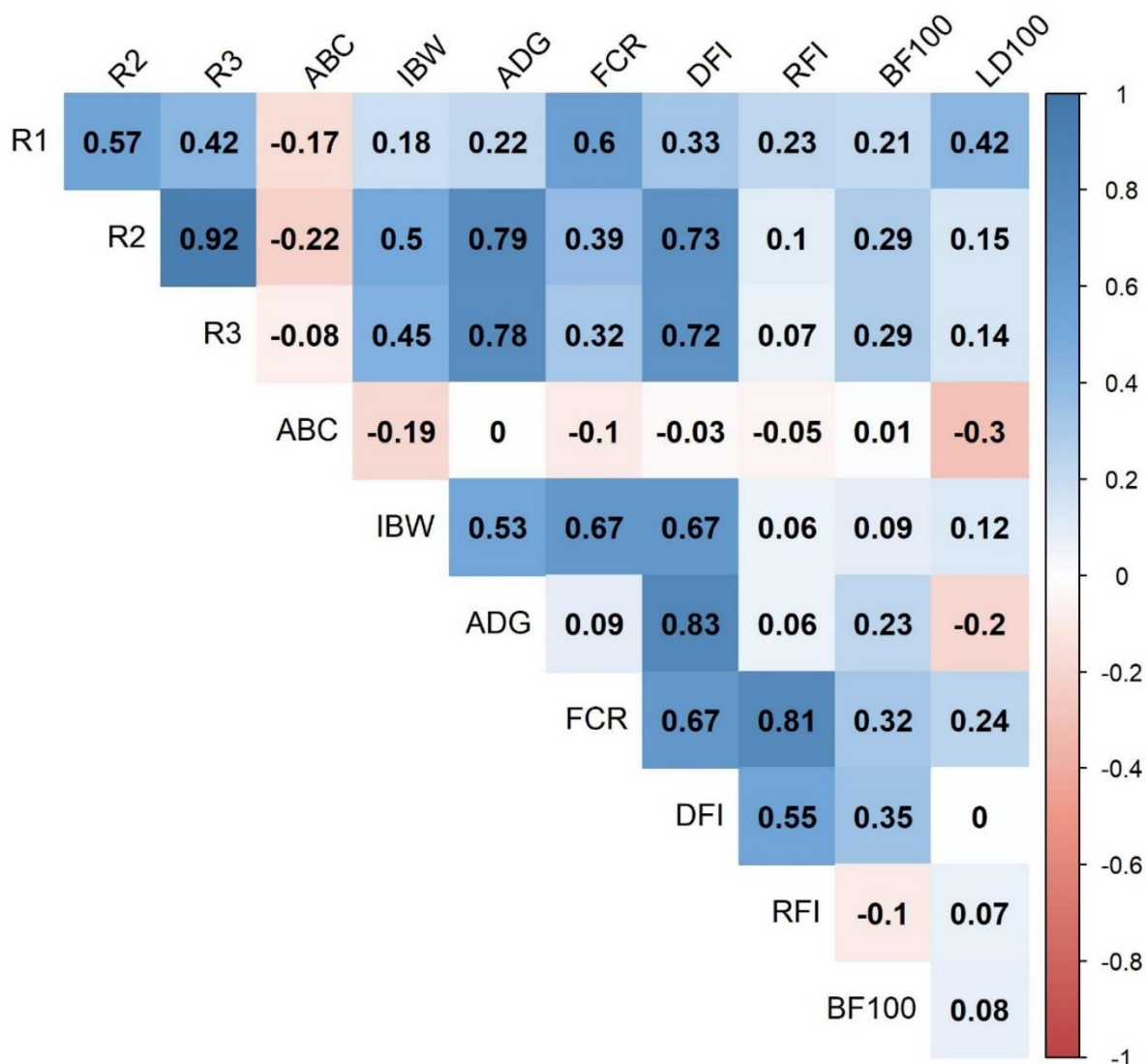
GL and LFG were employed by the company AXIOM. There is no conflict of interest to be declared

SUPPLEMENTARY APPENDIX

Table Appendix 2.1 List of individuals observations performed during the individual test

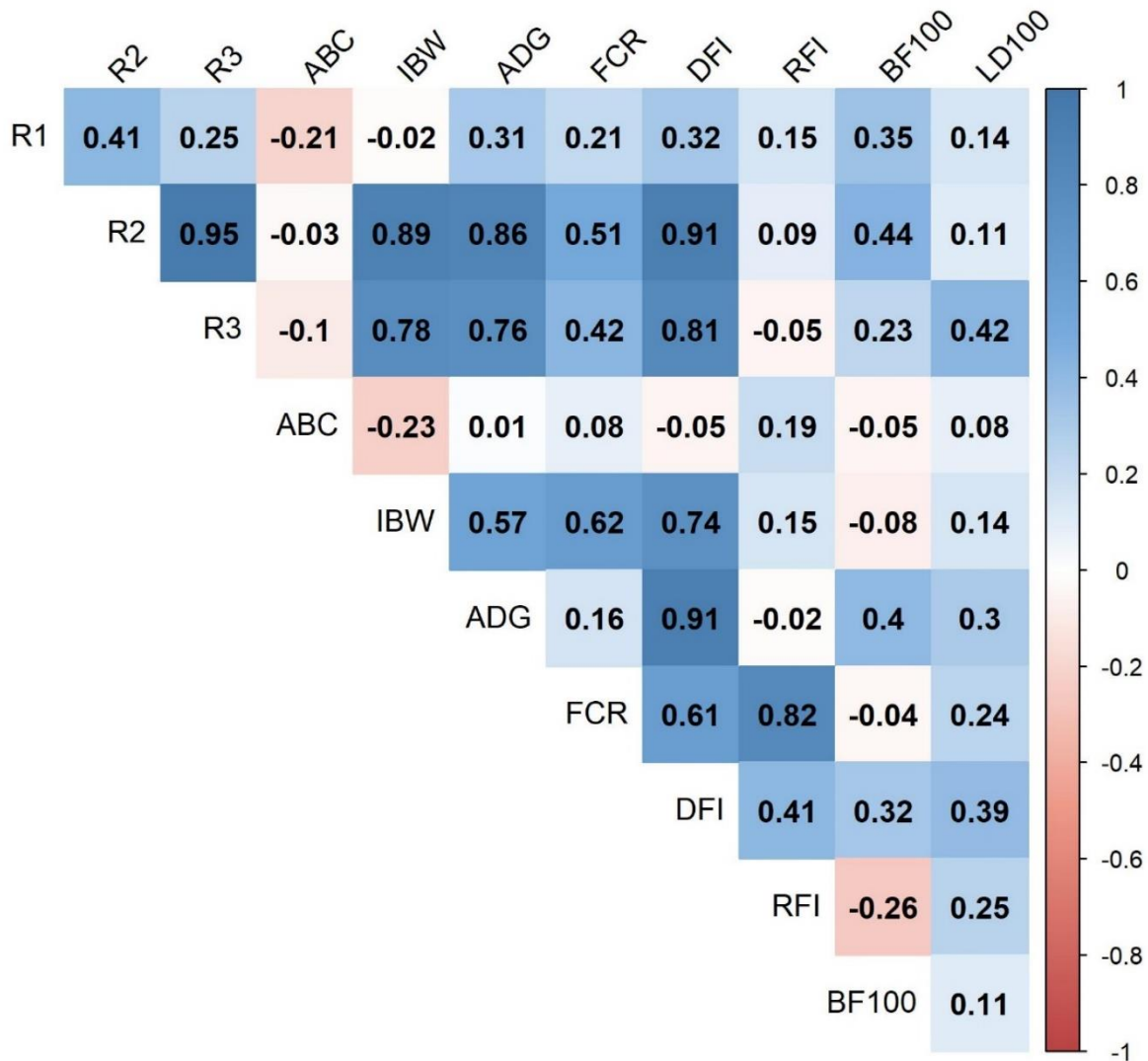
	Observation
Observations considered to define the robustness traits	Abcess Cannibalism Capelet Weak development / Low body condition Callus Shortness of breath Necrotic ear Out of test (testing body weight < 70kg) Shaker
Observations not considered to define the robustness traits	Lack of leg soundness Low and short Conformation / Body development Culard Important conformation Fat animal Asymmetric hooves Teats default Incorrect conformation Hernia

Figure Appendix 2.2 Estimates of genetic correlations (r^2) between robustness (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain line (Pie).



IBW= initial body weight; TBW= testing body weight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; DFI= average daily feed intake; RFI= residual feed intake; BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ABC= resilience index

Figure Appendix 2.3 Estimates of genetic correlations (r^2) between robustness (R1, R2 and R3), ABC and production traits for Piétrain NN line (Pie NN).



IBW= initial body weight; TBW= testing body weight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; DFI= average daily feed intake; RFI= residual feed intake; BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ABC= resilience index

Chapitre 3. Allocation des ressources et robustesse

Un des aspects originaux de ce travail de thèse est d'approcher l'évaluation de la robustesse au travers de l'étude de l'évolution de l'allocation de la ressource énergétique. L'allocation des ressources est le processus de répartition d'une quantité limitée de ressources entre différentes fonctions biologiques. Cela implique que la ressource utilisée pour une activité ne peut pas être utilisée pour une autre activité ou un autre processus au même moment (Friggens *et al.*, 2017). Le concept d'allocation des ressources a été largement théorisé et modélisé dans le contexte des animaux d'élevage et en lien avec la sélection génétique, notamment par Stearns (1992), Beilharz *et al.* (1993), Friggens et van der Waaij (2004), Rauw (2009), Friggens *et al.* (2017) ou bien par Douhard *et al.* (2021). L'allocation des ressources ne peut être dissociée de leur acquisition. L'acquisition définit la collecte des différentes ressources (l'énergie, les nutriments, l'eau...) nécessaires à la survie et à la reproduction (Friggens *et al.*, 2017). Chez les animaux d'élevage, l'acquisition des ressources se résume en général à l'ingestion alimentaire ou énergétique. Chez le porc, les impacts de l'évolution de l'acquisition de la ressource ont été étudiés de manière dynamique en lien avec le phénotypage de la robustesse ou de la résilience (Putz *et al.*, 2019; Nguyen-Ba *et al.*, 2020a). En revanche, à notre connaissance, peu de travaux ont été menés sur la caractérisation de la dynamique d'allocation des ressources chez le porc en engraissement.

Au travers de ce chapitre, l'objectif est de proposer un cadre de travail faisant le lien entre allocation et robustesse chez le porc en croissance, adapté au contexte de l'étude. Dans une première partie, les éléments clés associés à la théorie de l'allocation des ressources sont synthétisés. La seconde partie de ce chapitre se concentre sur la description des besoins du porc en croissance. Dans un troisième temps, un modèle conceptuel d'allocation de l'énergie à la croissance chez le porc en engraissement est proposé à partir des éléments présentés précédemment et des informations disponibles dans le contexte de la sélection. Ce modèle permet ensuite de développer les hypothèses associées à l'évolution de la dynamique d'allocation de la ressource énergétique en lien avec les perturbations environnementales. La

finalité de ce chapitre est de poser les bases nécessaires au développement du modèle d'allocation à partir des données collectées en routine.

3.1 L'acquisition et l'allocation des ressources

3.1.1 L'approche théorique

La théorie de l'allocation des ressources peut être schématisée au travers du « modèle du tonneau » (Rauw, 2009 d'après Weiner, 1992). Le schéma (figure 3.1) représente par des entonnoirs l'acquisition des ressources, l'énergie par exemple, sur lesquels des contraintes s'appliquent en série : ingestion volontaire (FI), digestion (D) et absorption (A). La somme de ces contraintes définit la ressource disponible pour l'organisme. Ces ressources viennent remplir le tonneau et sont ensuite allouées parallèlement aux différentes fonctions : entretien (M), croissance (G) et production ou reproduction (P), contrôlées indépendamment. Ces utilisations de ressources (outputs) par l'organisme sont représentées par des robinets qui peuvent s'ouvrir ou se fermer selon la ressource allouée. Le robinet associé à l'entretien (M) ne peut être complètement fermé du fait du métabolisme basal. Si la somme des utilisations est différente de l'acquisition, l'équilibre est maintenu grâce à la capacité de stockage du système. Sur le long terme, les dépenses énergétiques doivent s'équilibrer avec les apports énergétiques (Weiner, 1992).

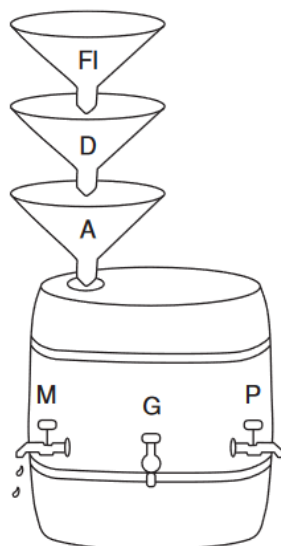


Figure 3.1 Modèle du tonneau représentant l'équilibre énergétique d'un organisme d'après Rauw (2009) adapté de Weiner (1992).

FI : Ingestion Volontaire ; D : Digestion ; A : Absorption ; M : Entretien ; G : Croissance ; P : Production ou Reproduction ; La fuite du robinet M représente le métabolisme basal.

Friggens et van der Waaij (2009) ont proposé une approche simple de la modélisation de l'allocation des ressources pour un animal d'élevage (figure 3.2A). La ressource obtenue par l'animal (R_O), pour un jour donné, est répartie entre deux fonctions : la production (R_{PROD}) et les autres fonctions, notamment la survie et la reproduction (R_{SR}). Dans cet exemple, la proportion de ressource allouée à R_{SR} est représentée par le coefficient c ($0 < c < 1$) et celle allouée à R_{PROD} par $1-c$. La ressource obtenue (R_O) peut être vue comme dépendante des ressources disponibles dans l'environnement dans lequel se trouve l'animal (R_{ENV}) et de son potentiel génétique à acquérir la ressource (R_G ; figure 3.2B). C'est la plus limitante de ces deux composantes qui définit R_O . Si l'environnement est suffisamment abondant, l'animal mange selon son potentiel d'ingestion. A l'inverse, si l'environnement est restrictif, l'animal ingère selon le niveau de ressource disponible. Le modèle peut être amélioré en hiérarchisant la priorisation de l'allocation entre les différentes fonctions.

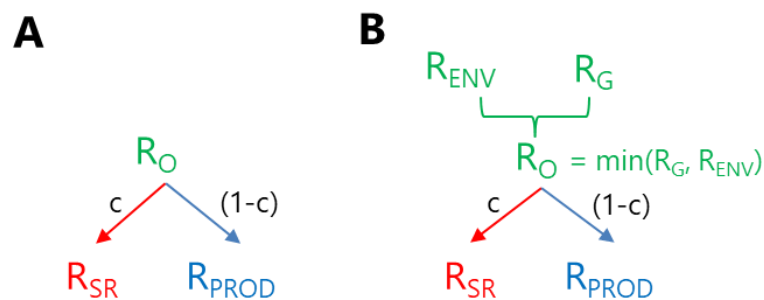


Figure 3.2 Modèles d'allocation des ressources d'après Friggens et van der Waaij (2009).

Le modèle A représente la partition de la ressource disponible R_O entre la production (R_{PROD}) et la survie et le reproduction (R_{SR}). c est la proportion de la ressource allouée à R_{SR} . Le modèle B considère que R_O dépend de la qualité de l'environnement R_{ENV} et la capacité d'acquisition de l'animal.

La figure 3.3 illustre, chez la vache laitière, l'impact de la valeur du coefficient c sur la quantité d'énergie allouée aux fonctions non-productives, gain de poids et entretien, et sur l'énergie allouée à la fonction de production laitière pour une ingestion énergétique fixe de 20Mcal/jour (Friggens *et al.*, 2017). La ligne bleue représente toutes les combinaisons possibles d'allocations entre les 2 fonctions pour une valeur d'ingestion de 20Mcal/jour. Un coefficient $c = 0,5$ correspond à une allocation de 10 Mcal/jour pour la production laitière et de 10 Mcal/jour pour les fonctions d'entretien et de croissance. Une augmentation de la production laitière à énergie ingérée équivalente entraîne une diminution du coefficient c et donc une réduction de la quantité d'énergie allouée aux autres fonctions.

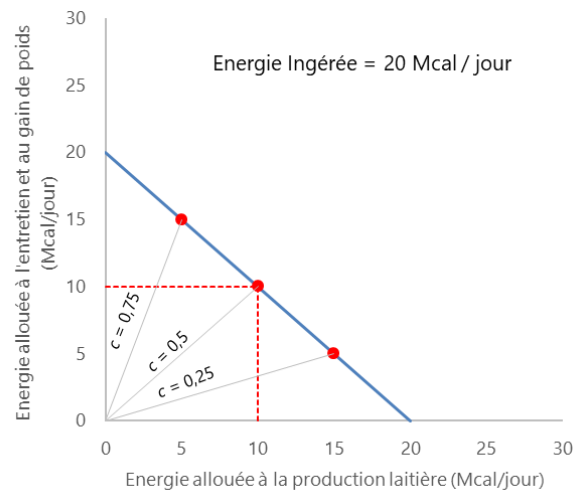


Figure 3.3 Exemple d'allocation de l'énergie ingérée (Mcal/jour) entre la fonction de production laitière et les fonctions non-productives (entretien et gain de poids) chez la vache laitière, d'après Friggens *et al.* (2017). Les points rouges représentent l'énergie allouée à chaque fonction selon la valeur du coefficient c .

c : proportion d'énergie allouée aux fonctions de reproduction et de gain de poids

Si l'acquisition de ressources n'est pas limitante, notamment la capacité d'ingestion, il est possible en théorie d'augmenter la production de l'animal sans pour autant compromettre les autres fonctions. Ce phénomène a été observé historiquement chez la vache laitière où l'augmentation de la production laitière n'a pas eu d'effets négatifs sur le fitness, notamment la reproduction (Phocas *et al.*, 2014). Cette situation est illustrée par la figure 3.4 où l'augmentation de l'énergie ingérée de 20 à 25 Mcal/jour permet un accroissement de la quantité d'énergie allouée à la production laitière de 2,5 Mcal/jour, soit environ 3,4 kg de lait /jour (0,74 Mcal/kg ; Friggens *et al.*, 2017). L'environnement n'étant pas limitant, les autres fonctions bénéficient de la même augmentation de l'énergie qui leur est allouée. Le coefficient d'allocation c n'est pas impacté. Cependant, depuis plusieurs décennies, des corrélations négatives entre production et reproduction sont apparues, du fait d'un plafonnement des ressources disponibles (Phocas *et al.*, 2014). Ce plafonnement peut être lié à une limite physiologique de l'animal (capacité d'ingestion, temps disponible) ou à la disponibilité en qualité et en quantité de la ressource dans l'environnement. Cette situation introduit la notion de compromis (ou « trade-offs ») dans l'allocation des ressources.

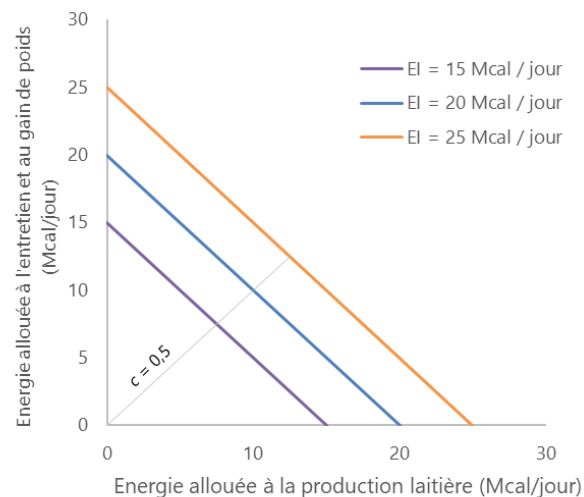


Figure 3.4 Exemple d'allocation de l'énergie ingérée (Mcal/jour) entre la fonction de production laitière et les fonctions non-productives (entretien et gain de poids) chez la vache laitière selon trois niveaux d'ingestion différents, d'après Friggens *et al.* (2017).

3.1.2 Les compromis ou « trade-offs » dans l'allocation

Ces compromis sont causés par l'allocation de ressources limitées entre des caractères en concurrence tels que la reproduction, la croissance somatique ou l'entretien (Rauw, 2009). En effet, les ressources disponibles pouvant être limitantes, l'organisme ne peut pas les répartir de manière optimale sur toutes les fonctions biologiques en même temps. Cette notion de compromis signifie qu'allouer plus de ressources à une fonction entraîne nécessairement une réduction de l'allocation de ces ressources à une autre fonction biologique. Goethe a décrit cette notion de compromis dans un contexte de ressource limitée « *le budget de la nature est fixé, mais elle est libre de disposer de la somme pour toute affectation particulière qui lui plaira. Pour dépenser d'un côté, elle est obligée d'économiser de l'autre* » (Stauffer, 1975). Ce constat a été fait de manière empirique par Darwin (1872 dans Rauw, 2009) : « *Je pense que cela est vrai dans une certaine mesure avec nos animaux domestiques : si la nourriture coule vers une partie ou un organe en excès, elle coule rarement, du moins en excès, vers une autre partie. Il est donc difficile d'obtenir qu'une vache donne beaucoup de lait et s'engraisse facilement* ».

Au cours de sa vie et face aux modifications de l'environnement, l'organisme doit faire des compromis dans l'allocation des nutriments. A titre d'exemple, l'initiation de la lactation chez les mammifères entraîne des modifications importantes dans la répartition des nutriments et le métabolisme afin de répondre aux besoins de la glande mammaire et d'assurer le bon déroulement de la lactation (Bauman et Bruce, 1980). Dans un autre contexte, en cas d'infection, l'activation du système immunitaire, les lésions tissulaires et le stress modifient

l'allocation des nutriments de la fonction de croissance vers les fonctions associées aux mécanismes de défense (Colditz, 2002). Pour faire face, l'individu met en œuvre deux types de mécanismes pour maintenir l'équilibre du système à court et moyen terme : l'homéorhèse et l'homéostasie (Friggens *et al.*, 2010; Sauvant et Martin, 2010).

- L'homéorhèse comprend les mécanismes permettant le fonctionnement métabolique à long terme et le maintien d'une « trajectoire de vie ». Ces mécanismes représentent « les changements orchestrés ou coordonnés du métabolisme afin de soutenir un état physiologique » (Bauman et Bruce, 1980). Elle intègre notamment les fonctions associées à la reproduction et à la croissance. La croissance s'apparente à une phase de maturation permettant à l'individu de se reproduire (Sauvant et Martin, 2010).
- L'homéostasie est associée aux mécanismes de maintien de l'équilibre métabolique de l'individu à court terme face aux différentes perturbations environnementales, permettant notamment sa survie.

Face aux différentes perturbations environnementales, l'apport d'énergie entre les différentes fonctions peut être impacté selon trois stratégies ou par des combinaisons de celles-ci :

- L'acquisition d'énergie dans le système augmente ou diminue mais la proportion allouée à chaque fonction reste plus ou moins stable, entraînant un effet proportionnel ;
- L'acquisition d'énergie et la proportion allouée à chaque fonction sont affectées, entraînant un effet non-proportionnel ;
- L'acquisition d'énergie peut ou être non affectée mais l'énergie est allouée prioritairement à une fonction déterminée au détriment d'autres fonctions, entraînant un compromis (Wieser, 1994). Cette allocation vers une fonction déterminée peut se produire si l'animal a été sélectionné pour allouer une part disproportionnée de ses ressources vers cette fonction, réduisant sa capacité à répondre à d'autres demandes, comme faire face à la maladie ou à un stress (Rauw *et al.*, 1998).

L'allocation doit être approchée dans le temps, en effet au-delà de l'énergie et des nutriments, l'individu peut utiliser la ressource temps pour réaliser des compromis. Par exemple, la durée de l'ancœstrus post-partum chez la vache laitière varie selon l'état d'engraissement et la vitesse de reconstitution des réserves de l'animal (Friggens *et al.*, 2017).

3.1.3 L'allocation dans le contexte de la sélection artificielle

Le génotype de l'individu définit son potentiel de développement corporel, de besoins d'entretien et de reproduction, mais ce potentiel génétique ne peut être exprimé que dans un environnement où les ressources essentielles sont fournies de manière adéquate (Beilharz, 1998). Par conséquent chez les animaux d'élevage, l'amélioration du potentiel de production par la sélection génétique doit être soutenue par une augmentation des ressources disponibles (Beilharz, 1998). Dans les environnements dont les niveaux de ressources sont inférieurs à ceux requis pour exprimer leur potentiel maximal, les fonctions exigeantes en ressources doivent réaliser des compromis, résultant de ces contraintes environnementales. Les animaux qui ont été sélectionnés pour un haut niveau de production tendent à allouer des ressources au détriment d'autres fonctions qui ne sont pas intégrées dans les objectifs de sélection (Rauw *et al.*, 1998). Savietto *et al.* (2015) ont mis en avant ces effets de la sélection sur l'allocation des ressources chez la lapine. Les femelles de la lignée dite « généraliste » étaient capables d'allouer correctement leurs ressources à la production, à la reproduction et à la santé dans des conditions d'élevage non optimales, alors que les femelles de la lignée dite « spécialisée » avec une forte prolificité n'étaient pas en mesure d'allouer suffisamment de ressources à la reproduction et à la santé. En effet, la sélection vers une efficacité de production élevée, c'est-à-dire une production élevée associée à de faibles apports alimentaires, conduit le système vers une situation où les ressources deviennent limitantes (Rauw, 2009). Dans ce cas, l'amélioration du niveau de production grâce à la sélection artificielle n'est plus soutenue par un apport suffisant en ressources (Rauw, 2009).

Pour synthétiser les impacts de la sélection sur la production, Douhard *et al.* (2021) ont proposé un cadre théorique (figure 3.5) représentant trois scénarios d'évolution de la répartition de l'énergie allouée aux fonctions non productives (*energy allocated to maintenance and activity*) pour une même augmentation de la quantité d'énergie allouée à la fonction de production (*energy allocated to productivity*). Dans les scénarios un et deux, l'augmentation de la production est supportée par une augmentation de l'énergie ingérée avec une augmentation (scénario un) ou une stabilité (scénario deux) de la quantité d'énergie allouée à l'entretien et l'activité. Dans le scénario trois, la quantité d'énergie ingérée est contrainte, l'accroissement de la productivité est supporté par une réduction de la quantité d'énergie allouée à l'entretien et à l'activité. Dans les scénarios deux et trois, la réduction de l'énergie allouée aux fonctions non-productives peut être associée à une amélioration de l'efficacité alimentaire à court terme. En

revanche, ces stratégies tendent à augmenter le risque d'altération de la santé et des qualités de reproduction pouvant entraîner une dégradation de l'efficacité alimentaire à long terme (Douhard *et al.*, 2022). Cette représentation illustre que dans le cadre d'une sélection axée uniquement sur un ou des phénotypes associés à la production, il est complexe d'anticiper les effets sur la capacité d'ingestion et sur les coefficients d'allocation entre les fonctions.

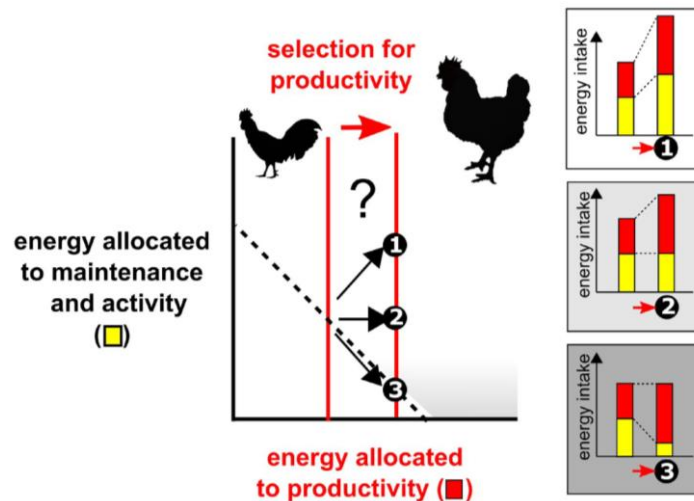


Figure 3.5 Impacts d'une sélection pour une augmentation donnée de la productivité sur l'énergie allouée à l'entretien et à l'activité (*energy allocated to maintenance and activity*; Douhard *et al.*, 2021).

Les voies 1 et 2 représentent une augmentation de l'ingéré énergétique avec une augmentation (1) ou une stabilité de l'énergie allouée à l'entretien et à l'activité. La voie 3 représente une stabilité de l'énergie ingérée et une réduction de l'énergie allouée à l'entretien et à l'activité. La zone grisée représente l'intensité du compromis réalisé.

Energy allocated to productivity : énergie allouée à la fonction productive

Energy intake : ingéré énergétique

Chez le porc, l'amélioration de l'efficacité de la croissance est un axe majeur, qui peut être sélectionné à l'aide de deux critères : soit l'indice de consommation (IC), c'est-à-dire le ratio entre l'ingestion de l'animal et sa croissance sur une même période, soit la consommation moyenne journalière résiduelle (CMJR). La CMJR est la valeur résiduelle de la régression de la consommation moyenne journalière (CMJ) sur les besoins estimés de production et d'entretien de l'individu (Saintilan *et al.*, 2013). La résiduelle de la CMJ peut être vue comme une approche représentant la part de l'aliment ingéré allouée aux fonctions non-productives. La sélection sur l'efficacité dans l'utilisation des ressources au cours d'une période courte à l'échelle de la vie de l'animal, la période de croissance juvénile, tend à provoquer un antagonisme entre l'efficacité et la robustesse (Friggens *et al.*, 2017).

3.1.4 Quel lien entre robustesse et allocation ?

La diffusion d'animaux avec un haut potentiel de production, issus de populations sélectionnées dans des environnements favorables, dans des environnements plus contraignants tend à augmenter l'apparition de problèmes de fitness (Beilharz et Nitter, 1998). Ce phénomène peut être associé à une interaction entre le génotype et l'environnement. Un animal robuste est un animal qui peut allouer une partie de ses ressources à la bonne fonction au bon moment (Friggens *et al.*, 2017). De ce fait, une approche monocritère de la robustesse ne peut être satisfaisante. A titre d'exemple dans une approche monocritère, une vache qui maintient sa production laitière face à la diminution de la disponibilité des nutriments est considérée comme robuste, alors que pour faire face, elle doit détourner les nutriments depuis d'autres fonctions vitales. En revanche, cette approche ne prend pas en compte la conséquence de ce maintien : une vache qui maintient sa production laitière en réduisant sa fonction immunitaire est nettement moins robuste que celle maintenant sa production laitière en réduisant son taux de croissance (Friggens et van der Waaij, 2004). Le développement de modèles d'allocation des ressources permet donc d'explicitier l'évolution de la répartition des ressources entre différentes fonctions dans le temps, d'identifier les compromis dans l'allocation et de tendre vers une approche multicritères de la robustesse (Friggens et van der Waaij, 2004).

A l'opposé, Gilbert *et al.* (2017) n'ont pas mis en avant d'antagonisme chez le porc entre l'efficacité alimentaire en engraissement et la robustesse après neuf générations de sélection divergente pour la réduction de la CMJR dans des conditions conventionnelles. La sélection pour une faible CMJR n'a pas compromis la capacité des animaux à faire face aux challenges aussi bien en conditions conventionnelles que sous optimales (Chatelet *et al.*, 2018). Ce constat qui semble aller à l'encontre de la théorie de l'allocation des ressources reste difficile à expliquer.

3.2 Le porc en croissance

La croissance est la fonction nécessitant le plus de ressources au début de la vie, tandis que les fonctions associées à la reproduction et à la lactation deviennent prépondérantes à l'âge adulte (Friggens *et al.*, 2017). La phase de croissance intègre la période depuis la naissance jusqu'à ce que l'animal atteigne son poids à maturité. Dans une population de porcs croisés Large-White x Landrace x Piétrain, Misiura *et al.* (2021) ont estimé le poids à maturité des animaux à

221±82.2 kg. Un animal non mature investit majoritairement ses ressources dans la croissance et de manière minimale dans les fonctions associées à la reproduction. Une fois qu'il atteint son poids à maturité, c'est la situation inverse, la fonction de croissance devenant minimale (Friggens et van der Waaij, 2009). Dans le cadre de ce projet, nous nous focaliserons principalement sur la période entre 35 et 110 kg du fait des informations disponibles.

La croissance est un phénomène complexe qui est piloté par d'un côté la régulation de l'ingestion, acquisition de la ressource, et de l'autre côté par l'utilisation des nutriments, allocation de la ressource (van Milgen *et al.*, 2008). Dans cette approche, chaque individu possède un potentiel génétique d'acquisition et d'allocation des ressources, la croissance de l'animal étant la conséquence de ces deux éléments (« pull effect » ; Emmans, 1997). D'un autre point de vue, chaque individu a un potentiel génétique associé à sa croissance, générant des besoins énergétiques (« pull effect »). Ces besoins chez le porc en engraissement peuvent être fractionnés en des besoins énergétiques d'entretien, des besoins liés à une activité physique additionnelle et des besoins énergétiques de production (Noblet *et al.*, 2016).

3.2.1 L'ingestion

L'utilisation des nutriments est un phénomène dynamique impliquant une interaction entre l'animal et son aliment (van Milgen *et al.*, 2008). La question associée à cette interaction est : est-ce que l'animal se développe parce qu'il mange ou bien est-ce qu'il mange pour répondre à un besoin de croissance ? (Halas *et al.*, 2018). La première hypothèse suppose que l'animal a un potentiel génétique lié à sa capacité d'ingestion. La seconde suggère que l'animal a un potentiel génétique associé à la croissance et que son ingestion volontaire est pilotée par la réponse aux besoins nutritionnels de sa croissance. L'expression du potentiel ou du besoin d'ingestion, selon l'hypothèse retenue, peut être limitée par des causes environnementales telles que les caractéristiques de l'aliment (densité énergétique, appétence ; van Milgen *et al.*, 2008) ou bien la température ambiante (Quiniou *et al.*, 2000; figure 3.6).

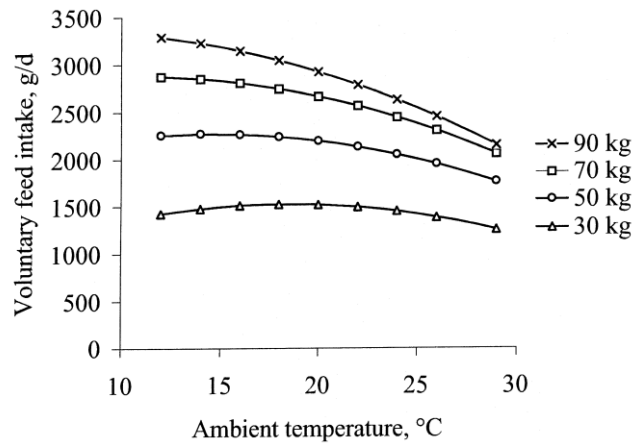


Figure 3.6 Effet de la température ambiante sur l’ingestion volontaire d’aliment chez le porc à différentes valeurs de poids vif (Quiniou *et al.*, 2000).

3.2.2 L’énergie disponible

La ressource énergétique provient des aliments ingérés et potentiellement de la mobilisation des réserves. La concentration des aliments peut être exprimée selon plusieurs valeurs énergétiques, notamment en énergie métabolisable (EM) ou en énergie nette (EN). L’utilisation de l’énergie chez le porc en croissance est décrite dans la figure 3.7 (Le Sciellour, 2019). La différence entre les valeurs d’énergie métabolisable et nette correspond à la prise en compte de l’utilisation de l’énergie pour les besoins associés à l’extra chaleur et à l’activité physique. La transformation de EM en EN dépend de la concentration en différents nutriments de l’aliment ingéré (lipides, amidon, sucres... ; (van Milgen *et al.*, 2008). Le rendement moyen d’utilisation de l’EM en EN est de l’ordre de 74% quel que soit le stade physiologique (Noblet *et al.*, 2016).

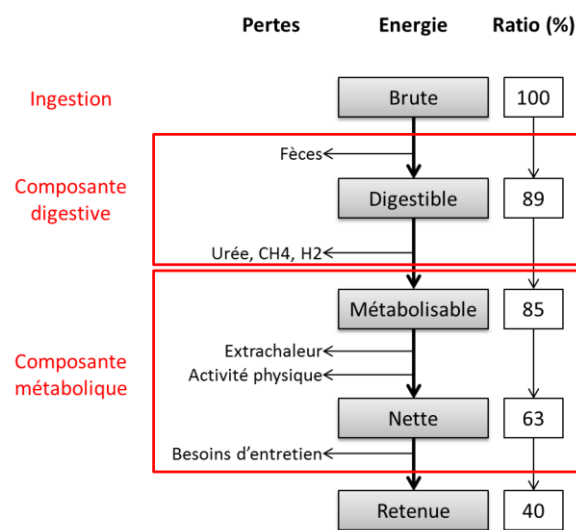


Figure 3.7 Utilisation de l’énergie ingérée chez un porc en croissance et composantes de l’efficacité alimentaire, d’après Le Sciellour (2019).

3.2.3 Les besoins énergétiques

Chez le porc en croissance, l'énergie peut être répartie entre deux fonctions : la fonction d'entretien et d'activité et la fonction de croissance. Dans un objectif de modélisation, l'énergie nécessaire à chaque fonction peut être associée à un besoin.

Les **besoins d'entretien** couvrent le métabolisme de base de l'animal et ses besoins associés à sa thermorégulation, à son activité et à sa santé (Le Sciellour, 2019). Les besoins énergétiques d'entretien sont proportionnels au poids métabolique (PM) du porc, estimé à partir du poids vif (PV) à la puissance 0,60 pour le porc en croissance et 0,75 pour la truie en production (Noblet *et al.*, 2016). Ces besoins d'entretien peuvent varier selon le sexe et le type génétique concerné. Cependant, ces paramètres ont un impact limité sur le besoin total en énergie de l'individu (Noblet *et al.*, 1999). En moyenne, ils sont estimés à 1,05 MJ d'EM/kg PM (Noblet *et al.*, 1999). Les besoins d'entretien journaliers (BE en MJ/j) en EN peuvent être calculés de la manière suivante : $BE = 0,74 * 1,05 * PV^{0,60}$. En cas d'inflammation subclinique, ces besoins d'entretien peuvent s'accroître d'environ 10% en lien avec l'augmentation des dépenses énergétiques liées à la réponse inflammatoire ou immunitaire (Campos *et al.*, 2014).

Les **besoins de croissance** sont liés à l'importance des dépôts musculaires et adipeux dont le coût énergétique peut varier du simple au triple (Noblet *et al.*, 2016). La sélection pour la réduction de l'adiposité des porcs à l'abattage, via l'épaisseur de lard dorsal, est une voie très efficace pour réduire le coût énergétique de la croissance. En effet d'après Noblet et Van Milgen (2013), les densités en énergie métabolisable sont de 8,5 à 10,5 MJ/kg de tissu de maigre et de 31 à 33 MJ/kg de tissu gras.

3.2.4 INRAPorc® : une approche de modélisation de la croissance chez le porc

Plusieurs outils ont été développés afin de modéliser le lien entre les nutriments ingérés et la croissance chez le porc, notamment INRAPorc® (van Milgen *et al.*, 2008). Cet outil permet de modéliser l'expression du potentiel de croissance d'un individu ou d'un groupe en conditions non-contraignantes de stress ou sanitaires, à partir des apports en énergie et en nutriments. Dans cette approche, c'est l'ingestion qui pilote la croissance. L'utilisation métabolique des nutriments (figure 3.8) génère des dépôts quotidiens de protéines et de lipides qui représentent le gain de poids journalier.

Ces dépôts quotidiens s'accumulent dans une masse protéique et une masse lipidique, permettant de déterminer le poids vif de l'individu et ses caractéristiques corporelles. Ces caractéristiques corporelles peuvent être évaluées par les épaisseurs dorsales de muscle et de lard. Le modèle se base sur l'allocation de l'EN disponible après le dépôt protéique, incluant le coût énergétique du dépôt protéique, entre les besoins d'entretien et d'activité physique et l'excédent déposé sous forme de lipides. D'autres fonctions associées au comportement ou à la santé ne sont pas prises en compte dans le modèle.

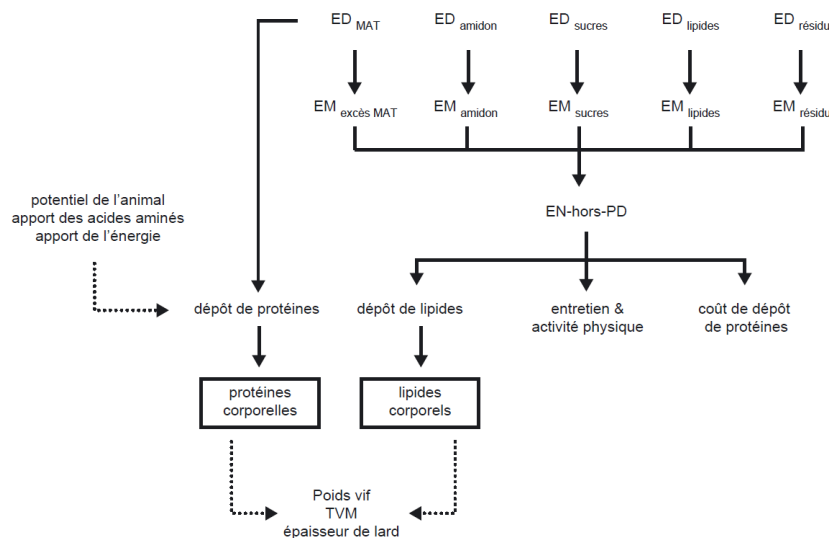


Figure 3.8 Représentation de l'allocation de l'énergie chez le porc en croissance dans INRAPorc® d'après Van Milgen *et al.* (2005).

3.3 Approche conceptuelle de l'acquisition et d'allocation de l'énergie

La construction d'un modèle conceptuel d'acquisition et d'allocation a permis d'associer les différentes connaissances développées précédemment afin de représenter schématiquement les flux d'énergie chez le porc en croissance. Deux approches ont été abordées dans les parties précédentes afin de caractériser la dynamique de croissance chez le porc. Une première basée sur la théorie de l'allocation où la croissance est une conséquence du potentiel génétique d'acquisition et d'allocation. Une seconde où c'est le potentiel génétique de croissance qui définit les besoins de l'animal. Ce modèle a été développé en tenant compte du contexte de l'étude et des informations disponibles. Dans un second temps, les impacts des perturbations environnementales sur ce modèle ont été identifiés et ont permis de développer les hypothèses associées à la caractérisation de la robustesse. Cette partie a été une étape importante du travail de thèse nécessaire à la construction d'un modèle numérique.

3.3.1 Le contexte de l'étude

Ce projet est basé sur les informations collectées sur les porcs mâles élevés dans la station de testage AXIOM (Azay-sur-Indre ; France). La finalité de cette station est de contrôler une partie des mâles des différentes lignées AXIOM (Piétrain pp, Piétrain NN, Duroc, Large-White, Landrace) issus des différents élevages de sélection. Les animaux sont transférés depuis leur élevage de naissance vers la station de testage après le sevrage à un âge moyen de 30 jours (figure 3.9).

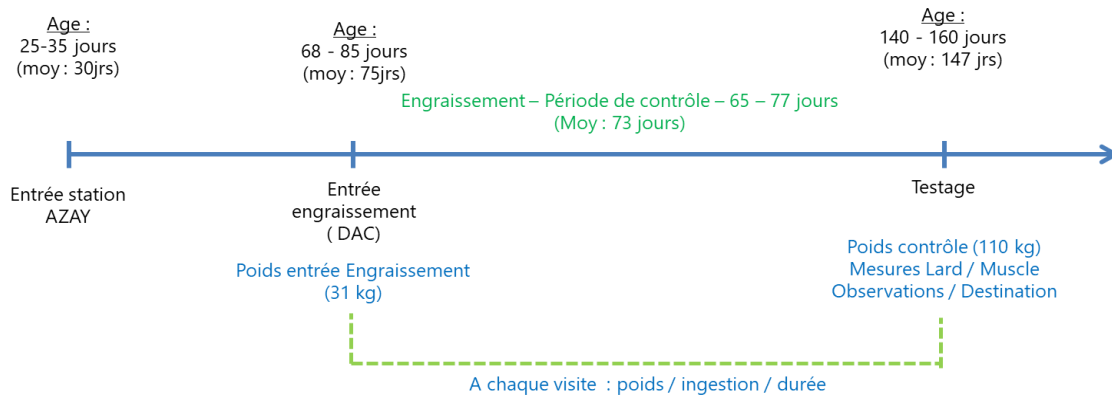


Figure 3.9 Protocole de contrôle des animaux en station.

Le protocole et les conditions d'élevage sont détaillées dans l'article présenté dans le Chapitre 2. A en moyenne 75 jours d'âge, les animaux sont transférés dans les salles d'engraissement équipées de distributeurs automatiques de concentrés (DAC ; figure 3.10.) permettant une évaluation de chaque individu sur l'efficacité alimentaire. Les animaux sont nourris à volonté. Le contrôle individuel a lieu à l'âge de 147 jours en moyenne afin de collecter différentes mesures (poids, épaisseurs de lard et de muscle, observations) afin de réaliser l'indexation génétique BLUP (Best Linear Unbiased Prediction) et de sélectionner les animaux destinés aux centres d'insémination artificielle. La suite de l'étude se focalisera sur la phase d'engraissement entre environ 35 et 110 kg.

Les DAC permettent l'enregistrement de la quantité d'aliment ingérée, de la durée de présence ainsi que du poids de l'animal à chacune de ses visites dans la machine. L'ingestion de l'aliment représente l'acquisition de la ressource par l'animal. Le poids vif est quant à lui associé à l'expression de la fonction de croissance. La suite de cette partie a pour objectif de faire le lien entre ces deux variables. Ce travail s'est basé sur les flux d'énergie entre les différentes fonctions et n'a pas intégré les autres nutriments entrant en jeu dans la croissance (protéines, acides-aminés, minéraux ; Noblet *et al.*, 2016).



Figure 3.10 Distributeur automatique de concentré (DAC) Nedap PPT (Nedap N.V.; Groenlo, the Netherlands)

3.3.2 Le modèle conceptuel : l'acquisition

L'objectif de ce modèle est de présenter le flux de matière entre l'ingestion et l'énergie disponible pour les différentes fonctions, ainsi que les différents éléments de régulation entrant en jeu (figure 3.11). La donnée d'entrée de ce modèle est l'ingestion journalière de l'animal (g/jour) qui peut être elle-même décomposée en une durée d'ingestion (s/jour) et une vitesse d'ingestion (g/s). Au cours du temps de la période étudiée, l'ingestion journalière vient s'additionner dans un compartiment fictif avec les ingestions des jours précédents. L'ingestion journalière est régulée par deux contraintes que sont l'ingestion souhaitée et l'ingestion possible (Friggens et van der Waaij, 2009). L'ingestion souhaitée d'un animal dépend de son potentiel génétique d'ingestion (Halas *et al.*, 2018) mais aussi de son degré de maturité (Lewis et Emmans, 2020). L'ingestion possible, ou permise par l'environnement, correspond aux conditions environnementales qui permettent ou non de réaliser l'ingestion souhaitée. Les perturbations rencontrées par l'animal peuvent impacter l'ingestion possible : pathogènes, température, comportement au sein du groupe. En lien avec ce phénomène, une première hypothèse peut être émise : **une perturbation entraîne une variation de l'ingestion.**

Cet aliment ingéré passe ensuite par les processus de digestion et d'absorption. Ces étapes ont un impact sur la quantité d'énergie disponible pour l'animal. Tout comme pour l'ingestion, il y a probablement une capacité propre à chaque individu à digérer/absorber les différents

nutriments de l'aliment et une capacité permise par l'environnement en lien avec son microbiote et les caractéristiques de l'aliment (Déru *et al.*, 2020). Etant donné l'absence de mesure à l'échelle individuelle sur les processus de digestion et d'absorption dans le cadre de ce projet, il a été décidé de se baser sur la valeur d'EN des aliments ingérés, fournie par le fabricant d'aliment (AGRIAL, Caen, France). Cette densité énergétique permet d'estimer une ingestion journalière d'EN (MJ/jour) disponible pour être allouée à différentes fonctions. L'énergie nette ingérée s'accumule au cours du temps dans un compartiment fictif.

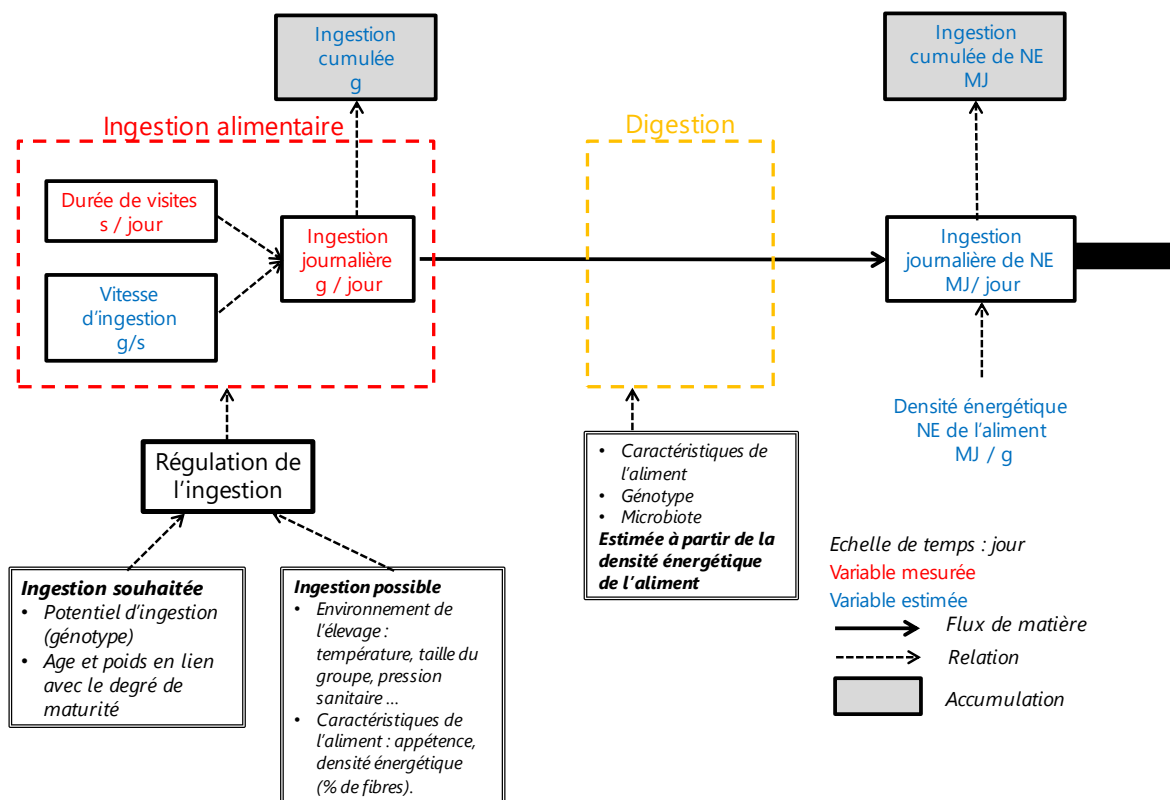


Figure 3.11 Modèle d'acquisition des ressources chez le porc en engraissement

3.3.3 Le modèle conceptuel : l'allocation

Ce second modèle, présenté dans la figure 3.12, représente l'allocation journalière de l'énergie nette disponible (MJ/jour) issue du processus d'acquisition. D'après les éléments présentés au début de ce chapitre, l'énergie nette est allouée entre des fonctions liées à l'entretien, à la croissance (dépôts protéiques et lipidiques) et à d'autres fonctions telles que la santé ou la thermorégulation. Les dépôts lipidiques et protéiques journaliers (g/jour) sont les composantes du gain de poids journalier de l'animal.

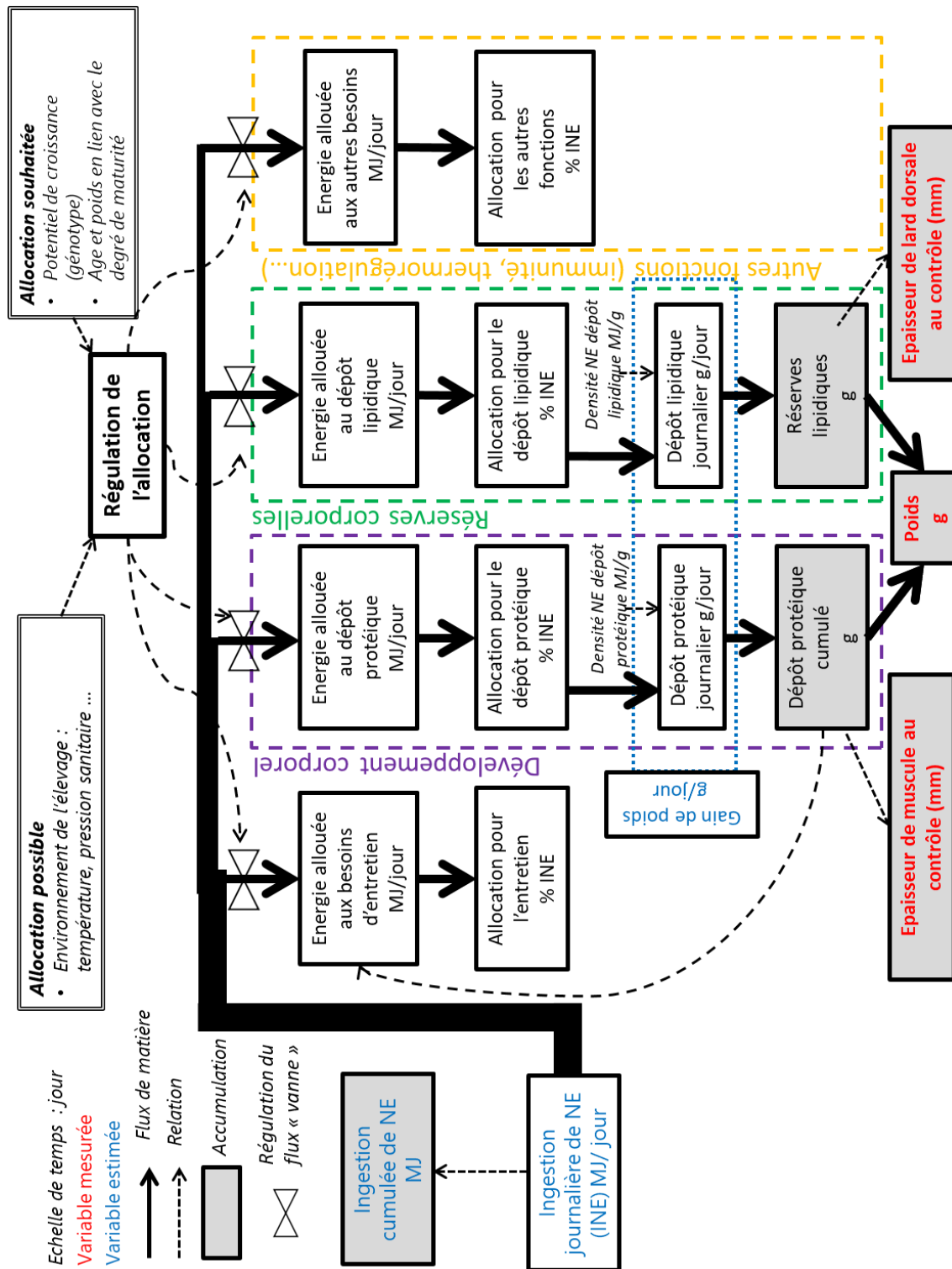


Figure 3.12 Modèle d' allocation des ressources chez le porc en engraissement

Ces dépôts journaliers viennent s'accumuler au cours du temps dans deux compartiments distincts (g) qui sont les composantes du poids de l'animal (g). Dans le contexte de l'étude, seul le poids vif est mesuré de manière dynamique, ne permettant pas de connaître de manière dynamique l'évolution de chaque compartiment. Potentiellement, les valeurs des deux compartiments protéiques et lipidiques pourraient être estimées le jour du contrôle, vers 150 jours d'âge, à l'aide des mesures d'épaisseurs du muscle *longissimus dorsi* et de lard dorsal. L'allocation de l'énergie à l'entretien correspond à la couverture des besoins associés dans des conditions environnementales non perturbées. Etant donné la difficulté d'évaluer la quantité d'énergie allouée à l'entretien de manière dynamique, elle peut être estimée sur la base des besoins d'entretien. Ces besoins peuvent être estimés à partir du poids métabolique sur la base de l'équation proposée par Noblet *et al.* (1999), même s'il agit d'une estimation moyenne et qu'il existe une variabilité entre sexes et races. L'allocation aux autres fonctions peut être décrite comme l'énergie nette affectée au-delà des apports à un entretien « normal » pour faire face à une perturbation de l'environnement ou à un challenge. Nous pouvons supposer que la proportion de l'énergie totale disponible allouée à chaque fonction est régulée par une « vanne » qui l'augmente ou la diminue au cours du temps. A l'instant t , la somme des quantités allouées à chaque fonction doit être égale à la quantité d'énergie totale disponible. La mobilisation des réserves lipidiques, permettant une augmentation de l'énergie nette disponible, n'a pas été intégrée au modèle. En effet, la mobilisation des réserves corporelles, en dehors du glycogène, est rare chez les animaux en croissance (van Milgen et Noblet, 2003). Néanmoins en cas d'ingestion nulle, l'animal mobilisera ses réserves corporelles pour allouer l'énergie nécessaire aux fonctions d'entretien (van Milgen et Noblet, 2003). Cette modulation suppose qu'il existerait une régulation dans la répartition de l'énergie qui serait liée d'une part à une allocation souhaitée, dépendante des caractéristiques de l'individu, et d'autre part à une allocation permise par l'environnement. La répartition de l'énergie entre les différentes fonctions est donc un processus dynamique évoluant selon le degré de maturité de l'animal et selon les contraintes environnementales auxquelles il doit faire face. Une deuxième hypothèse peut être posée : **une perturbation entraîne une variation de l'allocation de l'énergie.**

3.3.4 Les hypothèses et les perspectives

Sur la base de cette approche conceptuelle, deux hypothèses ont été émises quant à la réaction d'un porc en croissance face à une ou des perturbations environnementales :

- 1) **Une perturbation entraîne une variation de l'ingestion ;**
- 2) **Une perturbation entraîne une variation de l'allocation de l'énergie.**

Ces deux hypothèses peuvent être représentées sur le modèle simplifié en figure 3.13 faisant le lien entre l'acquisition et l'allocation de l'énergie chez le porc en croissance.

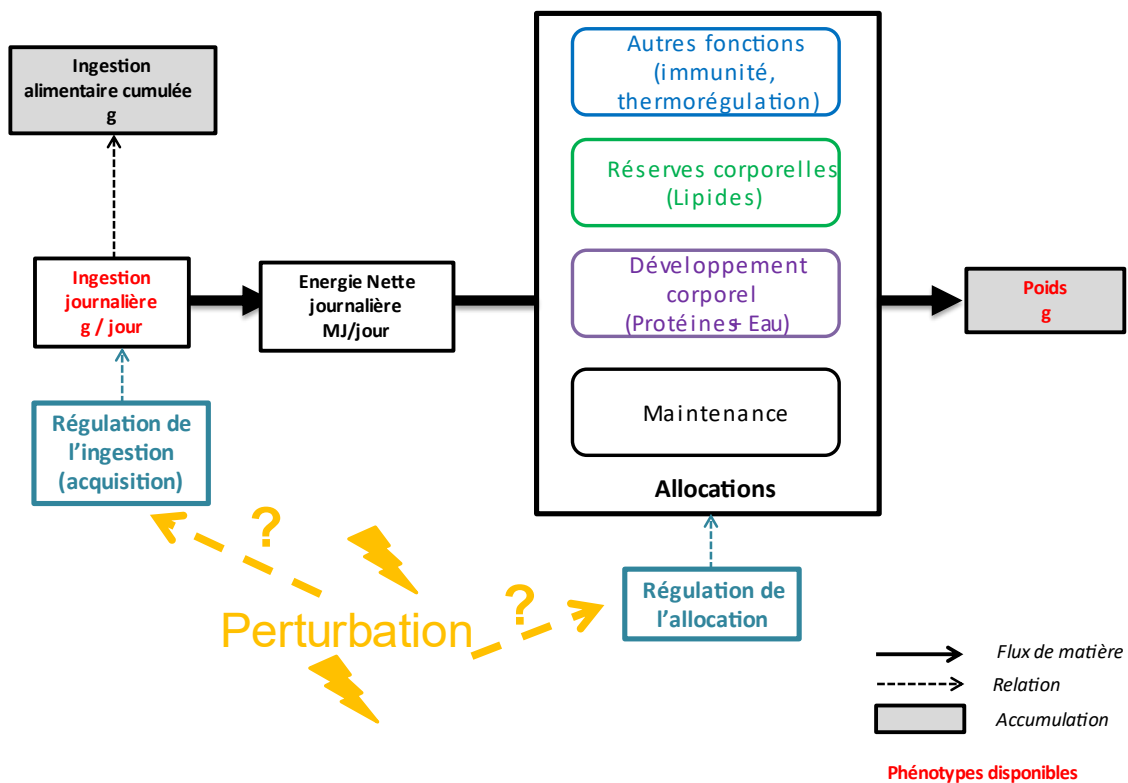


Figure 3.13 Modèle simplifié d'acquisition et d'allocation des ressources chez le porc en croissance.

L'impact des conditions environnementales sur l'ingestion a été largement étudié chez le porc principalement les effets de la température (Quiniou *et al.*, 2000; Renaudeau *et al.*, 2012) et de la maladie (Kyriazakis *et al.*, 1998). La quantification de la robustesse ou de la résilience au travers de l'analyse des variations dans l'ingestion a été étudiée depuis quelques années. Nguyen-Ba *et al.* (2020a) ont approché le sujet en modélisant la courbe d'ingestion théorique de l'individu et en la comparant avec son ingestion réalisée afin de quantifier la résistance et la résilience de chaque individu. Cette approche nécessite de détecter des perturbations qui peuvent être parfois difficiles à identifier dans les milieux de sélection. Putz *et al.* (2019) ont défini des indicateurs de résilience sur la base des variations de l'ingestion et de la durée

d'ingestion de la trajectoire réalisée par l'individu sans pour autant détecter les perturbations associées. Cette méthode a été déclinée dans d'autres études et dans des milieux différents (Homma *et al.*, 2021; Bierman *et al.*, 2022). Au-delà de l'ingestion, des modèles proches ont été développés pour être appliqués à d'autres variables temporelles comme le poids vif, la production laitière ou la production d'œufs (Berghof *et al.*, 2019b; Ben Abdelkrim *et al.*, 2021; Revilla *et al.*, 2022; Bedere *et al.*, 2022). Ces travaux ont abordé principalement la caractérisation de la robustesse ou de la résilience au travers de l'analyse d'une variable de production.

Il est mathématiquement et conceptuellement difficile d'aborder les deux hypothèses de manière concomitante. Ce projet s'est principalement concentré sur la deuxième hypothèse avec pour objectif de quantifier la robustesse à partir des variations dans l'allocation. Un des aspects originaux de ce travail est de développer une approche basée sur plusieurs variables analysées de manière concomitante. Cette dynamique d'allocation peut être caractérisée par l'évolution de la relation entre l'ingestion cumulée disponible pour la croissance et le gain de poids vif cumulé au cours du temps, à partir des données mesurées par les DAC. La modélisation de cette relation a été traitée dans les chapitres 4 et 5. Le chapitre 4 porte sur la validation des données temporelles enregistrées par les DAC. Le chapitre 5 aborde quant à lui la construction du modèle d'allocation basé sur ces données.

Chapitre 4. Acquisition et validation des données

L'objectif de ce chapitre est de présenter la procédure mise en œuvre pour réaliser le prétraitement des données issues des DAC en vue de les utiliser dans la construction du modèle d'allocation. En effet, la qualité des approches de modélisation est dépendante de la qualité des données utilisées. La difficulté du contrôle de la qualité des données est d'identifier les données aberrantes liées aux DAC et de les corriger si nécessaire, tout en conservant la variabilité propre à chaque individu. De plus, les énormes quantités de données générées par les DAC nécessitent le développement de procédures automatisées. A titre d'exemple au sein d'AXIOM, les 160 DAC (Nedap N.V. ; Groenlo ; The Netherlands) installés à la station de testage et dans un élevage de sélection ont permis de contrôler, entre septembre 2015 et septembre 2022, 42252 animaux générant plus de 39 millions d'enregistrements. Un enregistrement, nommé aussi visite dans la suite de ce chapitre, correspond à la détection de la puce RFID (Radio Frequency IDentification) d'un animal par un DAC permettant la mesure de son poids et de son ingestion alimentaire (figure 4.1).



Figure 4.1 Schéma de fonctionnement d'un DAC. Le DAC est équipé de deux pesons : un premier permet de mesurer le poids d'aliment dans l'auge, le second de mesurer le poids de l'animal. L'identification se fait à l'aide de la puce RFID de l'animal. (Source : Nedap N.V., Groenlo, The Netherlands).

Pour la suite de ce manuscrit, seules les données issues des mâles Piétrain NN contrôlés à la station de testage d'Azay-sur-Indre, entre le 1er septembre 2015 et le 1er avril 2022, ont été utilisées, soit 7432 animaux et 4885738 visites.

4.1 Les données brutes

Les données brutes issues de chaque visite d'un animal dans un DAC sont enregistrées dans le cloud Vélos® de Nedap. Le système Nedap n'effectue pas d'élimination ou de précorrection des données. Les enregistrements sont téléchargés quotidiennement par AXIOM sous format csv pour ensuite être importés dans une base de données Microsoft SQL Server. Chaque ligne du fichier csv correspond à la visite d'un animal donné dans un DAC donné et comprend les informations suivantes :

- *IDP* : identifiant du transpondeur RFID ;
- *DAC* : identifiant du DAC ;
- *DATE* : date de la visite ;
- *HEURE* : heure de la visite ;
- *DUR* : temps de présence dans le DAC (s) ;
- *POIDS* : poids de l'animal (g) ;
- *ING* : ingestion d'aliment (g).

Dans la base de données Microsoft SQL Server, ces informations sont consolidées avec certaines données issues d'autres bases de données AXIOM :

- *ANL* : numéro national de l'animal (16 caractères) ;
- *SEXE* : sexe de l'animal ;
- *RACE* : lignée de l'animal ;
- *ELV* : élevage de mesure ;
- *DATN* : date de naissance ;
- *BANDE* : numéro de la bande d'élevage ;
- *DATE_EN* : date d'entrée en nurserie ;
- *DATE_EE* : date d'entrée en engraissement ;
- *DATE_FIN* : date de contrôle individuel ;
- *PEN* : poids entrée nurserie, mesuré lors de l'arrivée des animaux à la station ;
- *PEE* : poids entrée engraissement, mesuré lors du transfert des animaux ;
- *PFE* : poids au contrôle individuel ;
- *BANDE_DAC* : association identifiant du DAC au sein d'une BANDE.

4.2 Validation et correction des données

L'ensemble de la procédure de contrôle et de correction des données issues des DAC a été réalisée à l'aide du programme SAS® (SAS Institute Inc., 2013). La procédure et les différents seuils d'exclusion des mesures ont été définis selon une approche « essai-erreur » (« trial and error ») afin d'exclure les données potentiellement aberrantes sans pour autant supprimer la variabilité intra et inter individus.

4.2.1 Validation et correction à l'échelle de la visite

A ce stade, un enregistrement correspond à la visite z d'un animal (ANL) i au cours d'une journée de contrôle t dans un DAC. Un premier contrôle a été réalisé pour supprimer les enregistrements z ne respectant pas certaines règles :

- Absence du numéro IDP (perte du transpondeur par l'animal i , problème d'antenne) ;
- Absence de correspondance entre le numéro IDP et le numéro de l'animal i ;
- Si la date de mesure ($DATE_i$) pour l'animal i est antérieure à la $DATE_EE_i$ ou postérieure à la $DATE_FIN_i$ (mesures en dehors de la période de contrôle) ;
- La $DATE_i$ est égale à $DATE_EE_i$ (journée de mesure incomplète lors du transfert) ou à $DATE_FIN_i$ (jour de contrôle des animaux, stress lors de la manipulation) de l'animal i .

Les variables numéro du jour de contrôle t ($JOUR_{it}$), nombre de jours de mesures (NB_MES_i), nombre de jours sans mesures ($NB_SS_MES_i$) et l'âge de l'animal i au jour t (AGE_{it}) ont ensuite été calculées pour chaque enregistrement z d'un animal i . Les animaux avec moins de 20 jours de contrôle ont été écartés du jeu de données.

- **Les mesures de poids ($POIDS$) à chaque visite**

A cette étape, la base de données contenait 4716956 visites avec une valeur de poids non nulle pour 7161 animaux (figure 4.2a), soit 96,84% des animaux présents dans le fichier initial. La perte de 271 animaux dans le jeu de données est liée aux animaux ayant moins de 20 jours de mesures et ce pour plusieurs raisons : mort, perte de transpondeur, panne du DAC.

Etape 1 :

Pour l'enregistrement z d'un animal i , la variable $POIDS_{zi}$ est considérée comme une donnée manquante, sans suppression de l'enregistrement z , dans deux situations.

- Si DUR_{zi} était inférieure à 5 secondes. Le temps de présence dans le DAC a été considéré comme trop faible pour permettre la stabilisation de la balance.

- Si au cours des 6 premiers jours de contrôle ($JOUR_{it} \leq 6$), le $POIDS_{zi}$ était $< PEE_i * 0,7$ ou $> PEE_i * 1,3$. Il s'agit d'une période d'adaptation pendant laquelle les bat-flancs des DAC sont complètement ouverts afin d'attirer les animaux dans le DAC (figure 4.3). Ces bat-flancs sont ensuite ajustés au fil de la période au gabarit des animaux. De ce fait, pendant la période d'adaptation, il peut y avoir plusieurs animaux présents dans le DAC, entraînant l'enregistrement d'un poids surestimé. A l'inverse, un animal peut mettre ses pattes avant dans la mangeoire, entraînant l'enregistrement d'un poids sous-estimé. Comme dans l'ensemble de la démarche de validation des données, les seuils ont été définis par une approche essai-erreur.

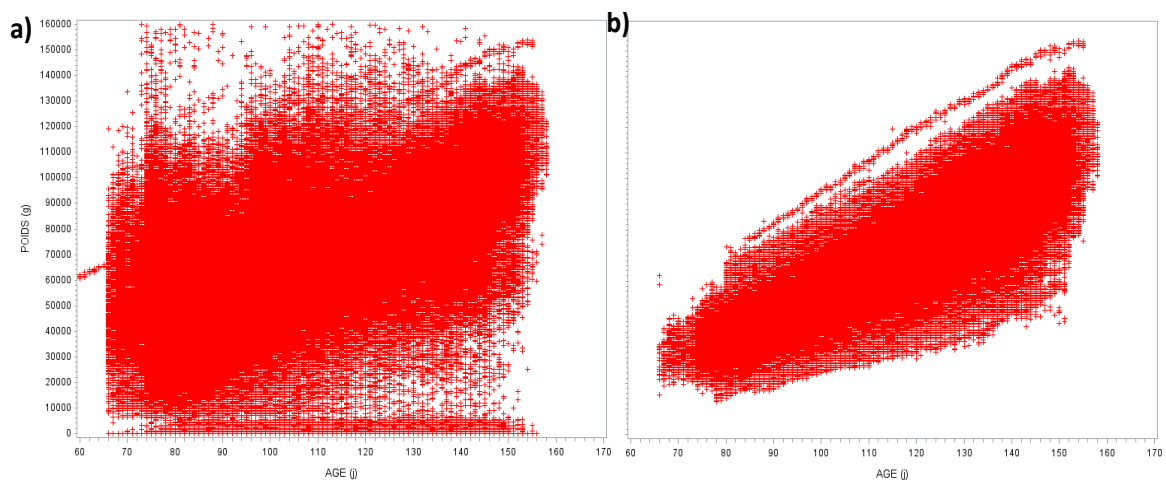


Figure 4.2 Représentations du poids (g) mesuré à chaque visite en fonction de l'âge en lignée Piétrain NN. Le graphique a) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données avant la réalisation des étapes 1 et 2 soit 4716956 visites avec une pesée non nulle. Le graphique b) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données après la réalisation des étapes 1 et 2 soit 4094171 visites avec une pesée non nulle.



Figure 4.3 Système de bat-flancs réglables permettant d'adapter la largeur du DAC au gabarit des animaux (Source : Nedap N.V., Groenlo, The Netherlands).

Étape 2

Pour chaque animal i , une régression quadratique du $POIDS_{zi}$ sur $AGE_{it} + AGE_{it}^2$ a été réalisée à l'aide de la fonction *proc reg* sous SAS®. Pour chaque enregistrement, la valeur absolue du ratio entre la valeur résiduelle et la valeur prédite a ensuite été calculée. Si la valeur de ce ratio était $\geq 0,15$ alors le $POIDS_{zi}$ a été considéré comme une donnée manquante pour cet enregistrement.

Cette étape a été répétée une seconde fois à partir des valeurs $POIDS_{zi}$ conservées à l'issue de l'étape précédente. Un exemple de validation des données de poids pour un animal est présenté en figure 4.4. Le graphique 4.4a présente le poids brut mesuré à chaque visite pour l'animal en fonction de $JOUR_{it}$. Le graphique 4.4b présente les mêmes informations pour le même animal après la réalisation de l'étape 2.

A l'issue de l'étape 2, la base de données contenait 4094171 visites avec une valeur de poids non nulle issues de 7161 animaux (figure 4.2b), soit 86,8% des visites au début de l'étape 1.

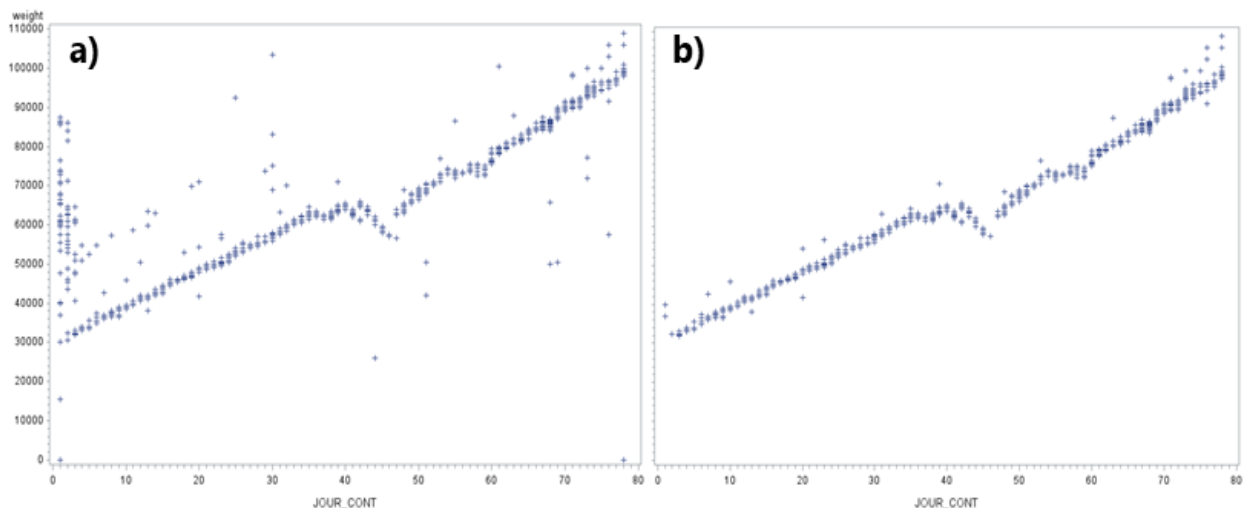


Figure 4.4 Représentation du poids ($POIDS_{t,i}$; g) à chaque visite en fonction du jour de contrôle ($JOUR_{t,i}$; j) pour l'animal 41TFM20190P089. Le graphique a) représente les mesures brutes et le graphique b) les mesures après réalisation de l'étape 2.

- **Les durées de présence (DUR) à chaque visite**

Étape 3 :

Pour un enregistrement donné, la variable DUR_{zi} a été considérée comme une donnée manquante, si elle était inférieure à 2 secondes ou supérieure à 3600 secondes. Si l'ingestion alimentaire ING_{zi} était inférieure à -500 g, elle était considérée comme une donnée manquante.

Etape 4 :

Pour chaque animal i , une régression linéaire de l'ingestion (ING_{zi}) sur la durée de présence (DUR_{zi}) sans intercept a été réalisée à l'aide de la fonction *proc reg* sous SAS®. Pour un animal donné et un enregistrement donné, la durée de visite (DUR_{zi}) a été considérée comme une donnée manquante lorsque la valeur du résidu pour cet enregistrement était inférieure à quatre fois l'écart-type des résidus, calculés pour cet animal i . Dans cette situation, l'ingestion (ING_{zi}) était considérée comme valide mais la durée de présence dans le DAC comme non valide.

La figure 4.5 représente les valeurs d'ingestion (ING_{zi}) pour chaque visite en fonction de la durée de présence dans le DAC (DUR_{zi}) avant l'étape 3 (figure 4.5a, 4716956 visites) et après la réalisation de l'étape 4 (figure 4.5b, 4702730 visites soit 99,7% des mesures conservées).

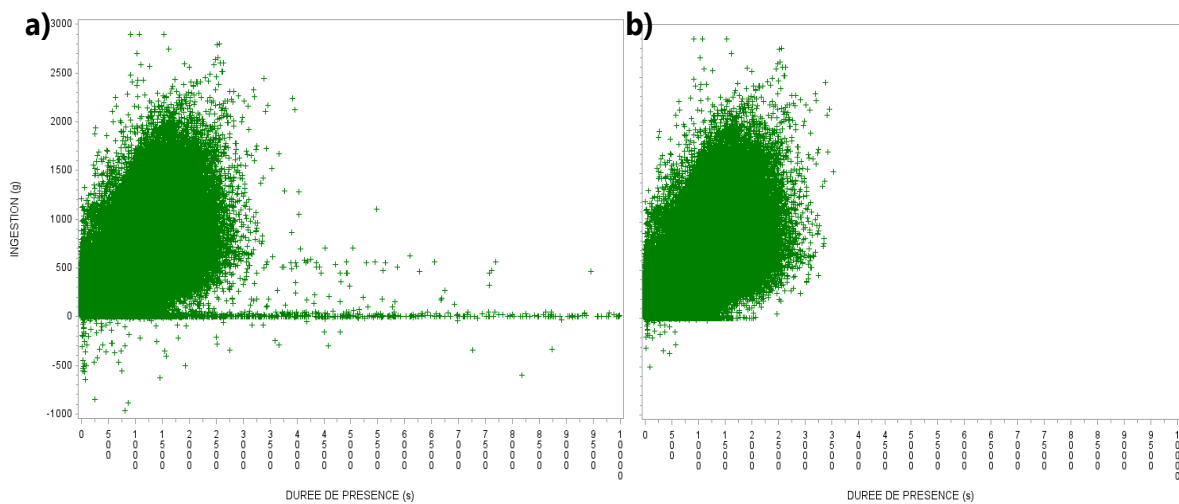


Figure 4.5 Représentations de l'ingestion (g) mesurée à chaque visite en fonction de la durée de présence dans le DAC (s) en lignée Piétrain NN. Le graphique a) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données avant la réalisation des étapes 3 et 4 soit 4716956 visites avec une durée non nulle. Le graphique b) représente les valeurs de poids non nulles de la base de données après la réalisation des étapes 3 et 4 soit 4702730 visites avec une durée non nulle.

- **Les ingestions (ING) à chaque visite**

Etape 5 :

Pour chaque enregistrement, la vitesse d'ingestion (VI_{zi} ; g/s) a été calculée comme le ratio entre ING_{zi} et DUR_{zi} . Pour l'ensemble du jeu de données, la VI moyenne était de $0,58 \pm 1,42$ g/s. Pour chaque animal i , la moyenne (MOY_{VI_i}) et l'écart-type de VI_i (ET_{VI_i}) ont été calculés. Pour un enregistrement donné, si $VI_{zi} > MOY_{VI_i} + 4 * ET_{VI_i}$ ou $< MOY_{VI_i} -$

$4*ET_VI_i$, de l'animal associé à la visite, alors ING_{zi} était considérée comme une donnée manquante.

Etape 6 :

Comme lors de l'étape 4, une régression linéaire de l'ingestion (ING_{zi}) sur la durée de présence (DUR_{zi}) sans intercept a été réalisée à l'aide de la fonction *proc reg* sous SAS® pour chaque animal. Pour les visites z dont la valeur d' ING_{zi} était considérée comme manquante, la valeur d'ingestion a été estimée par la régression linéaire pour la DUR_{zi} de la visite.

La figure 4.6 représente les valeurs d'ingestion (ING_{zi}) pour chaque visite en fonction de la durée de présence dans le DAC (DUR_{zi}) à la suite de l'étape 6 et de l'estimation des données d'ingestion manquantes. L'ingestion est disponible pour 4708136 visites soit 99,8% des visites.

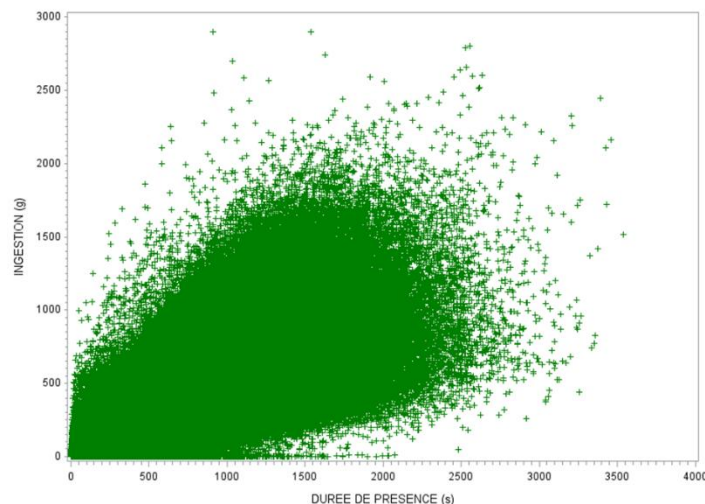


Figure 4.6 Ingestion d'aliment (g) en fonction de la durée de présence dans le DAC (s).

4.2.2 Validation et correction à l'échelle de la journée

Etape 7 :

Les enregistrements ont ensuite été regroupés à l'échelle de la journée de contrôle t ($JOUR_{it}$) pour chaque animal. Les quatre variables poids (BW_{it}), ingestion (FI_{it}), durée de présence (DUR_{it}) et nombres de visites (NB_V_{it}) ont été calculées à l'échelle de la journée de mesure t pour chaque animal i :

- BW_{it} : médiane des poids ($POIDS_{zi}$) mesurées au cours des différentes visites du jour t ;
- FI_{it} : somme des ingestions (ING_{zi}) au jour t ;
- DUR_{it} : somme des durées de présence (DUR_{zi}) au jour t ;
- NB_V_{it} : nombre de visites au cours de la journée au jour t .

Si le nombre de visites au cours de la journée ($NB_{V_{it}}$) était inférieur à trois, la médiane de POIDS n'a pas été calculée et la variable BW_{it} a été considérée comme une donnée manquante. Les 4716956 visites dans les DAC représentent 494625 jours de mesures pour 7161 animaux. A ce stade, l'enregistrement correspond à un jour de contrôle pour un animal donné. Les statistiques descriptives du jeu de données sont présentées dans le tableau 4.1.

Tableau 4.1 Statistiques descriptives des visites journalières des 7161 porcs Piétrain NN

	Moyenne	Ecart-type	Nombre d'enregistrements non nuls (% du total)
Poids médian journalier (BW) en kg	68,7	24,2	485767 (98,2%)
Ingestion journalière (FI) en g	2184	678	494589 (99,9%)
Durée de présence journalière dans le DAC (DUR) en s	3786	1076	494522 (99,9%)
Nombre de visites par jour (NB_V)	9,5	6,3	494625 (100%)

- **Les ingestions journalières (FI_{it})**

Etape 8 :

Dans cette étape, l'objectif était de détecter des problèmes de mesures liés au DAC ou lors du transfert des données vers le cloud, notamment le dédoublement des mesures. L'ingestion moyenne journalière (CMJ_i) pour chaque animal a été calculée comme la moyenne de la variable FI_{it} . La moyenne (CMJ_MOY) et l'écart-type (ET_CMJ) de la CMJ ont été calculés pour l'ensemble du jeu de données. La CMJ était de 2179 ± 331 g/j pour l'ensemble du jeu de données. Pour une journée donnée et un animal donné, si $FI_{it} > CMJ_MOY + 4 * ET_CMJ$ ou $< CMJ_MOY - 4 * ET_CMJ$, alors l'enregistrement FI_{it} était considéré comme une donnée manquante. A la suite de cette étape, 1480 valeurs FI_{it} ont été considérées comme données manquantes soit 0,3% des valeurs FI .

- **Les poids journaliers (BW_{it})**

Etape 9 :

L'objectif de cette étape était de détecter des problèmes de poids à l'échelle du DAC, notamment causés par des pannes de la machine. Un DAC correspond à une case d'animaux. Pour chaque bande d'animaux, une régression linéaire intra-case du BW_t sur le jour de contrôle

t ($JOUR_t$) a été réalisée. Le jour de contrôle a été choisi, du fait que les animaux d'une même case n'ont pas tous exactement le même âge. L'écart-type des résidus (STD_RES) a été calculé pour chaque case au sein de la bande. Pour chaque animal et chaque jour de contrôle, si le résidu est $>$ ou $<$ à $4 * STD_RES$ de la case, alors la valeur BW_{it} a été considérée comme anormale. Si plus de 20% des mesures à l'échelle d'une case ont été considérées comme anormales, alors l'ensemble de la journée de contrôle a été écartée du jeu de données. Cette situation représente 3735 jours de contrôle soit 0,8% des données.

Etape 10:

Les animaux avec plus de 10 jours sans mesures d'ingestion ou de poids au cours de la période ainsi que ceux n'ayant pas eu de mesures dans les 5 premiers jours de contrôle ont été écartés de la base de données. Après cette étape, la base de données est composée de 457510 jours de mesures, soit 92,5% des visites du fichier de départ, pour 6583 animaux, soit 91,9% des animaux présents initialement.

4.2.3 Estimation des mesures de BW_{it} et FI_{it} manquantes

Sur les 457510 jours de mesures, 12709 ont une valeur manquante pour la variable BW_{it} , soit 2,8%, et 3566 pour la variable FI_{it} , soit 0,8%.

Afin de prédire les valeurs de FI_{it} et de BW_{it} manquantes, une régression locale, ou loess, a été utilisée à l'aide de la fonction *proc loess* sous SAS®. Il s'agit d'une méthode de régression non-paramétrique où l'ajustement de la courbe se fait localement. Pour déterminer la valeur de FI_{it} ou de BW_{it} au $JOUR_{it}$, une régression linéaire est ajustée aux valeurs du voisinage de $JOUR_{it}$. La taille du voisinage est déterminée par le paramètre *smooth*. Lorsque le paramètre *smooth* est < 1 , une certaine proportion des valeurs du jeu de données est incluse dans le voisinage. Dans notre cas, le paramètre *smooth* = 0,20 a été retenu, signifiant que 20% des valeurs du jeu de données sont incluses dans le voisinage. Cet ajustement au voisinage se fait avec pondération, c'est à dire que les points les plus proches de $JOUR_{it}$ ont davantage de poids dans l'ajustement que ceux plus éloignés. A titre d'exemple, la figure 4.7 représente les valeurs d'ingestion prédites pour un animal ayant perdu son transpondeur pendant 4 jours de contrôle.

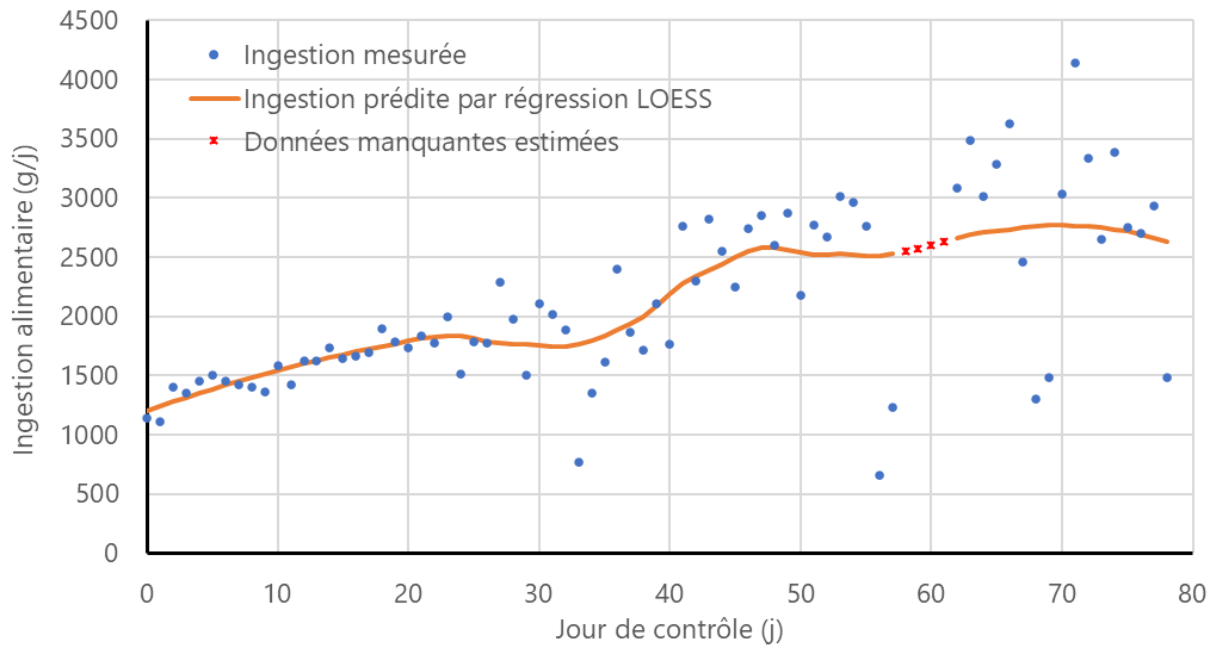


Figure 4.7 Evolution de l'ingestion (g) d'un porc en croissance ayant perdu son transpondeur pendant 4 jours en fonction de la date. Rond bleu : ingestion journalière mesurée ; courbe continue : ingestion journalière prédite à l'aide de la régression loess ; croix rouge : ingestion journalière estimée à l'aide de la régression loess.

Les figures 4.8 et 4.9 représentent respectivement l'évolution du poids (BW) et de l'ingestion (FI) en fonction de l'âge des animaux pour les 457510 jours de contrôle du jeu de données après les étapes de validation et d'estimation des données manquantes. Pour illustrer la croissance des animaux, l'évolution du poids de 14 mâles d'une même case (DAC) au sein d'une bande est représentée sur la figure 4.10.

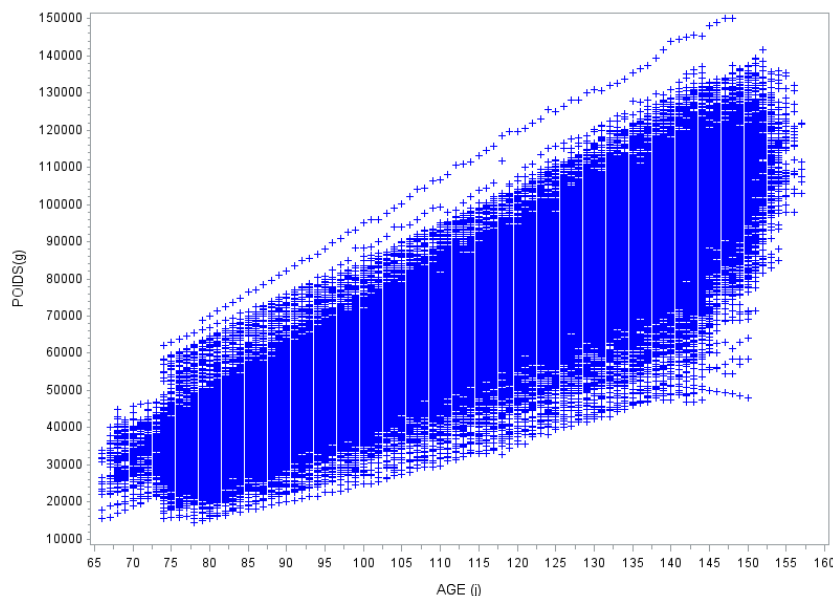


Figure 4.8 Représentation du poids (g) en fonction de l'âge (j) pour l'ensemble des 457510 jours de mesures du jeu de données Piétrain NN. Un point de mesure correspond à la médiane des poids mesurés pour animal i à un âge t .

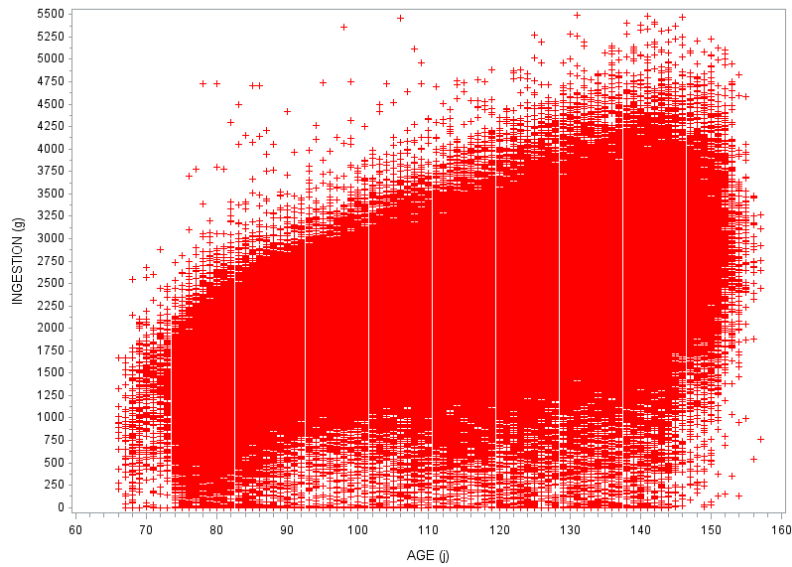


Figure 4.9 Représentation de l'ingestion alimentaire (g) en fonction de l'âge (j) pour l'ensemble des 457510 jours de mesures du jeu de données Piétrain NN. Un point de mesure correspond à la médiane des poids mesurés pour animal i à un âge t .

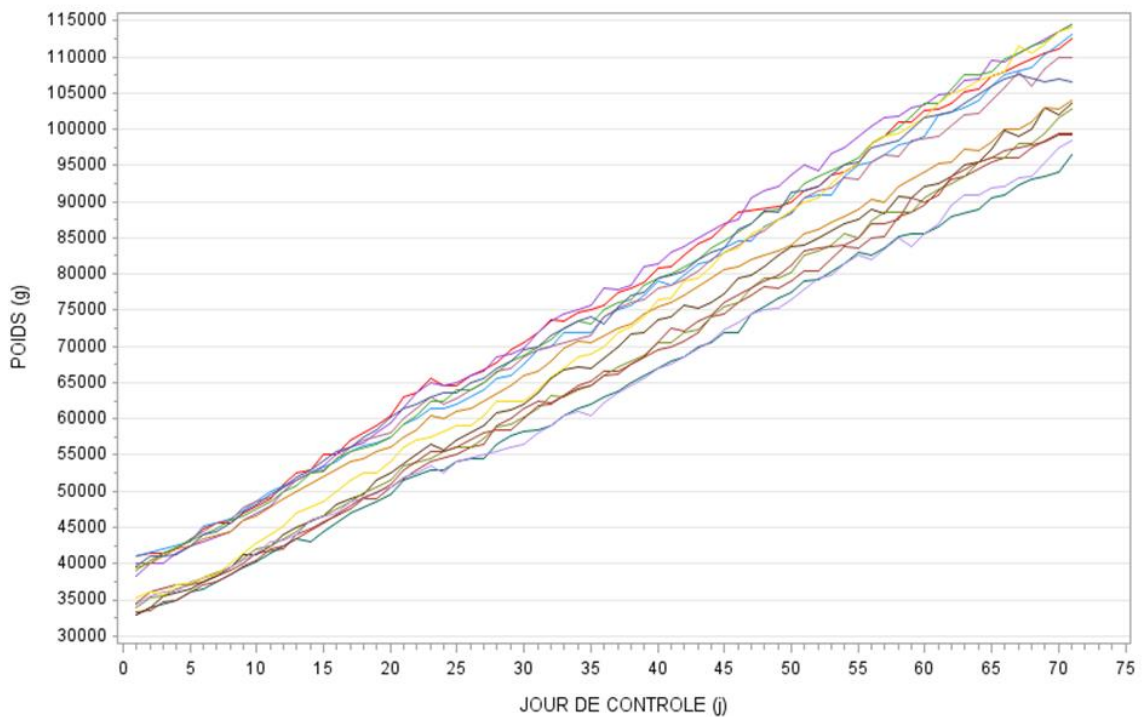


Figure 4.10 Evolution du poids (g) par jour de contrôle (nombre de jours depuis le transfert en salle d'engraissement) des 14 animaux du DAC n°11 de la bande 202117.

La figure 4.11 présente l'évolution du poids (BW) en fonction de l'ingestion (FI) pour les 457510 jours de contrôle du jeu de données après les étapes de validation. C'est ce jeu de données qui est utilisé dans les chapitres suivants pour la construction du modèle d'allocation de l'énergie à la croissance et la caractérisation de la robustesse.

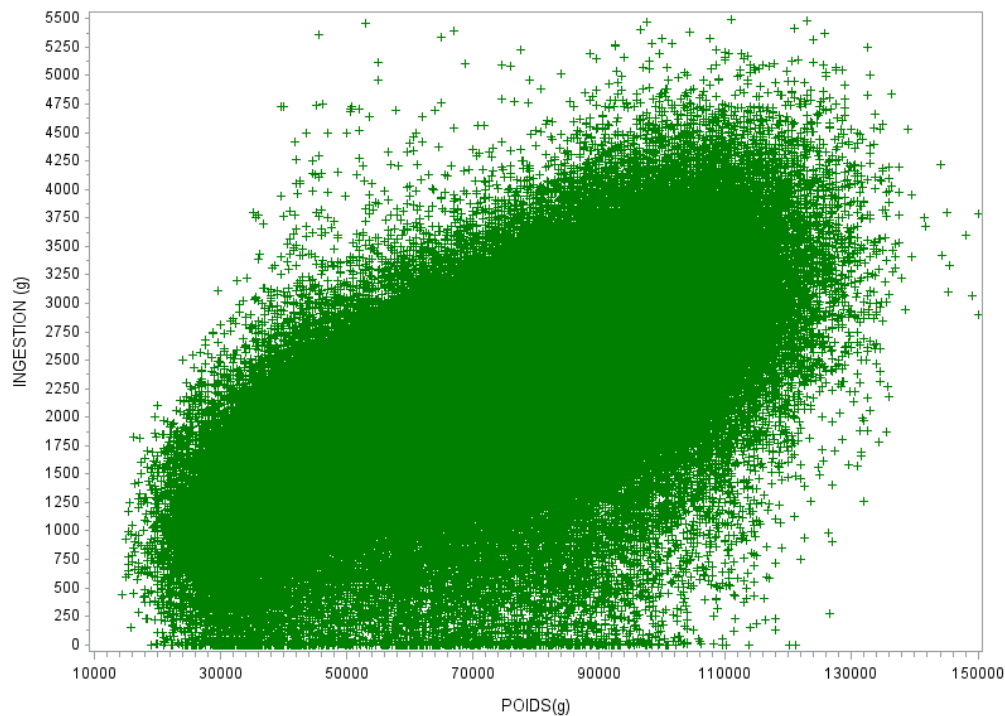


Figure 4.11 Représentation de l'ingestion alimentaire (g) en fonction du poids (g) pour l'ensemble des 457510 jours de mesures du jeu de données Piétrain NN. Un point de mesure correspond à la médiane des poids mesurés pour animal i à un âge t .

4.2.4 Bilan et perspectives

Ce processus de validation et de correction des données a été construit sur une approche empirique d'essais-erreurs, notamment en visualisant graphiquement l'impact des différents seuils d'exclusion. La définition de ces seuils pour discriminer une donnée aberrante ou erronée de la variabilité d'un individu au cours du temps peut sembler arbitraire. Cette validation a été effectuée en relation avec les techniciens travaillant au sein de la station. Leurs retours d'informations ont permis de définir les différentes situations anormales aussi bien au niveau de la machine (problème de capteur, absence de tarage, perte de données...) que de l'individu (perte de transpondeur, adaptation de l'animal, isolement de l'animal). Ces différents échanges ont permis de définir graphiquement les enregistrements anormaux, sur certaines bandes ou animaux cibles, et d'en déduire les seuils d'exclusion. D'autres approches ont été développées, notamment Casey *et al.* (2005) ont proposé un jeu de 16 paramètres, estimés à l'aide de régressions logistiques, permettant de détecter des erreurs sur sept variables associées aux visites dans le DAC. Les auteurs ont montré que la fréquence des erreurs dans les données issues des DAC était substantielle, mais qu'elle pouvait être limitée par une bonne gestion du matériel.

En parallèle, le choix a été fait de conserver les données enregistrées durant la période d'adaptation après le transfert des animaux. Historiquement, les mesures collectées durant cette période étaient considérées comme non fiables et exclues du jeu de données. Nous avons fait le choix d'adapter le processus de validation afin de les conserver même s'il existe une variabilité liée à l'adaptation des animaux. En effet, le transfert des animaux dans une nouvelle salle d'élevage avec un nouveau système d'alimentation est une perturbation relativement importante dans un élevage de sélection où les conditions sont maîtrisées. Le fait de conserver les données collectées à la suite de cette période offre la possibilité de caractériser l'impact de ce stress à l'échelle de l'individu et donc potentiellement d'évaluer leur robustesse.

La procédure a été développée sous SAS® et permet d'importer et d'effectuer l'ensemble de la procédure sur les 4885738 visites issues de la population Piétrain NN en environ 25 minutes. Il pourrait être pertinent de convertir le script de la procédure sous un logiciel libre, par exemple R (R Core Team, 2018), afin de le rendre accessible mais à condition de conserver un temps de traitement des données acceptable. Cette procédure est aujourd'hui utilisée en routine par AXIOM pour la validation des données et le calcul de l'indice de consommation des animaux testés (somme des ingestions / gain de poids). Dans une utilisation en routine, seuls les nouveaux animaux contrôlés sont traités, permettant un traitement rapide des données (< 5 minutes pour environ 90 animaux).

Chapitre 5. Vers la modélisation de l'allocation de l'énergie à la croissance

Le chapitre 3 a permis de définir un cadre conceptuel de l'acquisition et de l'allocation des ressources chez le porc en croissance et d'émettre des hypothèses quant à l'impact des perturbations environnementales sur ces deux processus. À la suite de ce travail conceptuel et de la validation des données collectées, l'étape suivante, présentée dans ce chapitre, est la construction d'un modèle statistique permettant de caractériser la dynamique d'allocation de chaque individu. Ce chapitre combine à la fois des éléments issus de l'état de l'art sur des approches de modélisation publiées et des résultats d'approches testées et développées au cours de la thèse.

Le premier objectif est de présenter plusieurs exemples d'approches dynamiques univariées et multivariées développées afin de caractériser la robustesse ou la résilience des animaux, afin d'en évaluer l'intérêt dans le contexte de la thèse. Sur la base de ces éléments, le second objectif est d'explicitier la démarche mise en œuvre dans le cadre de la thèse afin de développer un modèle d'allocation de l'énergie à la croissance dans une approche multivariée. La première partie de ce chapitre aborde deux exemples de modélisation univariée de la dynamique d'ingestion ainsi qu'une première étude réalisée en lien avec la thèse sur la modélisation de l'impact des perturbations sur la croissance chez le porc. La seconde partie porte sur la présentation de deux approches multivariées permettant de modéliser la relation entre l'ingestion et la croissance chez le porc en croissance ainsi que sur une présentation rapide des premiers essais de modélisation réalisés. La troisième partie est axée sur la présentation des modèles linéaires dynamiques et leur utilisation dans le cadre de la thèse afin de caractériser l'allocation de l'énergie à la croissance.

5.1 Quelles approches de modélisation ?

Un modèle peut se définir par une équation, ou un groupe d'équations, permettant de représenter le comportement d'un système. Ce système peut être considéré comme une abstraction conceptuelle et une simplification de l'objet de l'étude, en l'occurrence un porc en

croissance. Il consiste en un ensemble de composants interdépendants qui interagissent et réagissent à un ensemble de stimuli externes ou internes.

De manière simplifiée, les modèles peuvent être catégorisés en plusieurs familles selon la manière dont ils sont construits.

- *Statique ou dynamique* ; le modèle statique a pour objectif de prédire une situation à un point donné dans le temps alors que le modèle dynamique a pour objectif de prédire la dynamique de réponse sur une durée plus ou moins longue (Noblet *et al.*, 2016).
- *Déterministe ou stochastique*. Dans l'approche déterministe, les réponses sont déterminées précisément grâce à des relations connues entre les états et les événements, sans variabilité aléatoire dans la réponse. Les modèles stochastiques quant à eux intègrent une variabilité dans les valeurs paramètres, selon une distribution de probabilité définie, entraînant une variabilité dans les réponses du modèle.
- *Mécaniste ou empirique*. Les modèles mécanistes (ou « boîte blanche ») incluent des lois de réponses complexes et analytiques, requérant un grand nombre de paramètres difficilement quantifiables en conditions de terrain, alors que les modèles empiriques (ou « boîte noire ») ont une approche simple et globale (Noblet *et al.*, 2016). Un modèle boîte noire est construit à partir de données (« data-driven ») afin de définir le comportement qui existe entre une donnée d'entrée (« un stimulus ») et une réponse, sans connaissance du fonctionnement interne (figure 5.1).

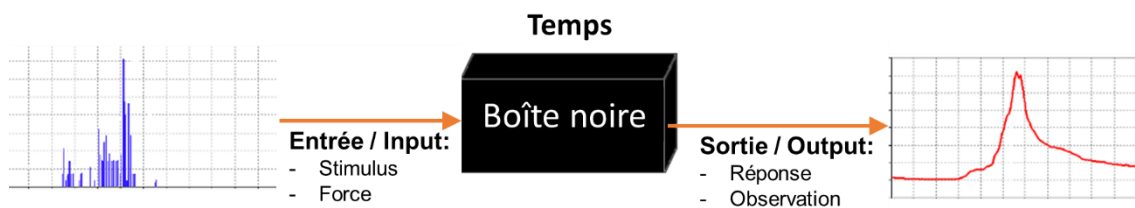


Figure 5.1 Représentation schématique d'un modèle dit boîte noire.

Le tableau 5.1 présente les caractéristiques des approches dites « boîte blanche » et « boîte noire » (Walter et Pronzato, 1997; Muñoz-Tamayo, 2021). Entre ces deux approches, il existe tout une déclinaison de modèles hybrides dits gris (ou « boîte grise »), combinant des éléments des deux approches. Il peut s'agir par exemple d'un modèle construit sur des données et qui intègre des paramètres interprétables, basés sur des connaissances biologiques. Ce type de modèle « hybride » a été utilisé pour caractériser la robustesse ou la résilience des porcs à partir d'une variable temporelle associée à la croissance (Revilla *et al.*, 2019; Revilla *et al.*, 2022)

ou à l'ingestion (Nguyen-Ba et al., 2020a; Putz et al., 2019). En revanche, à notre connaissance, ce type d'approche n'a pas été à ce jour utilisé pour caractériser la robustesse à l'aide d'une modélisation multivariée.

Tableau 5.1 Les différences entre les approches dites « boîte blanche » et « boîte noire » d'après Muñoz-Tamayo (2021).

	Boîte blanche	Boîte noire
Modèles associés	Phénoménologique, Mécaniste, Basé sur les connaissances	Empirique, Comportemental
Principes fondamentaux de construction	Conservation de la matière	Basé sur les données (data-driven) pour reproduire le comportement des entrées (input) et des réponses (output). Pas de connaissance du fonctionnement interne
Paramètres	Interprétables avec un sens biologique	Rarement interprétables
Domaine de validité	Large	Restreint
Simulations	Complexes	Simple et rapides

5.2 Caractériser la robustesse à l'aide d'une modélisation univariée : ingestion ou croissance

La première partie de ce point 5.2 est consacrée à l'étude de deux approches différentes et développées par Nguyen-Ba *et al.* (2020a) et Putz *et al.* (2019) sur l'utilisation des informations associées à l'ingestion alimentaire pour caractériser respectivement la robustesse et la résilience.

Dans cette optique de caractérisation de la résilience à partir d'une approche univariée, la seconde partie de ce point présente un article associé à une étude à laquelle j'ai contribué. Ce projet a été réalisé dans le cadre du contrat postdoctoral de Manuel Revilla (<https://orcid.org/0000-0002-0164-9317>) au sein de l'UMR MoSAR et d'AXIOM et à partir d'un jeu de données provenant de la station de testage AXIOM.

5.2.1 Etudes de cas

L'étude de Nguyen-Ba *et al.* (2020a) et celle de Putz *et al.* (2019) présentent des approches distinctes de la caractérisation de la robustesse ou de la résilience : la première quantifie la robustesse par la comparaison d'une trajectoire estimée en conditions non perturbées et la

trajectoire observée ; la seconde quantifie la résilience à partir de l'analyse de la variabilité d'un phénotype autour d'une trajectoire.

- **A procedure to quantify the feed intake response of growing pigs to perturbations** (Nguyen-Ba et al., 2020a)

Cette étude s'est concentrée sur la modélisation de la trajectoire d'ingestion cumulée. L'ingestion cumulée de l'animal est considérée comme la combinaison entre son ingestion théorique, c'est-à-dire la quantité d'aliment consommée en conditions non perturbées, et les modifications d'ingestion causées par la ou les perturbation(s) rencontrée(s). Les auteurs ont supposé qu'à la suite d'une perturbation, l'animal réduit sa consommation alimentaire, déviant ainsi de sa trajectoire théorique, pour ensuite augmenter sa consommation alimentaire afin de compenser l'ingestion manquante et ensuite rejoindre sa trajectoire théorique. La première étape de l'analyse a consisté à modéliser l'ingestion cumulée en conditions non perturbées à partir des données d'ingestion mesurées à l'aide d'une fonction linéaire quadratique. Cette fonction a ensuite été reparamétrée afin de donner une interprétation biologique aux différents paramètres qui la composent. Pour chaque individu, les paramètres de l'équation doivent être ajustés à partir des données d'ingestion non perturbées. Pour ce faire, une procédure statistique a été développée afin d'éliminer successivement les observations pouvant résulter de périodes perturbées. Des déviations de plus de 5% pendant plus de cinq jours consécutifs entre la trajectoire théorique et la trajectoire observée ont été considérées comme la conséquence d'une perturbation. L'étape suivante avait pour objectif de modéliser la réponse des animaux à la suite de la perturbation à l'aide d'une équation différentielle ordinaire (ODE), afin de quantifier la résistance et la résilience. La résistance correspond à la capacité de l'animal à minimiser l'impact de la perturbation et la résilience définit sa capacité à retourner rapidement à sa trajectoire initiale. L'hypothèse sous-jacente est que les baisses d'ingestion journalières à la suite de la perturbation pendant la phase de résistance sont compensées par une augmentation de cette ingestion journalière pendant la phase de résilience (figure 5.2). Cette approche permet de modéliser pour chaque individu quatre paramètres : les jours de début et de fin de la perturbation, le degré de résistance (k_1) et le degré de résilience (k_2).

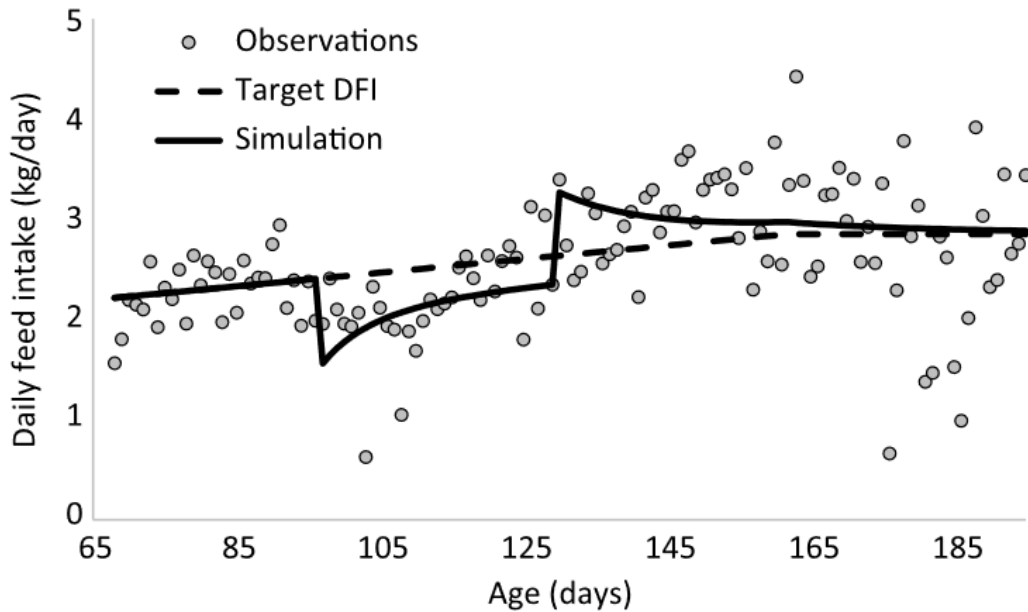


Figure 5.2 Ingestion journalière (daily feed intake) d'un porc et résultats de la modélisation de Nguyen-Ba *et al.* (2020a) en fonction de l'âge de l'animal. Les cercles gris correspondent aux observations, la ligne noire pointillée à l'ingestion journalière théorique et la ligne continue à l'ingestion journalière modélisée. La perturbation a entraîné une réduction immédiate de l'ingestion journalière simulée, qui a été contrecarrée par les mécanismes de résilience du porc. Une fois la perturbation terminée, le porc a consommé plus d'aliments que l'ingestion théorique.

Cette étude propose une approche pertinente pour détecter des perturbations rencontrées par un individu et quantifier sa réponse au travers de deux indicateurs : sa résistance et sa résilience. En dehors des porcs en croissance, ce type d'approche a aussi été développée à partir des données longitudinales de production laitière chez les ruminants avec le modèle PLM (Ben Abdelkrim *et al.*, 2021). Ce modèle permet d'un côté de caractériser le potentiel de production en conditions non limitantes et de l'autre les déviations dans l'expression de ce potentiel causées par les perturbations environnementales au travers de 4 paramètres : leur date de début, leur intensité (perte maximale de production), le taux de baisse de la production (phase de résistance) et le taux de récupération de la production (phase de résilience).

L'une des limites de cette approche est la caractérisation de la courbe théorique. En effet, elle nécessite un nombre de jours non perturbés suffisant afin d'estimer les paramètres de la courbe théorique. La question de l'impact d'une perturbation au début ou à la fin de la période de mesure sur cette étape de calibrage peut se poser. De plus, cette approche implique que la ou les perturbations rencontrées soient suffisamment importantes pour être détectées, notamment dans des élevages de sélection où l'environnement est relativement bien maîtrisé.

- **Novel resilience phenotypes using feed intake data from a natural disease challenge model in wean-to-finish pigs** (Putz *et al.*, 2019).

Dans cette étude, les auteurs ont analysé séparément deux variables associées au comportement alimentaire, l'ingestion et la durée d'ingestion, afin de caractériser quatre phénotypes associés à la résilience ; $RMSE_{FI}$, $RMSE_{DUR}$, QR_{FI} et QR_{DUR} . Cette étude a été réalisée dans une station de contrôle avec un environnement dégradé du fait de la présence de plusieurs pathologies dans les élevages où sont nés les animaux. Une régression linéaire de l'ingestion alimentaire (kg/j) en engraissement en fonction de l'âge a été réalisée pour chaque individu. Comparativement à l'étude précédente, les auteurs n'ont pas formalisé leur approche au travers d'équations différentielles ordinaires. L'écart quadratique moyen de l'ingestion ($RMSE_{FI}$) a été calculé pour chaque individu et considéré comme un phénotype de la résilience. Une faible valeur de $RMSE_{FI}$ a été associée à une plus forte valeur de résilience, l'animal déviant peu de sa trajectoire. La même procédure a été répétée en remplaçant l'ingestion par la durée d'ingestion (min/j) pour calculer l'écart quadratique moyen de la durée d'ingestion ($RMSE_{DUR}$; figure 5.3). Une régression quantile de 5% de l'ingestion alimentaire sur l'âge a été réalisée à l'aide de l'ensemble des données mesurées sur tous les animaux au cours de l'expérimentation. Les observations dont la résiduelle était négative ont été considérées comme des journées sans alimentation. Ces informations ont été agrégées pour chaque animal pour calculer la proportion de jours sans alimentation (QR_{FI}). La même procédure a été réalisée avec la durée d'ingestion (QR_{DUR}).

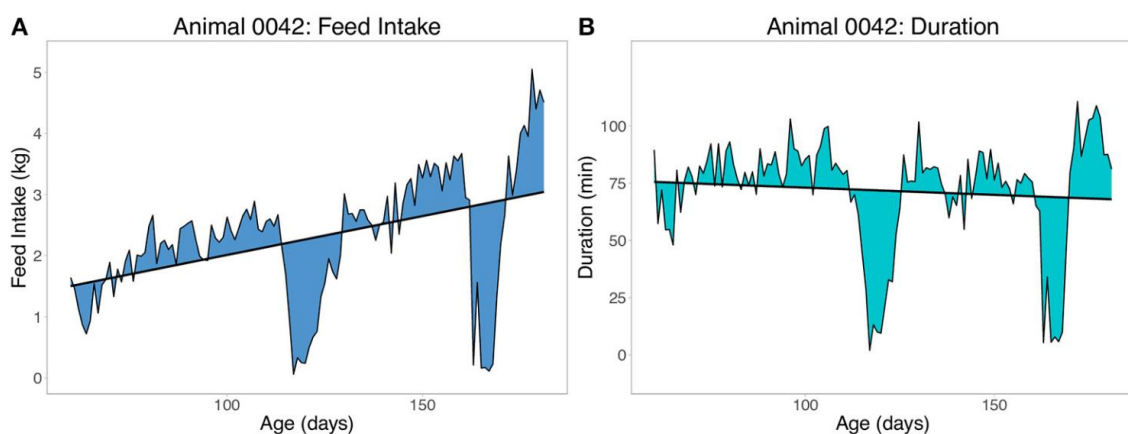


Figure 5.3 Exemple de de l'écart quadratique moyen (RMSE) de l'ingestion alimentaire (A ; Feed Intake) et de la durée d'ingestion (B ; Duration) comme mesures de la résilience en fonction de l'âge pour un animal donné (Putz *et al.*, 2019).

Les phénotypes RMSE présentent l'intérêt de quantifier la sévérité des maladies et autres perturbations rencontrées au cours du temps. Les critères QR quant à eux permettent de quantifier les jours sans alimentation afin d'évaluer l'impact d'événements plus extrêmes, rendant ces phénotypes moins sensibles et moins variables que RMSE. Les critères QR semblent plus adaptés à des milieux où des challenges sanitaires sont présents plutôt qu'à des conditions d'élevages optimales et stables. Une des limites dans l'utilisation des régressions linaires avec l'ingestion journalière est que le niveau d'ingestion des animaux augmente avec leur âge, ce qui n'est pas le cas avec la durée d'ingestion. Cette relation implique qu'une même perturbation a un effet plus important sur la quantité d'aliment ingérée sur un animal plus âgé par rapport à un animal jeune. En conséquence, le phénotype $RMSE_{FI}$ accorde plus de poids aux perturbations rencontrées à un âge plus avancé qu'à celles arrivées plus précocement. Globalement, ces travaux ont montré que des indicateurs (RMSE et QR) construits à partir de données journalières de la consommation d'aliment ou de la durée d'ingestion peuvent être utilisés pour quantifier la résilience dans les environnements perturbés. Les indicateurs étudiés peuvent être considérés comme des phénotypes « boîte noire » car ils ne permettent pas d'identifier spécifiquement les causes de perturbations et doivent être considérés comme une caractérisation de la résilience générale. Cette approche de caractérisation de la résilience basée sur la variabilité d'un phénotype a été exploitée à partir d'autres mesures longitudinales : la production laitière chez la vache (Elgersma *et al.*, 2018; Poppe *et al.*, 2020) ou bien la production d'œufs (Bedere *et al.*, 2022).

Ces travaux posent aussi la question de la représentativité des environnements dans lesquels sont phénotypés les candidats à la sélection : optimaux vs perturbés. Ce point sera plus largement discuté dans les chapitres 6 et 7.

5.2.2 Quantifier les impacts des perturbations sur la croissance des porcs

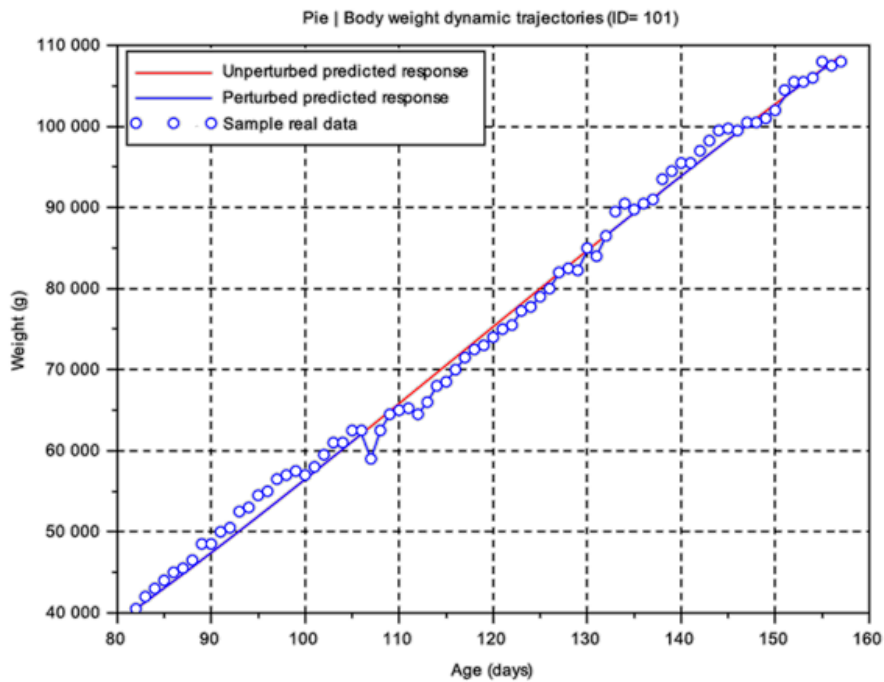
Cette première contribution est basée sur des données issues de la station de testage à AXIOM et a été portée par Manuel Revilla. Elle m'a permis au démarrage du doctorat de m'approprier le jeu de données et de développer les procédures de leur validation présentée dans le chapitre précédent. Cette étape a aussi été pour moi une première formation à la modélisation. J'ai aussi été impliqué dans la rédaction de l'article associé et dans le process d'évaluation avec PCI Animal Science (<https://animsci.peercommunityin.org>).

- **Quantifying growth perturbations over the fattening period in swine via mathematical modelling** (Revilla *et al.*, 2022)

Dans cette étude, c'est la variable poids du porc qui a été utilisée dans la démarche de modélisation. Ces travaux sont basés sur la modélisation d'une trajectoire de croissance non perturbée et sa comparaison avec la trajectoire observée. Il est supposé que dans des conditions non perturbées, la trajectoire observée de l'animal suit sa trajectoire théorique. Une approche de modélisation en deux étapes a été utilisée : la première consistait à déterminer la courbe de poids théorique et la seconde avait pour objectif de construire la courbe observée. La modélisation de la trajectoire théorique a été réalisée à l'aide de l'équation de Gompertz (1825) en utilisant la formulation développée par Schulin-Zeuthen *et al.* (2008). L'intérêt de l'équation de Gompertz est qu'elle intègre seulement deux paramètres qui ont une interprétation biologique : μ_0 , la valeur initiale du taux de croissance spécifique, et D , le taux de développement. C'est l'estimation de ces deux paramètres à partir des observations qui permet de modéliser la trajectoire non perturbée. Les deux paramètres du modèle de Gompertz pour chaque animal ont été estimés en minimisant l'erreur des moindres carrés normalisée avec une fonction pénalisée, pour contraindre la courbe non perturbée à intégrer toutes les observations. Dans la seconde étape, la courbe de poids observée a été construite par interpolation des mesures de poids. L'indicateur de résilience, ABC, est calculé comme étant la surface entre la courbe non perturbée et la courbe observée (figure 5.4). Une faible surface est associée à une forte résilience ou bien au fait que l'animal n'a pas été confronté à une perturbation.

Le fait de ne pas identifier spécifiquement la ou les perturbations rencontrées est à la fois un atout et une limite de la méthode. Un atout car, selon les bandes d'élevage, les porcs peuvent être soumis à différents types de perturbations avec des intensités différentes et chercher à toutes les identifier peut rapidement devenir complexe. La limite est qu'il n'est pas possible de différencier les animaux les plus résilients de ceux n'ayant pas été confrontés à une perturbation. Dans cette situation, une hypothèse importante a été faite ; tous les animaux d'une même bande sont soumis aux mêmes perturbations. Par rapport à l'étude de Nguyen-Ba *et al.* (2020a), cette démarche présente l'avantage de ne pas supprimer les observations supposées perturbées pour estimer les paramètres de la trajectoire théorique. De plus, elle a mis en avant un déterminisme génétique du caractère ABC, qui bien que faible, permet d'envisager une sélection sur ce critère.

A)



B)

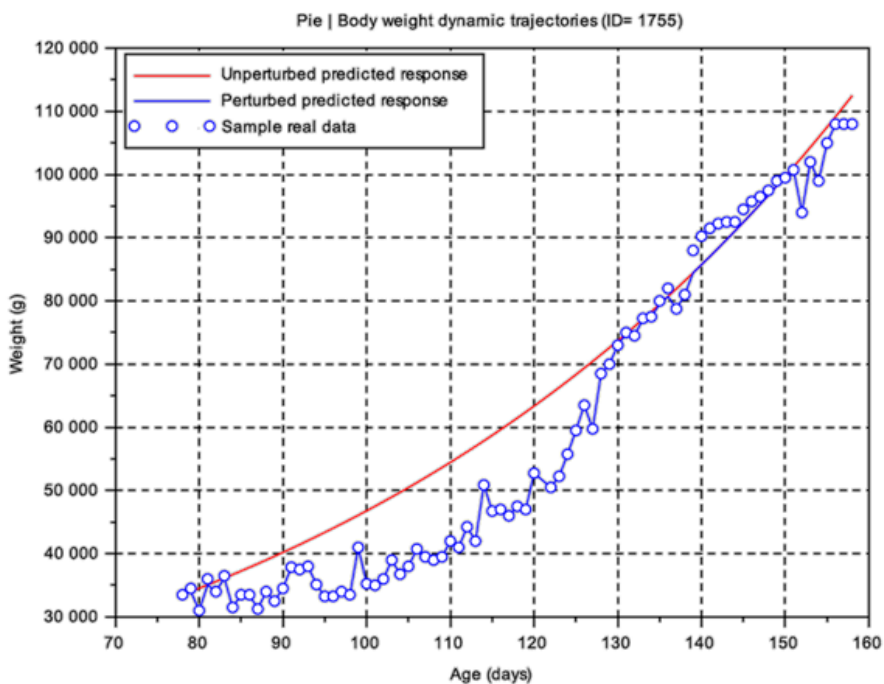


Figure 5.4 Comparaison entre les trajectoires observées (ligne bleue) et les trajectoires non perturbées de deux porcs Piétrain (A et B). Weight : poids de l'animal en kg ; Age : âge de l'animal en jours ; Les cercles bleus représentent le poids médian mesuré par jour (Revilla *et al.*, 2022).

5.2.3 Bilan des approches univariées

Ces différentes études montrent qu'il est possible de caractériser des composantes de la robustesse ou de la résilience des porcs à partir de différentes approches de modélisation

d'une variable associée à l'ingestion ou à la croissance. En revanche, elles mettent en avant certaines limites, notamment celle de définir la trajectoire non perturbée d'un individu à partir de données intégrant des perturbations potentielles. Ces trois études questionnent aussi sur la nécessité, ou la possibilité, de détecter les perturbations. Ce questionnement est d'autant plus vrai que dans des conditions d'élevages de sélection, l'environnement tend à être maîtrisé afin notamment de favoriser l'expression des performances, l'occurrence de perturbations suffisamment fortes pour être détectables (fortes chaleurs, épidémies...) tendrait à être faible. Dans ces milieux, les animaux sont probablement soumis à des perturbations de faible intensité qui s'accumulent au cours du temps. La deuxième étude basée sur l'analyse de la variabilité d'un caractère par rapport à une trajectoire déterminée à l'échelle d'un individu (RMSE) ou d'un groupe (QR) semble une approche prometteuse. Néanmoins, elle pointe la difficulté de modéliser la trajectoire d'un individu, notamment lorsque la valeur observée tend à évoluer avec l'âge de l'animal.

5.3 Approches de modélisation multivariées combinant ingestion et croissance

Comme présenté dans le chapitre 3, les processus d'ingestion et de croissance sont interdépendants. Cette interdépendance est associée à deux hypothèses : la croissance de l'animal est fonction des nutriments et de l'énergie consommés (« push effect ») ou bien l'ingestion est une réponse aux besoins de croissance (« pull effect » ; Emmans, 1997). La modélisation simultanée de la croissance et de l'ingestion énergétique offre la possibilité de formuler un modèle où les équations sont liées afin, dans la mesure du possible, d'en extraire des paramètres ayant un sens biologique.

5.3.1 Etudes de cas

- **A new mathematical model for combining growth and energy intake in animals : the case of the growing pig** (Strathe *et al.*, 2009)

Cette étude a eu pour objectif de construire un modèle permettant d'analyser de manière simultanée les dynamiques d'ingestion cumulée d'énergie nette et du poids entre le sevrage et la maturité. C'est l'ingestion en énergie nette qui a été considérée plutôt que le poids d'aliment ingéré, afin de ne pas être impacté par les densités énergétiques des différents aliments utilisés au cours de la période. Le modèle est construit sur la base de quatre

hypothèses : l'ingestion est une fonction quadratique du poids métabolique ; le taux d'accrétion corporel de l'énergie est la différence entre l'ingestion et l'énergie allouée à l'entretien ; la relation entre le poids corporel et l'énergie corporelle est allométrique ; la variabilité propre à chaque animal affecte les résultats, de sorte que les trajectoires d'ingestion et de croissance suivent des processus stochastiques. En effet, il existe beaucoup de facteurs affectant la croissance qu'il n'est pas possible de modéliser explicitement. Le modèle a été construit à l'aide d'équations différentielles stochastiques, dont les paramètres ont été estimés par maximum de vraisemblance. Les capacités d'ingestion énergétique et de croissance des porcs ont été quantifiées à l'aide de huit paramètres : le poids vif au taux d'ingestion maximal (θ_1 ; kg); le taux maximal d'ingestion (θ_2 ; MJ/j); l'exposant permettant d'estimer le poids métabolique (θ_3 ; 0,75); l'énergie nécessaire aux besoins d'entretien quotidien par kg de poids métabolique (θ_4 ; MJ/(j x kg^{0,75})); la réciproque de la densité d'énergétique corporelle (θ_5 ; $\frac{\text{kg}^{\theta_6}}{\text{MJ}}$) ; un paramètre adimensionnel (θ_6 ; sans échelle); le coefficient de variabilité de l'ingestion propre à l'individu (θ_7 ; MJ^{0,5}) et le coefficient de variabilité de la croissance propre à l'individu (θ_8 ; kg^{0,5}).

- **The relationship between feed intake and liveweight in domestic animals (Lewis et Emmans, 2020)**

L'objectif de l'étude de Lewis et Emmans (2020) était de proposer une formulation décrivant la relation entre l'ingestion alimentaire et le poids vif adaptable à plusieurs espèces et intégrant l'hypothèse que l'animal peut atteindre son ingestion maximale avant d'atteindre son poids à maturité. L'ingestion alimentaire a été transformée en ratio de l'ingestion maximale, appelé taux d'ingestion, de même que le poids a été transformé en ratio du poids à maturité, appelé degré de maturité. Le modèle est basé sur une régression quadratique (1) du taux d'ingestion (S) sur le degré de maturité (u) et intégrant un paramètre α . En exprimant l'ingestion en fonction de sa valeur à maturité, une forme quadratique fournit une description robuste et générale de la relation entre l'ingestion alimentaire redimensionnée et le degré de maturité.

$$S = \alpha \times u + (1 - \alpha) \times u \quad (1)$$

Cependant chez le porc, la valeur de α n'a pas pu être déterminée, bien qu'il existe une relation quadratique entre l'ingestion alimentaire et le poids. Le poids maximal des animaux (approx. 140 kg) du jeu de données était, en effet, trop éloigné du poids à maturité (230 kg) pour estimer l'ingestion maximale et redimensionner l'ingestion (S).

5.3.2 Essais de modélisations déterministe et boîte noire

Dans le cadre de la thèse, j'ai étudié plusieurs approches de modélisation multivariée entre l'ingestion et la croissance chez les porcs.

- **Approche déterministe**

Sur la base du modèle proposé par Strathe *et al.* (2009), la partie déterministe du modèle, intégrant les 6 premiers paramètres listés précédemment ($\theta_1, \theta_2, \theta_3, \theta_4, \theta_5, \theta_6$), a été étudiée. Le modèle a été implémenté sous Scilab (Scilab Enterprises, 2018). Le modèle est décrit par deux équations différentielles ordinaires (2 et 3).

$$\frac{dNE}{dt} = \theta_1 \times BW^{\theta_3} - \theta_2 \times BW^{2 \times \theta_3}, NE(0) = NE_0 \quad (2)$$

$$\frac{dBW}{dt} = \theta_5 \times \left(\frac{BW}{\theta_5}\right)^{\frac{\theta_6-1}{\theta_6}} \times \theta_6 \times ((\theta_1 - \theta_4) \times BW^{\theta_3} - \theta_2 \times BW^{2 \times \theta_3}), BW(0) = BW_0 \quad (3)$$

Où NE est l'ingestion en énergie nette (MJ) ; BW le poids vif (kg) ; t le nombre de jours depuis le début des mesures, le jour du sevrage. Le vecteur des 6 paramètres θ doit être estimé à partir des mesures réalisées sur les animaux et des valeurs initiales NE_0 et BW_0 mesurées à $t = 0$, jour du sevrage. Une fois ce modèle construit, les données associées à plusieurs animaux ont été générées en utilisant les paramètres publiés dans l'article de Strathe *et al.* (2009). Le jeu des 6 paramètres a ensuite été réestimé pour chaque individu à partir de ces données simulées, à l'aide d'une optimisation sur les moindres carrés. Un exemple est présenté en figure 5.5.

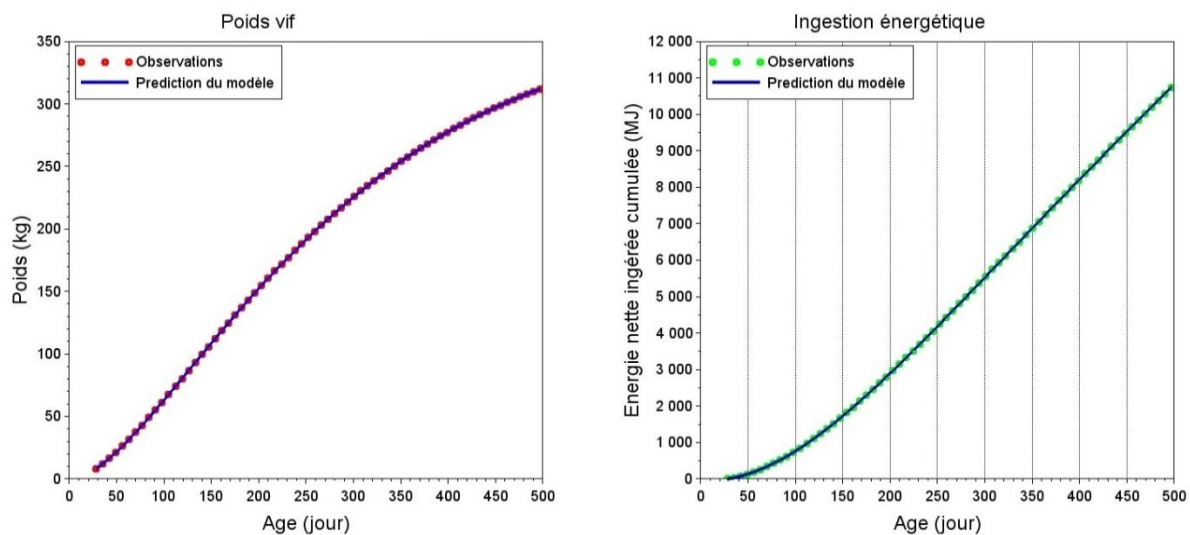


Figure 5.5 Comparaison entre la trajectoire estimée à partir des paramètres et les observations pour le poids vif (kg) de l'énergie nette ingérée cumulée (MJ) pour un cochon à partir du modèle proposé par Strathe *et al.* (2009).

Ces manipulations ont mis en avant plusieurs limites de ce modèle. Le modèle intégrant 6 paramètres est relativement complexe et tous les paramètres n'ont pas un sens biologique, par exemple θ_6 . Dans l'équation (2), si le paramètre θ_3 n'est pas fixé à la valeur de 0,75 alors le modèle n'est pas identifiable, c'est-à-dire qu'il n'y a pas d'unicité dans l'estimation des paramètres (Muñoz-Tamayo *et al.*, 2018). De plus, les simulations ont montré que les valeurs estimées des paramètres étaient très dépendantes des valeurs initiales définies, du fait d'une convergence possible vers un minimum local. Ce modèle offre néanmoins une approche intéressante permettant de modéliser simultanément l'ingestion énergétique cumulée et le poids, notamment en évaluant la quantité d'énergie nécessaire aux besoins d'entretien. Cependant sa structure pose des problèmes d'identifiabilité.

- **Approche « boîte noire »**

Deux approches de type « boîtes noires », ARX (Auto Regressive model with eXternal Inputs) et les fonctions de transfert, ont été testées à l'aide de l'outil « system identification » de MATLAB® (The Math Works, 2020). L'approche ARX est une représentation linéaire d'un système dynamique en temps discret, intégrant une ou plusieurs variables d'entrées (u), une ou plusieurs variables de sorties (y) et un pas de temps (k). L'équation intègre plusieurs paramètres que sont le nombre de pôles (n_a), le nombre de zéros (n_b) et potentiellement un délai. Les simulations issues du modèle ARX ont montré des résultats intéressants lorsque ce dernier inclut au moins trois paramètres ($n_a=2$ et $n_b=1$) mais présente comme limite le fait que ces paramètres ne sont pas interprétables.

Les fonctions de transfert sont une représentation d'un système linéaire invariant via sa relation entre les données d'entrée et de sortie. Dans le cadre du projet, les fonctions de transfert ont été estimées à partir des mesures journalières d'ingestion et de gain de poids ou bien des mesures cumulées. L'avantage majeur des fonctions de transfert est qu'elles permettent d'utiliser des équations simples. Les modèles testés ont une structure interprétable mais ont posé des problèmes d'identification.

Ces approches boîtes noires ont montré qu'elles étaient relativement simples à mettre en œuvre et permettaient une prédiction fiable mais qu'elles avaient certaines limites concernant l'interprétabilité des paramètres ou leur identifiabilité. De plus, elles nécessitent un enregistrement simultané à une fréquence élevée des variables d'entrée et de sortie. Ces

dernières années, le développement à grande échelle des capteurs dans les élevages (DAC, robots de traites, podomètres...) permet d'enregistrer ce type de données (Neethirajan, 2020).

5.4 Les modèles linéaires dynamiques (DLM)

Le choix d'étudier les DLM fait suite à la participation au « Precision Livestock Farming Workshop Seminar » organisé par le KU Leuven en avril 2020 où des utilisations de ce type de modèle ont été présentées, ainsi qu'à des échanges avec Matti Pastell et Anna Stygar du LUKE en Finlande.

5.4.1 Les modèles linéaires dynamiques

Les modèles linéaires dynamiques sont un cas particulier des modèles espace-état généraux (« state-space models »), du fait qu'ils sont Gaussiens et linéaires (West et Harrison, 1997). Ce sont des modèles statistiques permettant d'estimer des tendances passées et de prédire des tendances futures à partir de données temporelles. Cette approche DLM a été déployée depuis de nombreuses années dans différentes disciplines, notamment en économie (Petris *et al.*, 2009). L'utilisation de ce type de modèle est plus récente en agronomie, elle a été utilisée par exemple pour l'analyse et la prédiction de l'évolution des rendements en blé (Michel et Makowski, 2013), et en sciences animales où elle a été utilisée pour monitorer la croissance des porcs en engraissement (Stygar et Kristensen, 2016) ou pour prédire des épisodes de diarrhée chez les porcs (Jensen *et al.*, 2017).

Dans sa forme de base, un DLM peut être décrit à l'aide de deux équations : une équation des observations (4), reliant les observations et les variables d'état, et une équation du système (5), décrivant la dynamique des variables d'état.

$$\mathbf{Y}_t = \mathbf{F}_t \boldsymbol{\theta}_t + \mathbf{v}_t, \quad \mathbf{v}_t \sim N_m(0, \mathbf{V}), \quad (4)$$

$$\boldsymbol{\theta}_t = \mathbf{G}_t \boldsymbol{\theta}_{t-1} + \mathbf{w}_t, \quad \mathbf{w}_t \sim N_p(0, \mathbf{W}), \quad (5)$$

L'équation (4) décrit comment les valeurs du vecteur des observations (\mathbf{Y}_t) de dimension p dépendent du vecteur de paramètres non observables ($\boldsymbol{\theta}_t$; vecteur d'état) au temps t . Le vecteur aléatoire \mathbf{v}_t de dimension p représente le bruit de la mesure, de moyenne nulle et de matrice de covariance \mathbf{V} . \mathbf{F}_t est la matrice de conception (design matrix) de dimension $p \times d$. L'équation (5) décrit comment le vecteur de paramètres ($\boldsymbol{\theta}_t$) est mis à jour du temps $t-1$ au temps t . Le vecteur aléatoire \mathbf{w}_t de dimension d représente le bruit de l'état, de moyenne nulle

et de matrice de covariance \mathbf{W} . \mathbf{G}_t est la matrice du système de dimension $d \times d$. Une distribution normale est en générale considérée sur le vecteur d'état à l'instant $t = 0$, de moyenne m_0 et de matrice de covariance \mathbf{C}_0 .

L'estimation des variables non-observables au temps t est réalisée à l'aide du filtre de Kalman, un algorithme récursif utilisant les informations disponibles à ce temps (West et Harrison, 1997). Le filtre de Kalman peut utiliser les données disponibles au temps t pour estimer de manière séquentielle les valeurs d'une ou plusieurs variables d'état, c'est le filtrage (« filtering »). Il peut aussi utiliser les valeurs passées des variables d'état à l'aide de l'ensemble des données disponibles, c'est le lissage (« smoothing »).

Le DLM le plus simple est un modèle polynomial d'ordre 1, appelé aussi marche aléatoire, qui est un modèle univarié avec un vecteur d'état univarié, les observations \mathbf{Y}_t ; sont modélisées comme des observations bruitées d'un niveau θ_t , qui est lui-même sujet à des changements aléatoires dans le temps. Les DLM peuvent aussi inclure d'autres composantes : saisonnières, régressives, tendancielle, interventions. Un DLM intégrant une variable explicative peut être considéré comme une régression linéaire dont les coefficients de régression évoluent au cours du temps.

Le package *dlm* sous R, développé par Petris *et al.* (2009), permet de manière relativement simple de construire différents modèles. La première étape consiste à écrire le modèle en utilisant la fonction appropriée : modèle polynomial (*dmlModPoly*), modèle de régression linéaire (*dmlModReg*), modèle ARMA (*dmlModARMA*), modèle périodique (*dmlModSeas* ou *dmlModTrig*). Dans un même modèle, il est possible d'agréger plusieurs fonctions. La seconde étape consiste à estimer les paramètres du modèle à l'aide du maximum de vraisemblance (*dmlMLE*). L'algorithme de Kalman est ensuite utilisé pour estimer les valeurs des variables d'état par filtrage (*dmlFilter*) ou par lissage (*dmlSmooth*).

5.4.2 Construction d'un DLM afin de caractériser l'allocation de l'énergie à la croissance

Le choix de se porter sur l'utilisation d'un modèle DLM pour caractériser la dynamique d'allocation de l'énergie à la croissance a été motivé par plusieurs raisons. D'une part, ce type d'approche offre la possibilité de construire des modèles relativement simples auxquels il est possible de rajouter des composantes par la suite (effets saisonniers, effets aléatoires, délai temporel...). D'autre part, ce type de modèle offre la possibilité d'analyser des trajectoires

passées ou de prédire une trajectoire future, notamment dans une perspective de développer des outils d'aide la décision. De plus, l'existence du package *dlm* facile à mettre en œuvre et possédant une documentation approfondie avec de nombreux exemples (Petris *et al.*, 2009) a motivé notre choix.

- **Approche conceptuelle**

Dans le chapitre 3, nous avons considéré que l'ingestion alimentaire, l'entrée du système, est transformée en énergie nette et est allouée à différentes fonctions (figure 3.13) : entretien (maintenance), dépôt protéique, dépôt lipidique et les autres fonctions. Le gain de poids journalier, la sortie du système, est directement dépendant des dépôts protéiques et lipidiques. L'allocation des ressources est régulée au cours du temps et dépend de facteurs déterministes comme le potentiel génétique ou le degré de maturité, et des effets des changements dans l'environnement.

- **Préparation des données**

Les données considérées pour la construction du modèle sont celles issues du prétraitement présenté dans le chapitre précédent, à savoir l'ingestion d'aliment (FI_{it} ; kg) et le poids (BW_{it} ; kg) pour un jour d'engraissement donné t et pour un animal donné i . La transformation de l'ingestion alimentaire en ingéré énergétique (EI_{it} ; MJ EN) est réalisée en appliquant la densité énergétique de l'aliment de 9,85 MJ EN/kg, fournie par le fabricant d'aliment (AGRIAL, Caen, France). La quantité d'énergie allouée à l'entretien (MR_{it} ; MJ) a été estimée à l'aide de la formule (6) proposée par Noblet *et al.* (2016) et dépend du poids métabolique de l'animal i au temps t .

$$MR_{it} = 0,74 * 1,05 * BW_{it}^{0,60}. \quad (6)$$

Le graphique 5.6 présente l'exemple de l'évolution des variables EI_{it} et MR_{it} pour un animal. La quantité d'énergie nette disponible pour la croissance (NEA_{it} ; MJ), dépôt lipidique et dépôt protéique, d'un animal i au jour t a été calculé comme la différence entre EI_{it} et MR_{it} . La quantité d'énergie disponible pour la croissance cumulée ($CNEA_{it}$) ainsi que le gain de poids cumulé (CW_{it}) ont ensuite été calculés. Le choix d'utiliser les variables cumulées plutôt que journalières s'appuie sur les travaux présentés précédemment de Strathe *et al.* (2009). Schulin-Zeuthen *et al.* (2008) ont indiqué que le poids de l'animal pouvait être décrit par une fonction monomoléculaire de l'ingestion cumulée.

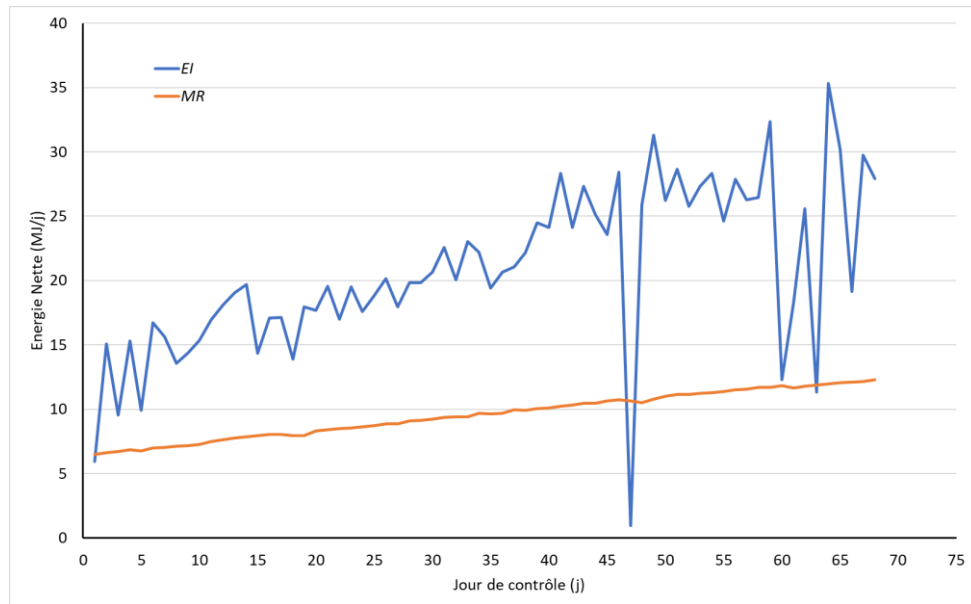


Figure 5.6 Evolution de l'ingestion énergétique (EI) et de la quantité d'énergie allouée à l'entretien (MR) par jour de contrôle en MJ/j chez un porc en croissance.

- **Construction de la régression linéaire dynamique**

Nous supposons qu'il existe une relation linéaire entre la quantité d'énergie disponible au temps $t-1$ ($CNEA_{t-1}$) et le gain de poids au temps t (CW_{it}). Nous avons considéré qu'il existait un délai de 1 jour entre l'ingestion et le gain de poids chez le porc en croissance. Cette relation peut être donc décrite par une régression linéaire (7).

$$CW_{it} = \alpha_i CNEA_{it-1} + \varepsilon_{it} \quad \varepsilon_{it} \sim N(0, \sigma^2) \quad (7)$$

où α_i est le coefficient fixe d'allocation de l'énergie à la croissance (kg/MJ EN) pour un animal donné. Comme discuté précédemment, nous supposons que la relation entre CW_{it} et $CNEA_{t-1}$ évolue au cours du temps selon des facteurs déterministes et aléatoires et par conséquent que la valeur de α_i évolue au cours du temps. Dans ce cas, cette régression peut être transformée en une régression linéaire dynamique avec l'équation des observations (8) décrivant la relation entre CW_{it} et $CNEA_{t-1}$ et l'équation du système (9), décrivant l'évolution de α_{it} à chaque pas de temps selon un processus stochastique.

$$CW_{it} = \alpha_{it} * CNEA_{it-1} + v_{it} \quad \mathbf{v}_i \sim N(0, I\sigma_{iv}^2) \quad (8)$$

$$\alpha_{it} = \alpha_{it-1} + w_{it} \quad \mathbf{w}_i \sim N(0, I\sigma_{iw}^2) \quad (9)$$

Où v_{it} est l'erreur d'observation aléatoire pour l'animal i ; σ_{iv}^2 est la variance observationnelle; w_{it} représente les changements aléatoires et imprévisibles entre les temps $t-1$ et t ; et σ_{iw}^2 est la variance du système.

La mise en œuvre du modèle à l'aide du package *dln* a fait l'objet d'un article de données (« data paper ») intitulé « **Dynamic data of body weight and feed intake in fattening pigs, and the determination of energetic allocation factors using a dynamic linear** » publié dans *Animal – Open Space* en juin 2022 (<https://doi.org/10.1016/j.anopes.2022.100014>) et présenté dans la suite de ce point. L'objectif de cette communication dans *Animal – Open Space*, via un article de données, était de mettre à la disposition de la communauté scientifique un jeu de données représentatif des données collectées par les DAC ainsi que le code construit à l'aide de R pour modéliser le coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance. La finalité était de favoriser les échanges et les discussions sur notre approche. Le jeu de données ainsi que le script R sont disponibles sous Zenodo (<https://doi.org/10.5281/zenodo.6626445>).

- **Résumé de l'article**

Un jeu de données de 100 porcs, de la lignée Piétrain NN Français élevés à la station de testage AXIOM en 2020, a été utilisé. L'élevage était équipé de distributeurs automatiques de concentrés, enregistrant le poids vif et la consommation d'aliment à chaque visite d'un animal. Nous avons utilisé un modèle de régression linéaire dynamique pour caractériser l'évolution du coefficient d'allocation énergétique (α_t) qui représente le lien entre l'énergie nette disponible cumulée (estimée à partir de l'ingestion alimentaire) et le gain de poids cumulé pendant la période d'engraissement. Le modèle dynamique linéaire a été construit à l'aide du package *dln* sous R afin d'estimer le coefficient d'allocation pour un animal donné et pour chaque jour de mesure. Le jeu de données et le script R sont des ressources utiles pour étudier l'ingestion alimentaire, la dynamique de croissance et la relation entre ces deux variables.

Dynamic data of body weight and feed intake in fattening pigs, and the determination of energetic allocation factors using a dynamic linear model

G. Lenoir ^{a,b,c}, K. Kashefifard ^c, C. Chesnet ^c, L. Flatres-Grall ^c, R. Muñoz-Tamayo ^a

This data paper is published in Animal – Open Space, 1(1), 100014,
<https://doi.org/10.1016/j.anopes.2022.100014>

^a Université Paris-Saclay, INRAE-AgroParisTech, UMR Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 75005 Paris, France

^b GenPhySE, INRAE, ENVT, Université de Toulouse, 31326 Castanet-Tolosan, France

^c AXIOM, 37310 Azay-sur-Indre, France

Corresponding author: Guillaume Lenoir. Email: glenoir@axiom-genetics.com

ABSTRACT

A dataset of 100 pigs, from the Piétrain NN Français line raised at the AXIOM boar testing station, in 2020 were used. The farm was equipped with an automatic feeding system, recording individual weight and feed intake at each visit. We used a dynamic linear regression model to characterize the evolution of the energetic allocation factor (α_i) which represents the link between the cumulative net energy available (estimated from feed intake) and cumulative weight gain during the fattening period. The data were imported using an R script to estimate the allocation factor for a given animal. The dataset and R script are useful resources to study feed intake, growth dynamics and the relationship between these two variables.

Keywords: Swine; Precision livestock farming; Weight gain; Energy intake; Modelling

Table 5.2 Specifications Table

Subject	<i>Livestock Farming Systems</i>
Specific subject area	Body weight and feed intake recorded on fattening pigs from approximately 35 to 107 kg body weight.
Type of data	Table R script
How data were acquired	We collected data from automatic feeding system (AFS) Nedap pig performance testing feeding station (Nedap N.V.; Groenlo, the Netherlands), recording weight and feed intake at eat visit.
Data format	Pre-treated data in csv format (DataAxiom.csv)
Parameters for data collection	100 male pigs of Pietrain NN breed were randomly selected from the 990 animals raised in 2020 at the AXIOM boar testing station (Azay-sur-Indre, France) in pens of 14 pigs, each equipped with one AFS.
Description of data collection	Raw data were downloaded from Nedap Velos cloud in csv format file. They were pre-treated to identify and remove outliers and to estimate missing values following the procedure described by Revilla et al. (2022). Data were aggregated from visit scale to daily scale.
Data source location	Company: AXIOM City: Azay-sur-Indre Country: France
Data accessibility	Repository name: <i>zenodo</i> Data identification number: https://doi.org/10.5281/zenodo.6626445
Related research article	Not applicable

VALUE OF THE DATA

- Dynamic data of weight and feed intake from fattening pigs individually recorded at daily scale.
- Data are useful to estimate allocation of energy intake to growth at day scale.
- The dataset and R script are useful resources to study feed intake, growth dynamics and the relationship between these two variables.
- The data are useful to develop models for characterizing the response of animals in terms of the dynamics of feed intake and growth.

DATA DESCRIPTION

The data for the 100 fattening pigs are available at <https://doi.org/10.5281/zenodo.6626445>.

They are stored in one csv file (DataAxiom.csv) and structured as follows.

- ID: pig identification number;
- Fattening_group. Pen: fattening group and pen number for a given ID;
- t: time in days since the transfer to fattening group;
- Wt: median weight in kg at day t for a given ID;
- Ft: total feed intake in kg at day t for a given ID.

The R script DLM_script.R includes the code with the implementation of the dynamic linear regression model for the estimation of the allocation factor.

EXPERIMENTAL DESIGN, MATERIALS AND METHODS

Data collection

Body weight (BW – kg) and feed intake (FI - kg) were recorded for 100 fattening pigs. The animals were entire male pigs from the Piétrain NN Français paternal line, free from halothane-sensitivity, of the Axiom company. The animals were randomly selected from the 990 animals raised in 2020 at the AXIOM boar testing station and born on one farm. The animals entered the boar testing station after weaning at the rate of one group every 3 weeks and were raised in quarantine rooms and in post-weaning rooms for 7 weeks. Then, they were transferred to fattening rooms ($t = 0$) when they were 76.5 ± 1.1 days of age (35.7 ± 5.8 kg BW). They were kept in fattening rooms, in pens of 14 pigs, during 71.8 ± 3.4 days until the individual candidate

test at around 148.3 ± 3.4 days of age (107.2 ± 8.5 kg BW). During this period, animals were fed *ad-libitum* with a pelleted diet providing 9.85 MJ of net energy, 156 g of crude protein and 9 g of digestible lysine per kilogram of feed. This information was provided by the feed manufacturer (AGRIAL; Caen; France). Fattening pens were equipped with an automatic feeding system (AFS), the Nedap pig performance testing feeding station (Nedap N.V.; Groenlo, the Netherlands). BW (kg) and feed intake (FI - kg) were recorded each time the animal went into the AFS.

Data pre-treatment

Pre-treatment was performed on data recorded by AFS at each visit using the procedure proposed by Revilla *et al.* (2022). The weight (W_{it} ; kg) and the feed intake (FI_{it} ; kg) for each identified pig (i) and each fattening day (t) were estimated, where t was time in days since the transfer to fattening room. Data recorded on day $t = 0$ were excluded from the dataset due to AFS calibration and animal adaptation. Missing values for weight and/or feed intake were also estimated using a local regression (Revilla *et al.*, 2022). These data were included in the pre-treated data file (DataAxiom.csv).

Determination of energetic allocation factors using a dynamic linear model

The trait FI_{it} was converted in net energy intake (EI_{it}) by assuming a net energy density of the feed of 9.85 MJ NE /kg. The net energy available at day t (NEA_{it}) was the difference between EI_{it} and the net energy maintenance requirements at day t (MR_{it}). The value of MR_{it} was estimated according to Noblet *et al.* (2016) $MR_{it} = 1.05 * W_{it}^{0.6} * 0.74$. We represented the link between cumulative weight gain (CW) and cumulative NEA (CNEA) by a dynamic linear regression model (West and Harrison, 1997) built with the following equations:

$$CW_{it} = \alpha_{it}CNEA_{it-1} + v_{it}, \quad v_{it} \sim N(0, \sigma_{vi}^2) \quad (10)$$

$$\alpha_{it} = \alpha_{it-1} + w_{it}, \quad w_{it} \sim N(0, \sigma_{wi}^2) \quad (11)$$

Where CW_{it} was the time series of cumulative weight gain (kg) at day t ; $CNEA_{it-1}$ was the cumulative net energy available (MJ) at day $t-1$; α_{it} was a dynamic allocation factor of energy to weight gain; v_{it} was a random observation error; σ_{vi}^2 is the observational variance; w_{it} represented random and unpredictable changes in level between

time $t-1$ and t ; and σ_{wi}^2 was the system variance. The observation equation (10), related CW and CNA. Equation (11) was a system equation describing the changes in α_t (unobserved state variable) from day to day according to a stochastic process.

The model has been built using the function `dlmModReg` of the package *dlm* (Petris *et al.*, 2009) of the software R (<https://www.r-project.org/>). The parameters σ_v^2 and σ_w^2 were estimated by maximum likelihood with the function `dlmMLE`. The values of α_t were calculated independently for each animal with a Kalman smoother algorithm (function `dlmSmooth`). The R script (`DLM_script.R`) contains the workflow to do the estimation of α_t across time for a given animal. The identification of the individual (ID), from 1 to 100, to estimate must be specified at the beginning of the script. The various estimated variables are exported in the `Result.csv` file: ID, t , W_t , Fl_t , El_t , MR_t , NEA_t , $CNEA_t$, CW_t , α_t . The value of α_t at $t=1$ is not estimable because the consumption at $t-1$ is unknown.

The average results for the whole dataset are presented in table 5.3. The minimum feed intake value equal to zero was measured on animals #6 and #7, from fattening group 202025 and pen number 13, without any intake during day 2. This was due to a mechanical problem of the AFS. Figures 5.7 and 5.8 show the example of the dynamics of CW_t , $CNEA_t$ and of α_t estimates for animals #26 and #90 respectively.

Table 5.3 Descriptive statistics (Mean, Minimum, Maximum and SD: standard deviation) of the variables recorded or estimated on fattening pigs

Variable	Mean	Minimum	Maximum	SD
Weight (W; kg)	70.1	23.8	133.0	22.0
Feed Intake / day (FI; kg)	2.23	0	5.02	0.64
Energy Intake / day (EI; MJ)	21.99	0	49.47	6.29
Energy maintenance requirements / day (MR; MJ)	9.83	5.20	14.61	1.90
Net Energy Available / day (NEA; MJ)	12.16	-11.88	36.15	5.09
Cumulated Net Energy Available (CNEA; MJ) over testing period	389.78	652.79	1 257.89	137.42
Allocation factor / day (α ; kg/MJ)	0.099	0.061	0.225	0.019

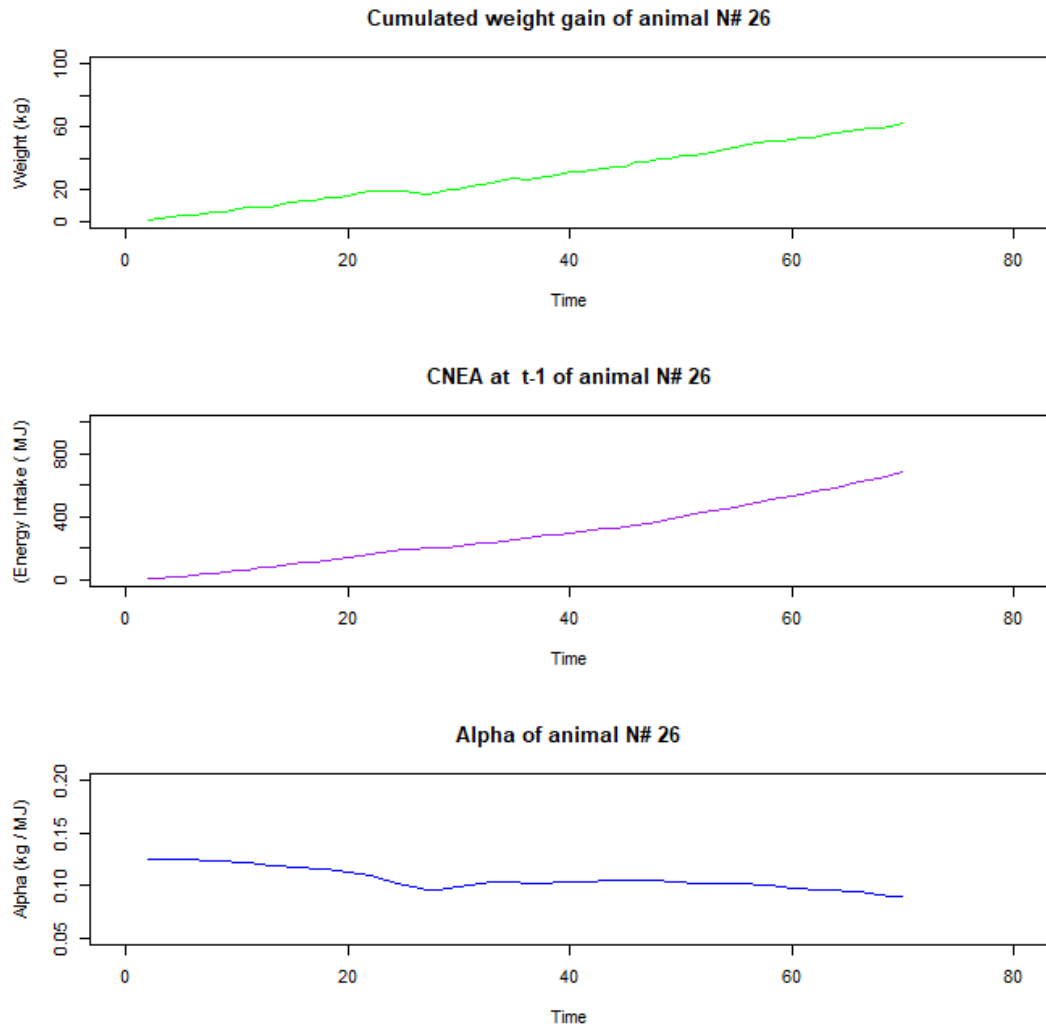


Figure 5.7 Dynamics of cumulative weight gain (CW_t) of cumulative net energy available ($CNEA_{t-1}$) and of allocation factors (α_t) estimated dynamic linear model over the testing period for fattening pig #26.

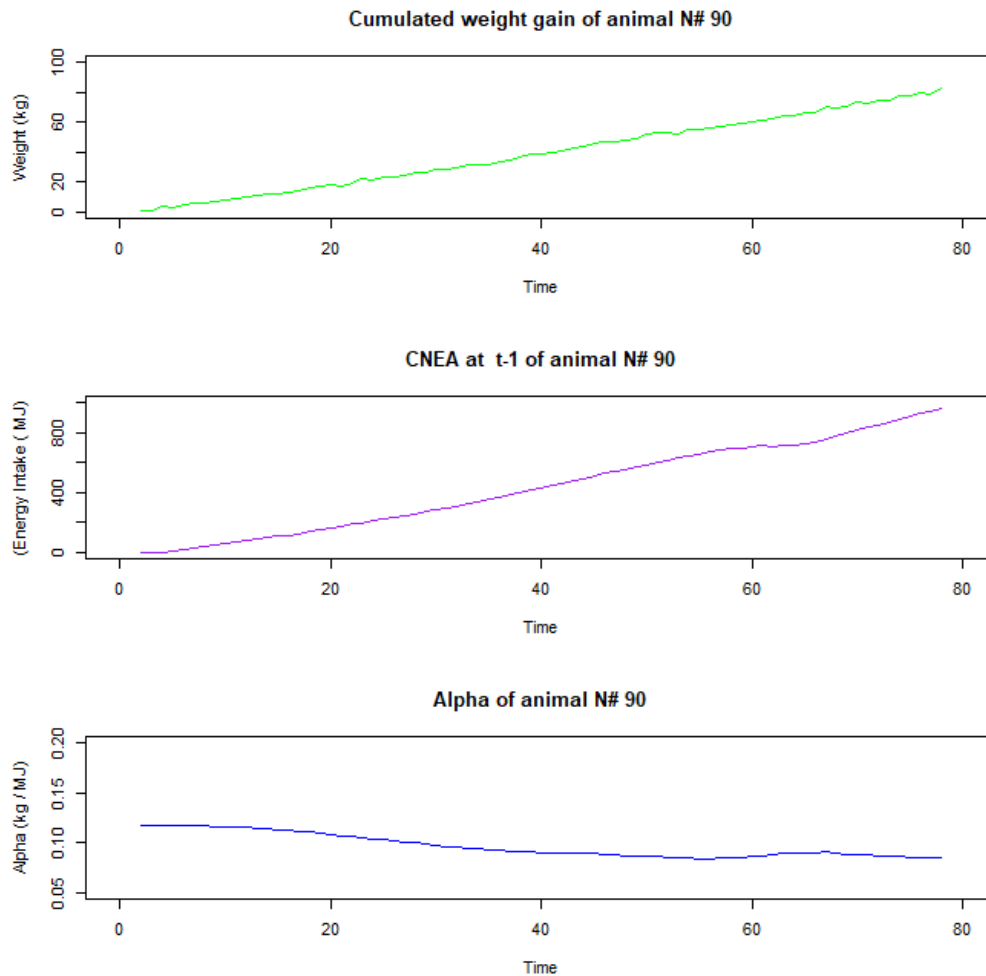


Figure 5.8 Dynamics of cumulative weight gain (CW_t) of cumulative net energy available ($CNEA_{t-1}$) and of allocation factors (α_t) estimated dynamic linear model over the testing period for fattening pig #90.

ETHICS APPROVAL

The data were obtained from pre-existing databases provided by AXIOM. Animals were raised under commercial conditions and were cared for according to EU-Council directive 2008/120/EC of 18 December 2008 laying down minimum standards for the protection of pigs (<http://data.europa.eu/eli/dir/2008/120/oj>).

AUTHOR ORCIDS

GL: <https://orcid.org/0000-0002-9078-5483>

RMT: <https://orcid.org/0000-0002-9266-4132>

AUTHOR CONTRIBUTIONS

KK and CC managed data collection on farm, equipment follow-up and developed the database to store and share the data. GL and KK developed the data pre-treatment process. GL, LFG and RMT implemented and tested the dynamic linear model applied to the concept of allocation. GL, RMT and LFG drafted the paper. All authors read and approved the final manuscript.

DECLARATION OF INTEREST

GL, LFG, CC and KK are employed by the company AXIOM. There is no conflict of interest to be declared.

ACKNOWLEDGEMENTS

We acknowledge the technicians of AXIOM's testing station at La Garenne for their implication for data collection. We also thank Ingrid David (INRAE – UMR *GenPhySE – France*), Anna Stygar (LUKE – Finland) and Nicolas C. Friggens (INRAE – UMR *MoSAR - France*) for their constructive discussion and helpful comments on this project.

FINANCIAL SUPPORT STATEMENT

This project was supported by the ANRT (Association Nationale Recherche Technologie) with a CIFRE Doctoral fellowship (2019/0705).

5.4.3 Bilan et perspectives sur la modélisation de l'allocation

Le DLM proposé a permis de caractériser le coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance α_t . Ce modèle ne représente pas l'ensemble des processus d'allocation de l'énergie mais une vision simplifiée à partir des informations disponibles de manière temporelle. Pour les besoins d'entretien, nous avons intégré une valeur moyenne qui ne prend pas en compte la variabilité individuelle propre à chaque individu, mais dont la valeur n'est pas estimable en l'état. De plus, la possibilité de mobilisation des réserves lipidiques n'a pas été intégrée au modèle, notamment du fait que ce phénomène est relativement rare chez les animaux en croissance, mise à part pour le glycogène (van Milgen et Noblet, 2003). Cette approche pragmatique est aussi liée au fait qu'il est complexe sur une large population d'animaux, d'évaluer pour un animal donné à un jour donné, l'énergie allouée à la thermorégulation, à l'activité physique, au dépôt protéique, au dépôt lipidique... L'intérêt du DLM proposé est de permettre de traiter l'ensemble des données dans un temps de calcul relativement court, environ 35 minutes pour plus de 400 000 jours de mesures, et qu'il offre aussi la perspective d'être amélioré en intégrant des effets fixes (bande, case) ou aléatoires.

Le DLM construit dans ce projet permet donc d'estimer pour un animal donné une valeur du coefficient de α_{it} pour chaque jour d'engraissement t . Une procédure d'estimation de α_{it} en routine est envisageable à partir des données brutes issues des DAC (figure 5.9). Le passage de la procédure de prétraitement sous R permettrait probablement d'optimiser le temps de traitement.

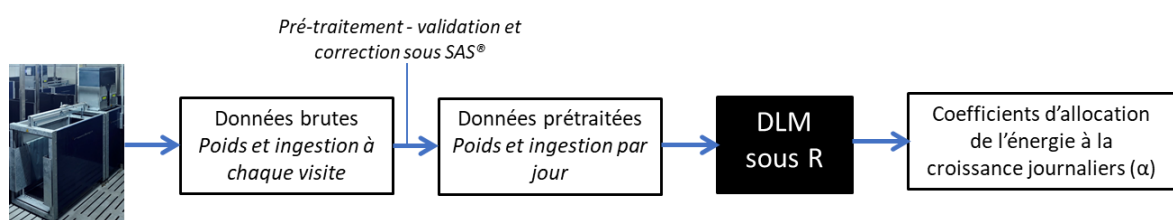


Figure 5.9 Schéma de traitement des données des DAC pour l'estimation du coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance.

La construction d'un ou des indicateurs de la robustesse à partir de ce coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance est abordée dans le chapitre suivant.

Chapitre 6. Caractériser la robustesse à partir de l'allocation énergétique

Le chapitre précédent a permis de modéliser le coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance (α_t) de chaque animal pour chaque jour de contrôle. Dans ce chapitre, l'objectif est d'identifier, au travers de l'analyse des valeurs α_{it} de chaque individu i , des indicateurs associés à sa robustesse. Nous pouvons supposer que la valeur du coefficient d'allocation α_{it} est fonction de plusieurs composantes : du génotype de l'individu, du degré de maturité de l'animal et des perturbations environnementales.

- *L'effet du génotype de l'individu* caractérise le potentiel génétique d'allocation de l'énergie à la croissance de chaque individu. Il peut être considéré comme fixe dans le temps.
- *Le degré de maturité* impacte la part d'énergie allouée à la croissance et notamment le ratio entre les dépôts musculaires et lipidiques. Cet effet peut être modélisé par une fonction du poids ou de l'âge de l'animal.
- *Les perturbations environnementales.* Ces perturbations impactent la valeur de α_{it} chaque individu i de manière plus ou moins importante selon leur origine et les caractéristiques de l'individu. Elles peuvent avoir un effet à l'échelle de la bande (canicule, transition alimentaire...) ou bien de la case (interactions sociales). Les variations de α_{it} non expliquées par le génotype et le degré de maturité peuvent représenter l'impact de ces perturbations environnementales sur l'individu. Nous pouvons supposer que les animaux ayant des variations plus faibles sont moins sensibles à leur environnement, c'est-à-dire plus robustes.

Afin de caractériser la sensibilité à l'environnement, deux indicateurs ont été estimés à partir du coefficient d'allocation α_t . Ce chapitre présente ces deux approches ainsi que le déterminisme génétique des indicateurs proposés au travers de deux communications. Le premier indicateur, la variance de α_i , est décrit dans le point 6.1 au travers d'une communication présentée lors du 12^{ème} *World Congress on Genetics Applied to Livestock*

Production à Rotterdam en juillet 2022 et intitulée « **Towards the characterisation of animal robustness by dynamic energy allocation indicators in fattening pigs.** » (<https://hal.inrae.fr/hal-03725117>). Le second indicateur, estimé à partir de la résiduelle de α_{it} , est présenté dans le point 6.2 sous la forme d'un article soumis à *Genetics Selection Evolution* en octobre 2022 : « **Disentangling the dynamics of energy allocation to provide a proxy of robustness in fattening pigs** ». Il est disponible sous la forme d'un « preprint » sur *bioRxiv* (<https://doi.org/10.1101/2022.10.19.512827>).

6.1 Article 1 : Vers la caractérisation de la robustesse basée sur la dynamique de l'allocation énergétique chez les porcs en croissance

• Résumé de la communication

Les objectifs de cette étude étaient d'évaluer la possibilité de caractériser la robustesse des porcs en croissance en utilisant un indicateur basé sur la dynamique d'allocation énergétique de l'animal et de déterminer ses paramètres génétiques. Au total 2 140 porcs, issus de la lignée Piétrain NN Français, ont été élevés à la station de testage AXIOM. Cet élevage était équipé de distributeurs automatiques de concentrés (DAC), permettant d'enregistrer à chaque visite de l'animal au DAC son poids vif et son ingestion alimentaire. Une régression linéaire dynamique a été utilisée pour caractériser la dynamique du coefficient d'allocation (α_t) entre l'énergie nette cumulée disponible, estimée à partir de l'ingestion alimentaire, et le gain de poids cumulé au cours de la période d'engraissement. Pour chaque animal, la moyenne et la variance des valeurs α_t ont été calculées. L'héritabilité de la moyenne de α_t était modérée ($0,16 \pm 0,05$) et proche de celle de l'indice de consommation. La variance de α_t , qui pourrait être interprétée comme un indicateur de la réponse de l'animal aux perturbations, a montré une héritabilité modérée ($0,27 \pm 0,08$). En effet, les animaux plus robustes étant moins impactés par les perturbations, nous avons supposé que ces animaux auraient une valeur α_t « plus stable » au cours du temps et par conséquent une valeur de variance plus faible. Cette héritabilité permet d'envisager une sélection sur ce critère. Cependant une sélection visant à réduire la variance de α_t aurait un impact négatif sur l'efficacité alimentaire, en raison de la corrélation génétique modérée et défavorable avec l'indice de consommation. Ces résultats préliminaires montrent l'intérêt du coefficient α_t afin de caractériser la robustesse des porcs en croissance mais aussi la nécessité d'en identifier les différentes composantes : le degré de maturité ou la sensibilité aux perturbations par exemple.

Towards the characterisation of animal robustness by dynamic energy allocation indicators in fattening pigs

G. Lenoir^{1,2,3*}, R. Muñoz-Tamayo¹, L. Flatres-Grall², I. David³ and N. C. Friggens¹

This work was presented at the 12th World Congress Applied to Livestock Production (WCGALP), Rotterdam, The Netherlands. <https://hal.inrae.fr/hal-03725117>

¹ Université Paris-Saclay, INRAE-AgroParisTech, UMR Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 75005 Paris, France; ² AXIOM, 37310 Azay-sur-Indre, France; ³ GenPhySE, INRAE, ENVT, Université de Toulouse, 31326 Castanet-Tolosan, France; *glenoir@axiom-genetics.com

ABSTRACT

The objectives of this study were to investigate the possibility of characterising animal robustness by using indicators based on the dynamics of energy allocation of the animal and to determine their genetic parameters. A total of 2 140 pigs, from the Piétrain NN Français line, were raised at the AXIOM boar testing station. This farm was equipped with automatic feeding system, recording individual weight and feed intake at each visit. We used a dynamic linear regression model to characterize the evolution of the allocation factor (α_t) between cumulative net energy available, estimated from feed intake, and cumulative weight gain during fattening period. The variance of α_t , that could be interpreted as an indicator of the response of the animal to perturbations/stress, showed moderate heritability (0.27 ± 0.08). Our perspective is to further decompose the allocation factor into components to better characterise the robustness phenotype.

INTRODUCTION

Livestock farming faces new challenges related to climate change and societal concerns, e.g., animal welfare and use of antibiotics. These challenges require having animals able to adapt to these new conditions, which implies an improvement of robustness while maintaining a high level of production. There is no real consensus on the definition of robustness as well as on the ways to phenotype it. Following the definition of robustness adapted to the context of artificial selection of Knap (2005), we have recently proposed robustness scores estimated from phenotypes commonly available on farm (Lenoir *et al.*, 2022a). However, these scores had low heritability indicating the need to find other indicators that can be used for genetic

improvement. Development of new technologies in livestock production, such as automatic feeding system, allow recording of longitudinal data over a period (weight, feed intake, feeding duration). Several studies have used such data to quantify robustness and resilience indicators based on deviation between potential of production of an individual and its observed production (Nguyen-Ba *et al.*, 2020; Revilla *et al.*, 2022). Definition and modelling of individual potential are challenging issues in these approaches. The first objective of this study was to investigate the possibility of characterising animal robustness by using indicators based on the dynamics of energy allocation of the animal. Our rationale is that these indicators should reflect the ability of an animal to express or adapt its production potential in the face of changes in the environment relative to other animals that have been raised under the same conditions. To identify these indicators, we followed a modelling approach applied on longitudinal measurements of body weight and feed intake of fattening pigs (35 to 110 kg live weight). The second objective was to estimate the genetic determinism of the resulting indicators and to compare them with other robustness traits.

MATERIALS & METHODS

Animals

Pigs from Piétrain NN Français paternal line, free from halothane-sensitivity, of the AXIOM company were used in this study. The animals considered in this study were 2140 entire males raised from January 2019 to April 2021 at the AXIOM boar testing station and born from two different farms. They entered the boar testing station after weaning and were raised in quarantine rooms and in post-weaning rooms for 7 weeks. Then, animals were transferred to fattening rooms when they were 75.3 ± 3.4 days of age (34.5 ± 6.2 kg BW). They were kept in fattening rooms during 74.8 ± 4.0 days until the individual candidate test at around 149.7 ± 4.1 days of age (108.8 ± 11.5 kg BW). Fattening rooms were equipped with automatic feeding system (AFS) Nedap pig performance testing feeding station (Nedap N.V.; Groenlo, the Netherlands).

Data

During the fattening period, BW (kg) and feed intake (FI; kg) were recorded each time the animal went into the AFS. Other measurements made during the individual test were: average

ultrasonic backfat thickness (BF100) and ultrasonic longissimus dorsi thickness (LD100), both adjusted to 100 kg liveweight. Individual average daily gain (ADG) and daily feed intake (DFI) were calculated. The feed conversion ratio (FCR) was calculated as the ratio between the total FI and the weight gain during the fattening period. A phenotype to characterize the robustness (R2) of the candidates was determined from the visual observation performed during the individual test based on Lenoir *et al.* (2022). The binary trait R2 differentiated animals that were selectable (score 1), from those that were dead or not selectable (score 0). The ABC index developed by Revilla *et al.* (2022) was calculated using weight measured by AFS for each animal alive at the end of the fattening period. The trait ABC was the accumulated difference (area) between a theoretical unperturbed growth curve and the perturbed curve.

After pre-treatment process of data recorded by AFS, the weight (W_t ; kg) and the feed intake (F_t ; kg) for each fattening day were estimated, where t was time in days since the transfer to fattening room. Then, F_t was converted in net energy intake (EI_t) by using a factor of 9.85 MJ/kg of NE. The net energy available at day t (NEA_t) was the difference between EI_t and the net energy maintenance requirements at day t (MR_t). The value of MR_t was estimated according to Noblet *et al.* (2016), $MR_t = 1.05 * W_t^{0.6} * 0.74$.

Modelling growth allocation

We could represent the link between cumulative NEA (CNEA) and cumulative weight gain (CW) by a standard linear regression for each animal (1).

$$CW_t = \alpha CNEA_{t-1} + \varepsilon_t, \quad \varepsilon_t \sim N(0, \sigma^2) \quad (1)$$

Where CW_t is the time series of cumulative weight gain (kg) at day t , $CNEA_{t-1}$ is the cumulative net energy available (MJ) at day $t-1$; α is an allocation factor of energy to weight gain. We assumed in this study that a perturbation is linked with a change in the allocation of energy available to the growth. Therefore, the relationship between CW and CNEA evolves over time. To characterize this evolution, we used a dynamic linear regression model (Petris *et al.*, 2009) built with two equations: an observation equation (2), relating cumulated weight gains and cumulated NEA, and a system equation (3), describing the changes in α_t (unobserved state variable) from day to day according to a stochastic process.

$$CW_t = \alpha_t CNEA_{t-1} + v_t, \quad v_t \sim N(0, \sigma_v^2) \quad (2)$$

$$\alpha_t = \alpha_{t-1} + w_t, \quad w_t \sim N(0, \sigma_w^2) \quad (3)$$

The model has been built using the function `dlmModReg` of the package `dlm` of R (Petris *et al.*, 2009). It included two unknown parameters (σ_v^2 and σ_w^2) that were estimated by maximum likelihood with the function `dlmMLE`. The values of α_t were calculated independently for each animal with a Kalman smoother algorithm (function `dlmSmooth`). For each individual, using the estimated α_t across time, we further calculated two traits: the mean (MA) and the variance (VA).

Genetic parameters estimation

Genetic parameters were estimated using ASReml 3.0 software (Gilmour *et al.*, 2009) using the restricted maximum likelihood method (REML). The fixed effect was the fattening group (33 levels). In addition, two random effects were included in the model: common litter effect and genetic additive effect of the animal. Traits ABC, MA and VA were standardized on a mean of 0 and a standard deviation of 1. Firstly, variance and covariance components were estimated with a 4-trait linear animal model including traits under selection (ADG, FCR, BF100 and LD100). Secondly, to estimate heritability for each non-selected trait (MA, VA, DFI, ABC and R2) and their genetic correlations with the traits under selection, 5-trait linear animal models including the 4 traits under selection and 1 trait to be estimated were used. R2 was considered as a continuous phenotype. Thirdly, to estimate genetic correlations between MA and VA with the other non-selected traits, 2-trait linear animal models were performed. The pedigree contained 3 944 animals across 24 generations.

RESULTS

For traits ABC, MA and VA, descriptive values are presented in table 6.1.1 (raw values before standardization). For the traits under selection (ADG, FCR, BF100 and LD100) and DFI, heritability estimates were moderate, from 0.31 ± 0.07 to 0.41 ± 0.07 , except for FCR with a lower value (0.15 ± 0.05). Precisions of estimates were quite low, given the sample size. Heritability of MA (0.16 ± 0.05) was similar to those estimated for FCR. For the 3 robustness traits, heritabilities were low for ABC and R2, 0.06 ± 0.03 and 0.08 ± 0.04 respectively, and moderate for VA (0.27 ± 0.08). The trait MA had moderate to high negative genetic correlations with production traits (-0.52 to -0.79). It was positively correlated with DFI (0.28). Genetic correlations between VA and ADG, BF100 and LD100 were not significantly different from 0. The trait VA was moderately correlated with ABC (0.52 ± 0.29) and negatively with FCR and DFI. The three genetic

correlations between the traits MA, VA and R2 (ranging from -0.15 to -0.20) were not significantly different from 0. Several estimates of genetic correlations had large standard errors and should be interpreted with caution.

Table 6.1.1. Descriptive statistics (Mean and *SD*: standard deviation), heritability ($h^2 \pm$ standard error) for studied traits and genetic correlations ($r^2a \pm$ standard error) of mean of α_t (MA) and variance of α_t (VA) with studied traits.

	ADG	BF100	LD100	FCR	DFI	R2	ABC	MA	VA
	<i>kg/d</i>	<i>mm</i>	<i>mm</i>	<i>kg/kg</i>	<i>kg/d</i>	<i>no unit</i>	<i>no unit</i>	<i>kg/MJ</i>	<i>kg²/MJ²</i>
Mean	0.992	6.6	68.0	2.26	2.240	0.80	30,726	0.094	0.0005
<i>SD</i>	<i>0.108</i>	<i>0.8</i>	<i>5.3</i>	<i>0.19</i>	<i>0.287</i>	<i>/</i>	<i>24,764</i>	<i>0.019</i>	<i>0.0046</i>
h^2	0.36 ¹	0.32 ¹	0.41 ¹	0.15 ¹	0.31 ²	0.08 ²	0.06 ²	0.16 ²	0.27 ²
	± 0.05	± 0.07	± 0.07	± 0.05	± 0.07	± 0.04	± 0.03	± 0.05	± 0.08
r^2a	-0.64 ²	-0.52 ²	-0.59 ²	-0.79 ²	0.28 ³	-0.17 ³	0.57 ³	/	-0.15 ³
MA	± 0.14	± 0.16	± 0.17	± 0.13	± 0.10	± 0.26	± 0.32	/	± 0.26
r^2a	-0.04 ²	0.09 ²	-0.02 ²	-0.41 ²	-0.36 ³	-0.20 ³	0.52 ³	-0.15 ³	/
VA	± 0.19	± 0.41	± 0.18	± 0.21	± 0.16	± 0.27	± 0.29	± 0.26	/

ADG = average daily gain; BF100= backfat thickness estimated at 100kg; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg; DFI= average daily feed intake; R2 = robustness trait; ABC= resilience index

¹Estimates from a 4-traits multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100)

²Estimates from a 5-traits multiple trait model (ADG, FCR, BF100, LD100 and the trait under consideration)

³Estimates from a bivariate model (2 traits under consideration)

DISCUSSION

The traits MA and FCR were quite similar, with close heritability estimates and a strong and favourable correlation. This correlation looks different from 1, which could imply that the trait MA captures other elements of energy allocation than FCR. The strong and unfavourable genetic correlation with ADG could be related on the way these two traits were estimated. They were measured over an identical period for all individuals but were not standardized between starting and finishing weights (ADG 30-110kg). Some of the animals tested reached their maturity weight before the end of testing period, which led to a drop in feed efficiency. The trait MA described the average allocation of net energy in growth during fattening period. This

trait seems to be an interesting way to phenotype feed efficiency but the relationship between evolution of α_t over time and degree of maturity, regardless maintenance requirements, needs further investigation. The trait MA was also unfavourably correlated to the resilience indicator ABC, suggesting that an increase of energy allocation increases the risk of deviation of potential ADG in case of an environmental perturbation. In contrast, VA was favourably correlated with robustness trait and moderately with ABC trait. The trait VA, variation of α_t over testing period, could be interpreted as an indicator of the response of the animal to perturbations/stress. Indeed, more robust animals are less impacted by perturbations, we assumed that these animals would have a "more stable" α_t and consequently a lower value of VA. Heritability of this trait was higher than the other robustness traits. This makes it possible to consider a selection on the trait VA. A selection to reduce the variance of α_t would have a negative impact on FCR genetic potential, due to the moderate negative correlation with FCR, and no (or slightly positive) effect on the mean of α_t .

These preliminary results show the value of using the dynamic linear regression method in order to estimate time-trends in allocation (α_t) and to define robustness indicators on the basis of energy allocation. Our perspective is to further decompose the allocation factor into components such as degree of maturity, sensitivity to perturbations, etc in order to better characterise the robustness phenotype and propose useful indicators of robustness for genetic selection.

6.2 Article 2 : Démêler la dynamique de l'allocation énergétique pour caractériser la robustesse des porcs en engraissement

- **Résumé de l'article**

Chez les porcs en engraissement, l'amélioration des caractéristiques de robustesse est un enjeu majeur. Cependant le phénotypage de ce critère reste complexe. Notre premier objectif était de développer un proxy de la robustesse sur la base d'une modélisation du coefficient longitudinal d'allocation de l'énergie à la croissance. Dans ce contexte, la variance environnementale de ce coefficient d'allocation a été considérée comme un indicateur de la robustesse. Le deuxième objectif était d'estimer les composantes de variance de cet indicateur et ses corrélations avec les critères sous sélection ainsi qu'avec des phénotypes collectés en routine dans les élevages. Au total 5848 porcs, issus de la lignée Piétrain NN, ont été testés à la station de testage AXIOM (Azay-sur-Indre, France) entre 2015 et 2022. Cet élevage est équipé de distributeurs automatiques de concentrés, enregistrant le poids vif et l'ingestion alimentaire de l'animal à chacune de ses visites. Nous avons utilisé un modèle de régression linéaire dynamique pour caractériser l'évolution du coefficient d'allocation entre l'énergie nette disponible cumulée et le gain de poids vif cumulé pendant la période d'engraissement. Les coefficients d'allocation énergétique de chaque animal ont été ensuite analysés à l'aide d'une approche en deux étapes, pour estimer à la fois sa variance génétique et la variance génétique de sa variance résiduelle, critère nommé LSR. Le critère LSR, pouvant être interprété comme un indicateur de la réponse de l'animal aux perturbations, avait une héritabilité faible ($0,05 \pm 0,01$). Il présentait des corrélations génétiques : favorable et élevée avec la croissance ($-0,71 \pm 0,06$) et défavorables avec l'indice de consommation ($-0,76 \pm 0,06$) et avec la consommation moyenne journalière résiduelle ($-0,83 \pm 0,06$). L'analyse des relations entre les quartiles des valeurs génétiques (VG) de LSR et des phénotypes associés à la robustesse (injections de médicaments, observations...) montre une situation plus favorable pour les animaux du quartile avec la VG LSR la plus faible, c'est-à-dire les plus robustes. Ces résultats montrent que l'amélioration de la robustesse des porcs en engraissement au travers de l'analyse des déviations du coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance peut être envisagée.

Disentangling the dynamics of energy allocation to provide a proxy of robustness in fattening pigs

Guillaume Lenoir^{1,2,3*}, Loïc Flatres-Grall³, Rafael Muñoz-Tamayo¹, Ingrid David² and Nicolas C. Friggens¹

This work is available as preprint at <https://doi.org/10.1101/2022.10.19.512827>. The manuscript is currently under review in a journal

¹Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, UMR Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 91120, Palaiseau, France ; ²GenPhySE, INRAE, ENVT, Université de Toulouse, 31326 Castanet-Tolosan, France ; ³AXIOM, 37310 Azay-sur-Indre, France. *glenoir@axiom-genetics.com

ABSTRACT

Background

There is a growing need to improve robustness characteristics in fattening pigs, but this trait is difficult to phenotype. Our first objective was to develop a robustness proxy on the basis of modelling of longitudinal energetic allocation coefficient to growth for fattening pigs. Consequently, the environmental variance of this allocation coefficient was considered as a proxy of robustness. The second objective was to estimate its genetic parameters and correlation with traits under selection as well with phenotypes routinely collected on farms. A total of 5848 pigs, from Pietrain NN paternal line, were tested at the AXIOM boar testing station (Azay-sur-Indre, France) from 2015 to 2022. This farm was equipped with automatic feeding system, recording individual weight and feed intake at each visit. We used a dynamic linear regression model to characterize the evolution of the allocation coefficient between cumulative net energy available, estimated from feed intake, and cumulative weight gain during fattening period. Longitudinal energetic allocation coefficients were analysed using a two-step approach, to estimate both its genetic variance and the genetic variance in the residual variance, trait LSR.

Results

The LSR trait, that could be interpreted as an indicator of the response of the animal to perturbations/stress, showed low heritability (0.05 ± 0.01). The trait LSR had high favourable genetic correlations with average daily growth (-0.71 ± 0.06) and unfavourable with feed conversion ratio (-0.76 ± 0.06) and residual feed intake (-0.83 ± 0.06). The analysis of the relationship between estimated breeding values (EBV) LSR quartiles and phenotypes routinely

collected on farms shows the most favourable situation for animals from quartile with the weakest EBV LSR, i.e., the most robust.

Conclusions

These results show that selection for robustness based on deviation from energetic allocation coefficient to growth can be considered in breeding programs for fattening pigs.

BACKGROUND

The pig industry faces new challenges related to rapidly changing environmental conditions, especially related to global warming (Hansen *et al.*, 2012), and to growing societal concerns. For several decades, breeding objectives were mainly focused on increasing animal productivity (growth, feed efficiency...) at the expense of non-productive functions, *i.e.*, fitness (Rauw *et al.*, 1998; Puillet *et al.*, 2016). These unfavourable consequences could be explained by trade-offs in resource allocation between biological functions (Rauw, 2009). Indeed, when animals cannot obtain more resources, *i.e.*, in limiting environments, allocation of these resources to a high priority function must be to the detriment of another function (Stearns, 1992). In this situation the animal is unable to maximize the expression of each biological function simultaneously. This changing context requires having animals able to adapt to new environmental conditions with more limiting resources, which can be associated with an improvement of robustness. Knap (2005) defined robustness as *"the ability to combine a high production potential with resilience to stressors, allowing for unproblematic expression of a high production potential in a wide variety of environmental conditions"*. Generally, the production potential is associated to a phenotype of interest, such as growth, feed efficiency or milk production, egg production. Incorporating one or several traits to evaluate robustness of growing pigs in genetic evaluation would therefore be of value for the development of more sustainable breeding goals (Berghof *et al.*, 2019b). Accordingly, when targeting robustness as a breeding objective, it is important to maintain simultaneously a high level of production to meet industry's economic expectations. However, until recently to it was very difficult to phenotype traits such as robustness in farm animals and therefore on the way to improve it. In parallel, the increasingly common use of sensors in farms, especially automatic feeding system (AFS) in pig industry, allows continuous individual recording of weight or feed intake

over a long period. This offers the possibility to characterize the dynamics of those phenotypes for each individual in the face of variations in the environment. Several studies have used such longitudinal data to quantify resilience indicators based on deviation between an expected trajectory of each individual for a given non-perturbed environment and its observed trajectory on feed intake (Nguyen-Ba *et al.*, 2020a) or body weight (Revilla *et al.*, 2022). Definition and modelling of individual potential trajectory are challenging issues in these approaches. Other studies developed several resilience indicators based on the within individual variance of time series measurements related to production, such as feed intake of growing pigs (Putz *et al.*, 2019), milk yield for dairy cows (Poppe *et al.*, 2020) or egg production in laying hens (Bedere *et al.*, 2022). These modelling approaches have mainly addressed the characterization of robustness or resilience through the analysis of one production variable. They are a substantial contribution in the phenotyping of resilience but do not address the underlying biological mechanisms and the potential trade-offs in the use of available resources between production and other functions. A robust animal can be considered as an animal able to allocate a proportion of its resources to the right function at the right time (Friggens *et al.*, 2017). To our knowledge, the characterization of robustness based on the temporal evolution of the allocation pattern has been little explored in growing pigs.

The acquisition of temporal data of feed intake and weight in growing pigs made it possible to consider the development of allocation model based on these two variables to characterize robustness. With this objective, we developed a conceptual model to represent the temporal pattern of allocation of energy intake to growth in fattening pigs (Lenoir *et al.*, 2022b).

In the present study, the first objective was to develop a robustness indicator on the basis of modelling of longitudinal energetic allocation coefficient to growth for fattening pigs. Consequently, the environmental variance of this allocation coefficient was considered as a proxy of robustness. This proxy should reflect the ability of an animal to express or adapt its production potential in the face of changes in the environment relative to other animals that have been raised under the same conditions. Our objective was to estimate its genetic parameters and correlation with traits under selection as well as with phenotypes routinely collected on farms and associated to robustness or health status.

METHODS

Study population

A total of 25745 pigs from Pietrain NN Français paternal line (Pie NN), free from halothane-sensitivity, of the AXIOM company were used in this study. Individuals from the Pie NN line were born in 3 different farms integrated into the AXIOM breeding scheme and that comply with AXIOM's biosafety and health requirements. A part of the males were selected before weaning and then raised at the boar testing station of the breeding company AXIOM Genetics (Azay-sur-Indre, France). The animals considered in the present dataset were 6885 entire males and 13012 females raised and individually tested at their farm of birth from April 2014 to April 2022 and 5848 entire males raised from September 2015 to April 2022 at the boar testing station.

The animals raised on their birth farm were born from 3943 litters, 6.5 ± 2.9 piglets per litter, and from 321 sires, 80 ± 53.8 piglets per sire. To limit the risk of confounding between environmental (*i.e.*, fattening group) and genetic effects, the sires were used at least in two mating groups in each farm and in two different farms. Animals were transferred to fattening rooms when they were 75.7 ± 3.4 days of age (33.8 ± 7.8 kg body weight (BW)). Pigs were raised in fattening rooms for 68.6 ± 4.9 days until the individual testing at around 142.4 ± 4.6 days of age (103.4 ± 11 kg BW).

For males raised at the boar testing station, they were transferred every three weeks from birth farm to the station at an average age of 27.3 ± 2.2 days with an average BW of 8.5 ± 1.7 kg. They were raised in pens of 14 animals from the same birth farm. These groups of 14 pigs were never modified at the different stages of breeding. Each fattening group consisted of animals sourced from between one or three farrowing farms. These animals came from 2048 litters, 2.6 ± 1.5 piglets per litter, and were born from 238 sires, 22.1 ± 15 piglets per sire. They were raised in quarantine and post-weaning rooms for five and two weeks respectively and transferred to fattening rooms when they were 76.4 ± 2.9 days of age (34.4 ± 5.4 kg BW). These pigs were raised in fattening rooms for 69 ± 4.7 days until the individual testing at around 145.4 ± 3.6 days of age (104.5 ± 11.1 kg BW). Fattening rooms were equipped with AFS: Nedap pig performance testing feeding station (Nedap N.V.; Groenlo, the Netherlands). Animals were fed ad-libitum with commercial diets adapted to their physiological needs. The provided diets were non-limiting in amino acids. The boar testing station environmental and technical conditions are

described in detail in Lenoir *et al.* (2022a). The pedigrees contained 27276 animals across 20 generations.

Information recorded during the fattening period

The performances recorded were the same in farrowing farms testing and boar testing station. Each animal was individually weighed on arrival in the fattening room (initial body weight: IBW). When the average weight of the group was approximately 100 kg, individual tests were performed for animals weighing more than 70 kg (Institut Technique du Porc, 2004). Measurements made during the test were: body weight (TBW), average ultrasonic backfat thickness (BF = mean of three measurements in mm) and ultrasonic longissimus dorsi thickness (LD = one measurement in mm). The BF and LD measures were transformed to correspond to their values at 100 kg liveweight (BF100 and LD100 respectively) to compare animals at equivalent weight. This transformation was done by applying linear coefficients that multiply the difference between 100 kg and TBW. Coefficients used are 0.04 mm/kg for BF100 and 0.27 mm/kg for LD100 (Sourdioux *et al.*, 2009). The average daily gain (ADG) was calculated as the difference between TBW and IBW divided by the number of days elapsed between the two weighings.

Additionally, at the boar testing station, BW (kg) and feed intake (FI; kg per visit) were recorded each time the animal went into the AFS. The feed conversion ratio (FCR) was calculated as the ratio between the total FI during the fattening period and the weight gain (TBW-IBW), expressed in kg/kg. The average daily feed intake (DFI) was calculated as the total FI during the period divided by the number of days elapsed. The residual feed intake (RFI) was also estimated for each animal as the deviation between the recorded DFI and the potential average daily feed intake (PDFI) predicted from requirements for maintenance and production. Based on the method proposed by Labroue *et al.* (1999), the PDFI was estimated by linear regression, with the *lm* function in R (R Core Team, 2018), of DFI on average metabolic weight (AMW), ADG and BF100. The AMW was estimated for each animal using the formula proposed by Noblet *et al.* (1991), $AMW = \frac{(TBW^{1.6} - IBW^{1.6})}{1.6(TBW - IBW)}$. In addition, all medical treatments received by the animal were recorded. A visual observation of the animals was carried out by the technician in charge of the measurements in order to note any morphological defects, anomalies and clinical signs of disease according to a frame of reference (Institut Technique du Porc, 2004), noted as "observable defects". These observations were made by the same person within any given

fattening group. The medical treatments and individual observations were recorded from January 2019 to April 2022 on 3028 males fattened at the boar testing station.

Longitudinal data pre-treatment

A pre-treatment process was performed on BW and FI, recorded each time the animal went into the AFS, to validate them, identify quality issues and convert them on a daily scale. This process followed the procedure proposed by Revilla *et al.* (2022) and modified by Lenoir *et al.* (2022a). In summary, on the scale of the visit, a quadratic regression of BW on age + age² for each animal was applied to eliminate aberrant BW. For a given animal and a given visit, if the ratio between the residual value and the fitted value was > 0.15 , the BW measurement was considered to be null. This step was repeated a second time. Following this step, the body weight (BW_{it} ; kg) was estimated from the median of the non-null weights for each pig (i) and each fattening day since the transfer to fattening room (t). For feed intake, if for a given animal the feed intake rate at a visit was lower or higher than its mean take rate over the fattening period ± 4 standard deviations, the FI measurement was considered to be missing. This missing value was estimated using a linear regression of FI on feeding duration. The daily feed intake (FI_{it} ; kg) was calculated as the intakes during the visits of the day t . Then BW_{it} and FI_{it} were validated at the pen scale to detect inconsistencies linked to the AFS machine. When a control day was missing (due to a mechanic problem of AFS or loss of a RFID tag), the missing BW_{it} and FI_{it} were estimated separately by using local regression model, "*proc loess*" implement in SAS (SAS Institute Inc., 2013). Data recorded on day $t=0$ were excluded from the dataset due to AFS calibration and animal adaptation. After data pre-treatment, the file included 405983 daily records associated to the 5848 males fattened at the testing station.

Model for analysis

Modelling energetic allocation coefficient to growth. As shown on figure 6.2.1, the feed intake, *i.e.*, input of the system, is transformed in net energy intake and allocated to several functions: maintenance, body development (protein deposition), body reserves (lipid deposition) and other functions (van Milgen *et al.*, 2005). The body weight gain, *i.e.*, output of the system, is directly related to the protein and lipid deposition. Resource allocation is regulated during the fattening period for each individual according to deterministic factors: genetic potential and degree of maturity (Lewis and Emmans, 2020). Over the time, resource

allocation coefficient is also impacted by changes in environmental conditions, *i.e.*, perturbations (Friggens *et al.*, 2017).

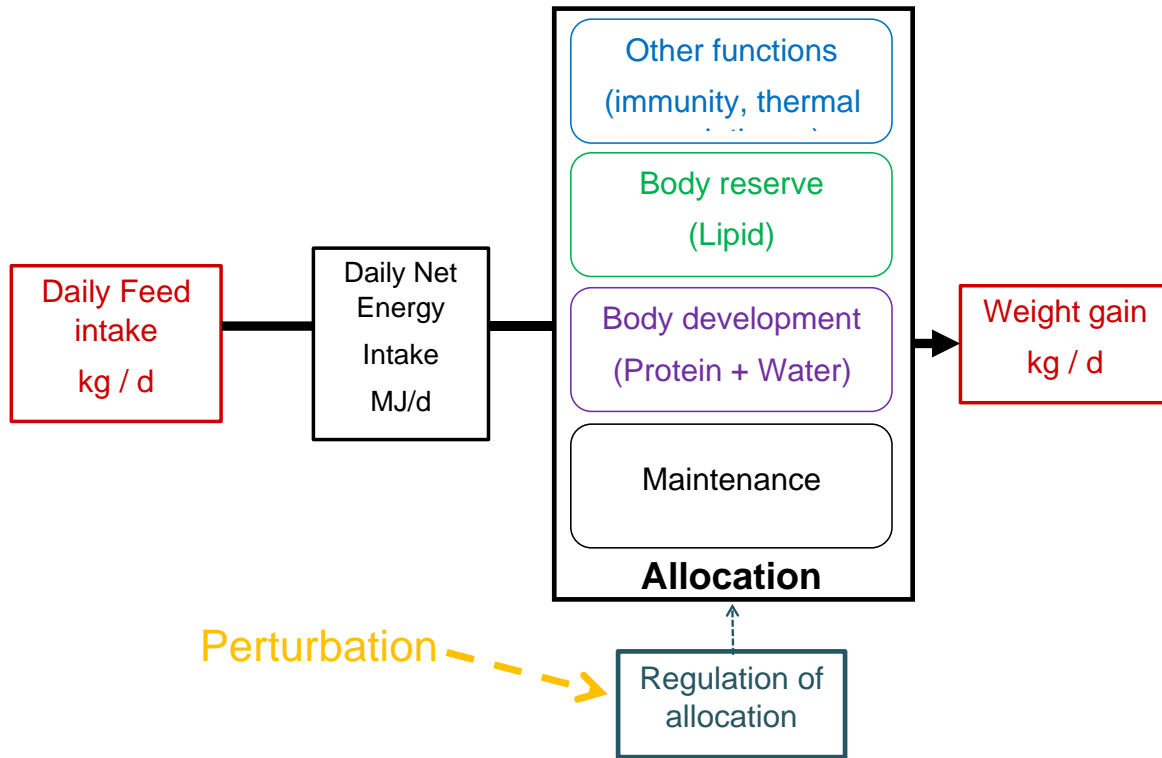


Figure 6.2.1 Conceptual model of resource allocation in growing pig. In red : Variables recorded by AFS

A dynamic regression model (DLM; West and Harrison, 1997) was used to estimate daily energetic allocation coefficient to growth (α_{it} ; Lenoir *et al.*, 2022b). First, FI_{it} was converted in net energy intake in MJ (EI_{it}), using the net energy density of the feed of 9.85 MJ of NE/kg. Then, the net energy available for growth at day t (NEA_{it}) was calculated as the difference between EI_{it} and the net energy maintenance requirements at day t (MR_{it}), estimated according to Noblet *et al.* (2016). The DLM to estimate the allocation coefficient of energy to weight gain for a given pig i at day t (α_{it}) was built with two equations: an observation equation (1), relating cumulative weight gain at day t (CW_{it} in kg) and cumulative net energy available at day $t-1$ ($CNEA_{it-1}$ in MJ), a system equation (2), describing the changes in α_{it} (unobserved state variable) from day to day according to a stochastic process.

$$CW_{it} = \alpha_{it} * CNEA_{it-1} + v_{it} \quad \mathbf{v}_i \sim N(0, I\sigma_{iv}^2) \quad (1)$$

$$\alpha_{it} = \alpha_{it-1} + w_{it} \quad \mathbf{w}_i \sim N(0, I\sigma_{iw}^2) \quad (2)$$

Where v_{it} was a random observation error for animal i ; σ_{iv}^2 is the observational variance i ; w_{it} represented random and unpredictable changes in level between time $t-1$ and t ; and σ_{iw}^2 was

the system variance. The model was built using the R *package dlm* (Petris *et al.*, 2009). The values of α_{it} were calculated independently for each animal with a Kalman smoother algorithm. The value of α_{it} at $t=1$ was not estimated because the consumption at $t-1$ was unknown.

Estimation of genetic variance in environmental variance. Longitudinal energetic allocation coefficients (α_{it}) were analysed with ASReml 4.2 software (Gilmour *et al.*, 2009) to estimate both its genetic variance and the genetic variance in the residual variance (*i.e.*, environmental variance) using a two-step approach (SanCristobal-Gaudy *et al.*, 1998; Garreau *et al.*, 2008).

First step: estimation of genetic variance in the energetic allocation coefficient

The energetic allocation coefficient was analysed by a random regression model (RR) with first order Legendre polynomials (Robson, 1959) for the genetic and permanent environmental effects. The common litter was significant as a random effect, tested using likelihood ratio (LRT) test, α -risk of 5%, and included in the model, in addition to additive genetic and permanent environmental effects. Fixed effects included in the model were selected at an α -risk of 5% using the Wald F statistic. The significant fixed effects were the fattening group (103 levels), as contemporary group, and the joint effect of fattening group and the fattening pen (517 levels). The age k in days of the animal at day t was include as a covariate. The residual variance was assumed constant over time.

Second step: estimation of genetic variance in residual variance

In the second step of the analysis, the residuals (e_{it} , residuals of animal i at time t) of the RR model were used to compute log transformed squared residuals: $LSR_{it} = \ln(e_{it}^2)$ as an indicator of animal robustness. A lower LSR value is assumed to be an indication of a higher animal robustness to environmental perturbations, related to a smaller deviation from expected allocation of energy to growth. To follow the assumption of the BLUP (best linear unbiased prediction; Henderson, 1977) method, which should be applied to a non-selected base population, and to estimate the covariance between traits, a multi-traits animal model including the four traits under selection (ADG, BF100, LD100 and FCR, single measurement for all the animals) and the non-selected traits LSR (repeated data for animal in station) and RFI was applied. For the LSR trait, the same fixed effects were fitted as for α_{it} and the random effects included were common litter, permanent environmental and animal additive genetic effects. For the four traits under selection, the fixed effects tested at an α -risk of 5% using the Wald F statistic were the gender (2 levels), the fattening farm (4 levels) and the fattening group

within the fattening farm (443 levels). The significant random effects were common litter and animal additive genetic. At this step, heritability (h^2) was calculated as the ratio of animal genetic variance to the total phenotypic variance, *i.e.*, the sum of the genetic additive variance, environmental variances (common litter, permanent environmental if necessary) and the residual variance.

Relation between LSR and routinely collected phenotypes

To evaluate whether the LSR phenotype could be considered as a robustness proxy, the relationship between estimated breeding value (EBV) for LSR and health phenotypes was studied. The 3028 males with LSR phenotype and known information over the fattening period (observations, injections...) were divided into 4 quartiles according to their EBV for LSR, from Q1 for the most favourable values (lower EBV LSR) to Q4 for the most unfavourable values (higher EBV LSR). We studied the distribution of other phenotypes associated with animal health and robustness according to the EBV LSR quartile. To compare the differences and frequencies in the scores among the four EBV LSR classes, a Chi-square was performed. Statistical significance was set a priori at p-value less than or equal to 0.05. These phenotypes are derived from measurements made during the animals' performance evaluations, and from the medical treatments recorded during the testing period. In each class, we differentiated animals that can be selected (Selectable) from those that are dead or weighing less than 70 kg at the day of the individual test or weighing 70 kg or more and with an observable defect on the day of testing. We considered as an observable defect on the day of testing, factors such as weak development and similar that were estimated to relate to the robustness of the animal (Appendix 6.2.1). A second trait differentiated pigs that received at least one antibiotic or anti-inflammatory injection during the testing period from those that didn't receive any injection (No injection). We also differentiated pigs that were "Selectable" without receiving any antibiotic or anti-inflammatory injection during the testing period (Selectable without injection) from the others.

RESULTS

Observed allocation coefficients and robustness indicators

The descriptive statistics for the dataset used in this study are shown in table 6.2.1. The observed means and LSR were 0.099 ± 0.027 kg/MJ NE and -12.62 ± 2.50 , respectively. The phenotypic correlations, estimated with *cor.test* function on R (R Core Team, 2018), for trait α_t were positive with e_t (0.241 ± 0.002) and LSR (0.23 ± 0.002), which means that a higher energetic allocation rate to growth was related to a higher variability. The phenotypic coefficients of variation were greater than 20% for IBW, α_t and LSR, and between 10 and 20% for TBW, ADG, DFI and BF100, indicating large phenotypic variation for these traits.

Table 6.2.1 Descriptive statistics of the variables recorded or estimated on fattening pigs

Trait (unit) ¹	Number of animals / records if repeated measures	Mean	SD
IBW (kg)	25745	33.8	7.8
TBW (kg)	25365	103.7	11.1
ADG (kg/d)	25322	0.977	0.109
FCR (kg/kg)	8675	2.25	0.21
DFI (kg/d)	8675	2.19	0.29
RFI (kg/d)	8675	-0.005	0.169
BF100 (mm)	25323	7.66	1.19
LD100 (mm)	25320	68.26	6.34
α_t (kg/MJ)	5848 / 405104	0.099	0.027
e_t (kg/MJ)	5848 / 405104	0	0.0096
LSR	5848 / 405104	-12.62	2.50

¹IBW: initial body weight; TBW: terminal body weight; ADG: average daily gain; FCR: feed conversion; DFI: daily feed intake; RFI: residual feed intake; BF100: backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100: longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; α_t : allocation coefficient to growth; e_t : residual of RR model; LSR= log-squared residual, robustness indicator.

Figure 6.2.2 displays the α_t trajectories of two animals exhibiting different patterns. The first animal on figure 6.2.2a had a smoothed allocation trajectory over time close to its prediction from RR model, its average LSR value for was -14.6 ± 1.7 . The second animal on figure 6.2.2b had higher deviation between smoothed allocation and prediction likely in response to an environmental perturbation, its average LSR value was higher than for the first individual (-12.3 ± 1.9). Accordingly, the parameter LSR looks to be a useful indicator to quantify the effect of perturbation of an animal and allows comparison within a population.

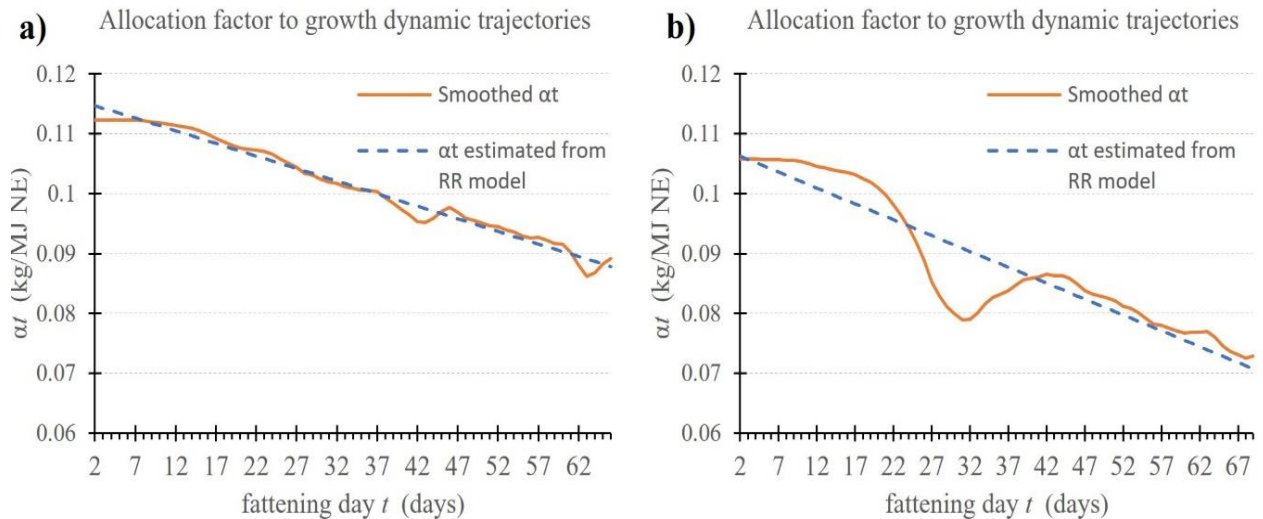


Figure 6.2.2 Example of two dynamic trajectories of the allocation coefficients α_t during the whole fattening period for two animals: smoothed with DLM model (orange line) and its prediction from RR model (blue dotted line).

Genetic parameters of allocation coefficients, production, and robustness indicator traits

The changes in heritability for α_t over time estimated with the RR model are shown in figure 6.2.3, ranging from 0.20 ± 0.03 to 0.30 ± 0.03 .

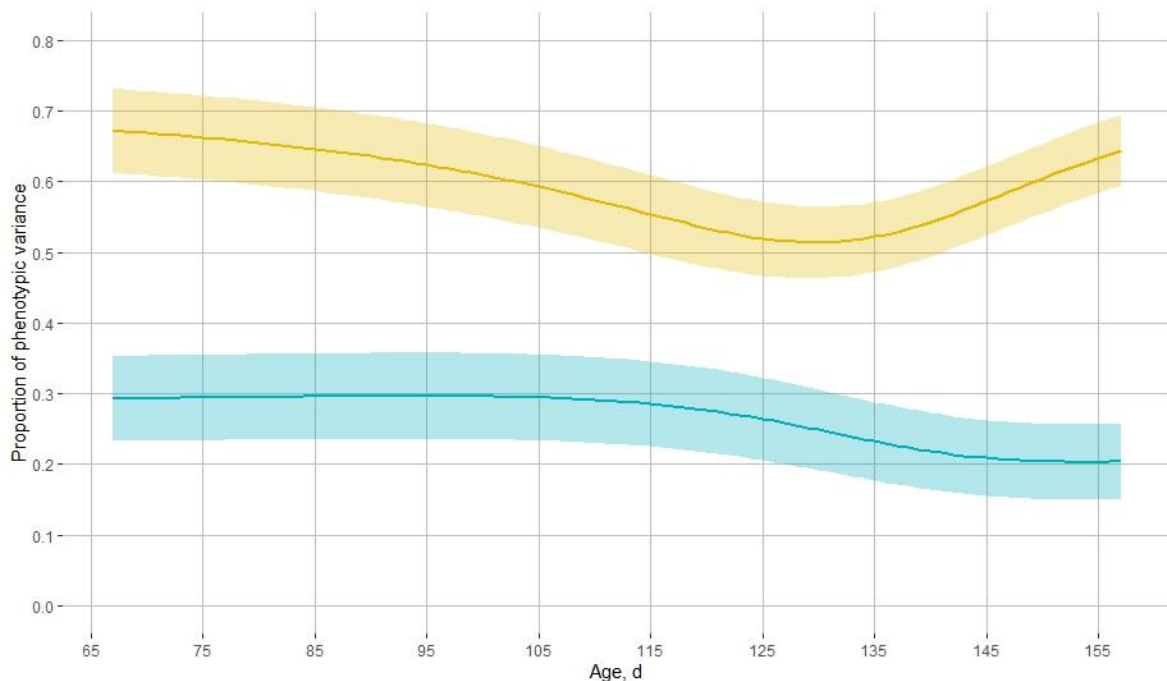


Figure 6.2.3 Changes of heritability (h^2_{ki} ; blue) and permanent environmental (p^2_{ki} ; yellow) estimates for energetic allocation coefficient α_t over age in days under the RR model using Legendre orthogonal polynomials. Shaded area: 95% confidence interval

The heritabilities obtained with the RR model were stable from 67 to 100 days of age, around 0.30 ± 0.03 , then decreased up to 150 days of age and then stabilized around 0.20 ± 0.03 toward the end of the control period. The permanent environmental ratios ranged from 0.51 ± 0.03 to 0.64 ± 0.03 . The estimates obtained decreased up to 128 days of age and then increased again toward the end of the period.

Heritability estimates of the traits under selection, ADG, BF100, LD100 and FCR, were moderate, ranging from 0.27 ± 0.03 to 0.45 ± 0.02 (table 6.2.2). Heritability estimates for RFI and FCR were not significantly different from each other, 0.29 ± 0.03 and 0.27 ± 0.03 respectively. The robustness indicator LSR was lowly heritable, 0.05 ± 0.01 . The proportion of variance due to common litter effects was similar for all traits, ranging from 0.04 ± 0.01 to 0.06 ± 0.01 , except in the LSR estimation, which had a proportion of phenotypic variance explained by litter effect close to 0. The proportion of phenotypic variance explained by permanent environment effect for LSR was moderate, 0.22 ± 0.01 .

The trait LSR had high negative genetic correlations with ADG, FCR and RFI, ranging from -0.83 ± 0.06 to -0.71 ± 0.06 (table 6.2.3). Estimates of genetic correlations of LSR with BF100 were low and negative, and not significantly different than from 0 with LD100. The trait FCR had a high genetic correlation with RFI, 0.90 ± 0.02 , and moderate genetic correlations with ADG and BF100, 0.52 ± 0.06 and 0.50 ± 0.05 , respectively. Estimates of the genetic correlations of ADG with BF100 and RFI were positive and moderate to high, 0.43 ± 0.04 and 0.61 ± 0.05 respectively.

Table 6.2.2 Estimates of heritability (h^2), common litter effect ratio (c^2), permanent environmental effect ratio (p^2) and phenotypic variance (V_p) for the traits recorded (\pm standard error)

Trait ¹	h^2	c^2	p^2	V_p
BF100	0.45 ± 0.02	0.04 ± 0.01	/	1.02 ± 0.02
LD100	0.29 ± 0.02	0.04 ± 0.01	/	15.78 ± 0.20
ADG	0.37 ± 0.02	0.06 ± 0.01	/	0.01 ± 0.0001
FCR	0.27 ± 0.03	0.04 ± 0.01	/	0.0222 ± 0.0004
RFI	0.29 ± 0.03	0.04 ± 0.01	/	0.034 ± 0.0006
LSR	0.05 ± 0.01	0.004 ± 0.004	0.22 ± 0.01	5.56 ± 0.033

¹BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; RFI: residual feed intake; LSR= log-squared residual, robustness indicator

Table 6.2.3 Estimates of genetic correlations ($r^2a \pm$ standard error) between robustness trait (LSR) and production traits.

Trait ¹	LD100	ADG	FCR	RFI	LSR
BF100	-0.13 \pm 0.05	0.43 \pm 0.04	0.50 \pm 0.05	0.32 \pm 0.06	-0.19 \pm 0.07
LD100		-0.24 \pm 0.05	-0.09 \pm 0.05	-0.08 \pm 0.07	0.02 \pm 0.07
ADG			0.52 \pm 0.06	0.61 \pm 0.05	-0.71 \pm 0.06
FCR				0.90 \pm 0.02	-0.76 \pm 0.06
RFI					-0.83 \pm 0.06

¹BF100= backfat thickness estimated at 100kg liveweight; LD100= longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight; ADG= average daily gain; FCR= feed conversion ratio; LSR= log-squared residual, robustness indicator

Relation between EBV LSR classes and collected phenotypes

The percentage of "Selectable" animals was significantly related to the EBV LSR quartile (figure 6.2.4). The quartile Q1, including animals with the lowest EBV LSR value, had the highest value with 91.7% of "Selectable" animals, and the quartile Q4 had the lowest percentage, 61.2%. The difference between each quartile were significant. In the quartile Q1, 75% of the animals didn't receive any antibiotic or anti-inflammatory injection ("No injection") over the control period. This percentage was not significantly different than those observed for Q2 and Q3, 74.1% and 70.9% respectively. The difference of percentage animals with "No injection" was significant between Q4, 68.7%, and Q1 or Q2. The proportion of animals "Selectable without injection" was significantly higher in Q1 than in Q3 and Q4, 69.3%, 58.3% and 43.3% respectively. In summary, a lower EBV LSR, *i.e.*, a higher robustness level, was associated with a better chance of being in good health, of being "selectable" and with a lower use of medicines.

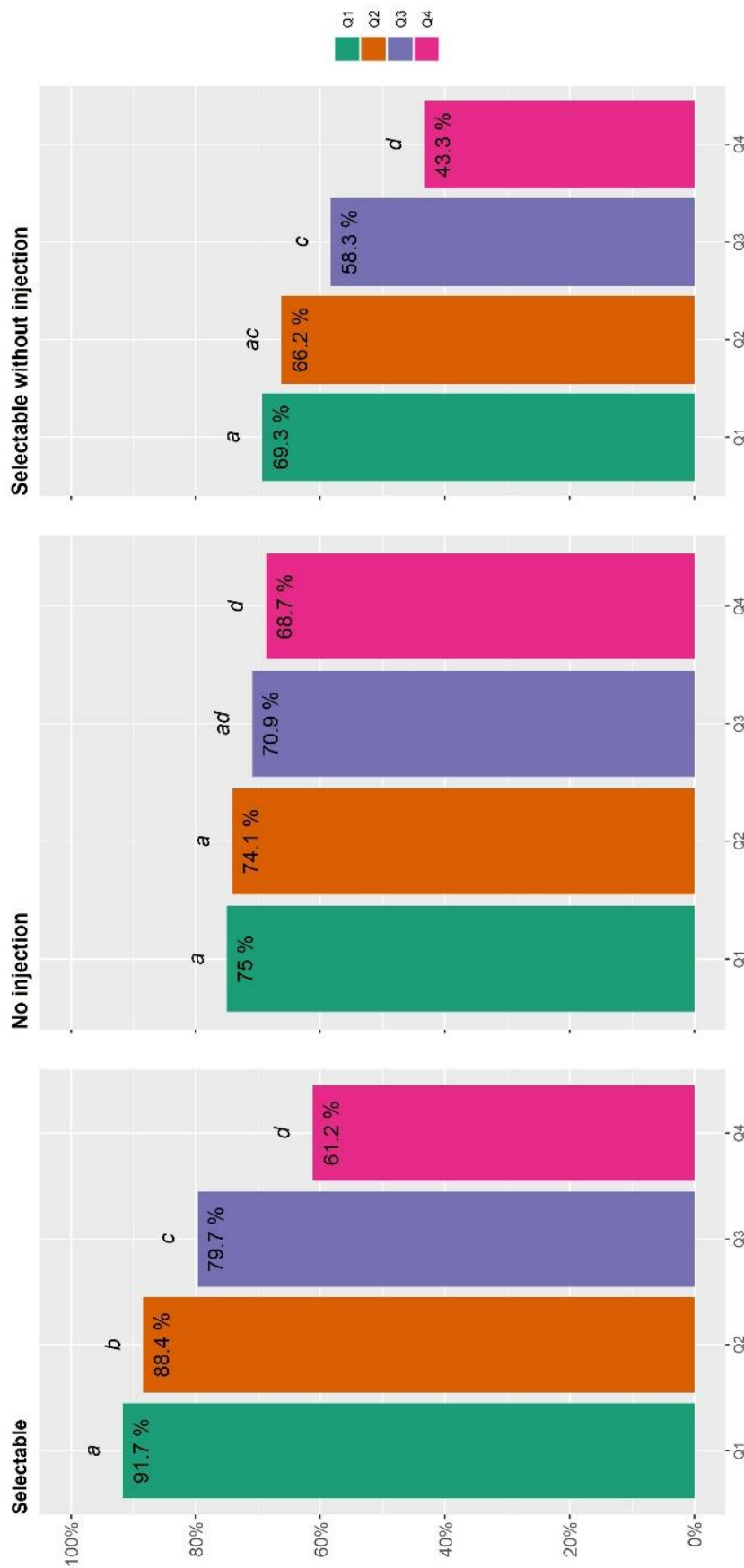


Figure 6.2.4. Distribution of percentages of pigs that can be selected (Selectable), that didn't receive any antibiotic or anti-inflammatory injection (No injection) or that were "Selectable" without receiving any antibiotic or anti-inflammatory injection during the testing period (Selectable without injection) depending on their estimated breeding value for robustness indicator (LSR) quartile.
 Q1: pigs with lowest EBV LSR values, i.e., higher robustness genetic potential; Q4: pigs with highest EBV LSR values, i.e., lower robustness genetic potential. Bars with different letters are significantly different ($P < 0.05$).

DISCUSSION

Our objective was to propose a robustness indicator for fattening pigs from the characterization of the energy allocation of the animal. This indicator is expected to be associated with the ability to cope with different types of environment perturbations encountered, allowing optimal expression of production potential. The originality of this work was to use two time-series variables measured in order to model longitudinal an energetic allocation coefficient, α_t , over the fattening period. The LSR trait was estimated as the daily deviation of α between the observed values (*i.e.*, calculated with the DLM) and the fitted values estimated by the RR model. Then, we studied the genetic background of LSR in order to assess its potential as selection trait for robustness in fattening pigs. This study indicated that LSR had a low heritability trait and showed strong favourable genetic correlation with growth and unfavourable with FCR and RFI.

Energetic allocation to growth, from concept to model

When faced with one or more environmental disturbances, we can assume that a fattening pig has two types of responses: a change in feed intake pattern or a modification in energy allocation, that is to say a trade-off. These modifications in feed intake or in allocation patterns can affect or not the body weight gain pattern of the animal. This study focused on the second hypothesis with the objective to quantify robustness with a proxy estimated from variations in the energetic allocation over time. To our knowledge, this approach has been little studied in pigs with a selection purpose.

The effects of environmental conditions on feed intake have been widely studied in pigs, mainly the effects of temperature (Quiniou *et al.*, 2000) and diseases (Kyriazakis *et al.*, 1998). The quantification of robustness or resilience through the analysis of variations in feed intake have also been studied (Putz *et al.*, 2019; Nguyen-Ba *et al.*, 2020a; Homma *et al.*, 2021). With respect to robustness, the effect of disturbances on growth pattern has been studied on pigs after weaning (Revilla *et al.*, 2019) or during the finishing period (Revilla *et al.*, 2022).

Conceptually, for a fattening pig, it can be assumed that net energy is allocated between several functions: maintenance, growth (daily protein and lipid deposition) and other functions such as health or thermoregulation (figure 6.2.1). We can assume that the proportion of the total available net energy allocated to each function was regulated by a "valve" which increases

or decreases allocation over time. This modulation supposed that there would be a regulation in the allocation of the net energy which would be linked on the one hand to a "desired allocation", dependent on the characteristics of the individual (genotype, age), and on the other hand to an "allocation permitted by the environment".

The model structure does not detail the full process as described in figure 6.2.1, but provides a simple and biological way to represent energy allocation. Based on these assumptions and on data available in the context of the study, we built the model to estimate α_t based on daily feed intake and live weight measurements over time. Energy allocation to maintenance was estimated from the metabolic body weight based on the equation proposed by Noblet *et al.* (1999), although this is an average estimate and we thus ignored any variability between sexes, breeds and individuals. The mobilization of lipid reserves, allowing an increase in the net energy available, was not integrated into the model. Indeed, the mobilization of body reserves, apart from glycogen, is rare in growing animals (van Milgen and Noblet, 2003). In this context, we used a pragmatic approach to estimate the energy available for growth at time t . This pragmatic approach is linked to the fact that it is not possible, in a large population, to evaluate precisely for a given pig at a given time, the net energy allocated to maintenance, to additional thermoregulation or physical activity, to protein deposition and to lipid deposition.

In this study, we use DLM regression to model the relation between $CNEA_{it-1}$ and CW_{it} over time because the DLM makes it possible to characterize allocation coefficient dynamics by a stochastic process, without the requirement for a strong deterministic assumption. With this method, it is possible to determine whether the allocation coefficient was increasing, decreasing or stagnating, without assuming that it followed any given analytical trend, such as a linear, quadratic or cubic trend (Michel and Makowski, 2013). Our approach takes advantage of the available *dml* package in R (Petris *et al.*, 2009) which enabled processing of the full data in a small computation time (around 35 min for the 405104 measurements). In addition, this simple DLM approach could ultimately be expanded to the development of multivariate models or the implementation of fixed (batch, herd...) or random effects (Stygar and Kristensen, 2016). Another property of DLM is to produce one-step-ahead forecasts of one or several variables especially to provide early warning to the farmer when forecast error increases (Jensen *et al.*, 2017). Dynamic linear models look to be powerful tools for analysing time-series variables.

Estimation of genetic variance in allocation coefficient α_t

We assumed that the “desired allocation” of net energy to growth was driven by two components: the animal's genetic potential and its degree of maturity. In the first step, the objective was to estimate the genetic variance in allocation coefficient α as affected by degree of maturity, which evolves with the age of the pig. To achieve this, we used a RR model to estimate the genetic variance α_t and the slope of allocation coefficient to growth over time for each individual. Random regression using orthogonal polynomials models have been widely used in genetics, for example to model feed intake or RFI in pigs or in rabbits (David *et al.*, 2015; Shirali *et al.*, 2017). The random regression of order one was chosen to fit the additive genetic and permanent environmental effects, there was no significant improve of the model, based on LRT test, with polynomials of higher order. If the end of the measurement period had been at a weight closer to the maturity weight, a quadratic random regression would probably be more suitable (Lewis and Emmans, 2020).

The trait α_t , describing the allocation of net energy in growth during fattening period, has moderate heritabilities in the same range as those estimated for FCR or RFI and was strongly correlated with them. In a previous study (Lenoir *et al.*, 2022c), the trait considered was the average value of α_t and not the repeated estimates, the heritability obtained was lower (0.16 ± 0.05) but was estimated from a different dataset. For the trait RFI, the study of David *et al.* (2021) showed heritabilities ranging from 0.19 ± 0.06 to 0.28 ± 0.06 , using a RR model with weekly estimation over 10 weeks in pigs.

Genetic parameters for LSR and production traits

The heritability of the trait LSR, which characterizes the environmental variance of α_t , was low but non null. Generally, the heritability of environmental variance is lower than 0.10 (Mulder *et al.*, 2007). This estimate for LSR was in the same range as those published on different traits but with a similar REML method such as: 0.012 ± 0.004 for rabbits birth weight (Garreau *et al.*, 2008), 0.024 ± 0.002 for litter size in pigs (Sell-Kubiak *et al.*, 2022), 0.029 ± 0.003 to 0.047 ± 0.004 for broiler chicken body weight (Mulder *et al.*, 2009). Other studies have been based on the analysis of the log-transformed variance (LnVar) of residuals resulting from a modelling of one time-series variable. This LnVar trait seems to have higher heritabilities than LSR: from 0.20 to 0.24 for milk production (Poppe *et al.*, 2020) or from 0.10 to 0.12 for egg production (Bedere *et al.*, 2022). Some authors have used the double hierarchical generalized linear model

(DHGLM) allowing in the same structural model to estimate the mean of the trait and its residual variance (Rönnegård *et al.*, 2010). In order to perform the multi-trait analysis, we chose to use a 2-step approach rather than the DHGLM. In theory, the DHGLM model would make it possible to estimate a residual genetic variance close to the results obtained by our two-step approach. However, it is much more complex mathematically and has convergence issues, making it difficult to use in an operational breeding program (Berghof *et al.*, 2019a).

Heritability estimates for ADG and RFI were consistent with those reported in literature for Pietrain or Large-White pigs raised in similar environmental conditions, which varied from 0.33 ± 0.03 to 0.48 ± 0.06 and from 0.21 ± 0.03 to 0.34 ± 0.05 (Saintilan *et al.*, 2013; Déru *et al.*, 2020). For carcass traits (BF100 and LD100), heritabilities were also consistent with the values estimated by Sourdioux *et al.* (2009) and Saintilan *et al.* (2013) in the Pietrain breed (BF100: 0.38 to 0.48; LD100: 0.25 to 0.34). Our estimate of heritability for FCR was lower than the heritabilities presented by Saintilan *et al.* (2013), Gilbert *et al.* (2017) and Déru *et al.* (2020), which varied from 0.30 ± 0.0 to 0.47 ± 0.08 .

Genetic correlations between robustness and production traits

The growth trait ADG was strongly correlated with LSR. In the present rearing conditions, an animal's ability to be robust, *i.e.*, to have low LSR value, is strongly linked to its ability to express optimal growth regardless of the environment. Growth has been a major selection trait in the Pietrain breed for over 20 years, and lack of growth was a major cause of culling at testing or of non-selection. Nonetheless, even if the correlation was strong, it was not equal to 1, which implies that the trait LSR added an additional information regarding the robustness of the animal compared to ADG. Thus, if selection is made using these traits, they would allow us to improve animal's robustness more than if the selection is made only on growth traits.

There were strong and unfavourable relationship between LSR and feed efficiency traits, FCR and RFI. This could be related to the positive correlation between ADG and FCR, which was affected by the way these two traits were estimated (Lenoir *et al.*, 2022a). The traits ADG and FCR used in selection were measured over an identical period for all pigs but were not standardized between starting and finishing weights. Accordingly, some of the animals tested reached their mature weight before testing, which led to a drop in feed conversion or residual feed intake even if they had previously a strong growth. Thus, there were two different types of finisher pigs with low FCR or RFI: those which had a strong growth but did not approach

their mature weight during the testing period, and those with a low daily feed intake associated with a low, near maturity, growth (Lenoir *et al.*, 2022a). We performed an additional analysis where we standardized the trait FCR between 40 and 100kg, the genetic correlation with LSR remained unfavourable but less strong, -0.34 ± 0.14 . The standardization of the trait FCR modified the genetic correlation with ADG from moderately unfavourable, 0.52 ± 0.06 , to close to zero or slightly favourable, -0.08 ± 0.09 . The correlation between LSR and FCR or RFI could indicate that the most robust pigs during the testing period were not the most efficient because they allocate a part of energy to other functions or maintenance. Indeed, a selection for low RFI could impact the ability of the animals to modify their allocation of energy to other functions to cope with environmental challenges (Gilbert *et al.*, 2017). This antagonism between short-term efficiency and resilience has been put forward by Friggens *et al.* (2017). In this situation, it would seem that there is a compromise that does not make it possible to increase robustness relatively easily without loss of selection response in feed efficiency. In contrast, several studies have shown through divergent selection experiments on RFI, that animals from Low RFI line (LRFI) adapted better to environmental challenges or at least are not disadvantaged compared to animals from High RFI line (HRFI). Chatelet *et al.* (2018) showed that the health, growth performance and feed intake of animals from the LRFI line were less impacted than those of animals born from the HRFI line under poor hygienic conditions. In the same selection experiment, the risk of being culled between 70 days of age and slaughter was 1.8 times less in the LRFI line compared to the HRFI line (Gilbert *et al.*, 2017). In another experience of selection Dunkelberger *et al.* (2015) suggested that pigs for LRFI were more robust to PRRSV challenges; their growth was less affected and they were less affected. These results seem to contradict the resource allocation theory and the genetic correlation estimated in our study. This study was carried out on Pie NN line, a sire line, and the different selection experiments on RFI were realized with animals from Large-White (or Yorkshire), a dam line. The Pietrain sire line had been created and selected for several generations on objectives of improving feed efficiency, growth, and carcass characteristics, potentially to the detriment of the other traits, such as robustness. Due to these characteristics and orientations, it can be assumed that there is a different allocation pattern between these lines.

Genetic correlations between robustness and BF100 were slightly unfavourable. We can suppose that the capacity to be robust could be associated with more important body reserves allowing the animal to face perturbations.

Relation between EBV LSR classes and collected phenotypes

Our study shows that model longitudinal energetic allocation to growth offers the opportunity to develop a proxy of robustness that is heritable. Further, this proxy has to meet the expectations of pig farmers, that is to say, it should identify animals that faced to environmental disturbances and were present for testing in good health and with the least amount of medical injections. The analysis of the relationship between EBV LSR quartiles and phenotypes routinely collected on farms shows the most favourable situation for the most robust animals, *i.e.*, those from the quartile with the weakest EBV LSR (Q1). Including LSR in the breeding goal would be an opportunity to improve the robustness qualities of Pie NN line for the fattening period, in spite of the low heritability of LSR. However, these results are evaluated over a short period of animal's life, it would be appropriate to investigate the effects of a selection on the LSR trait over the whole lifespan of related animals (dam, sire, pure or crossbred offspring). In a following step, it could be relevant to study the link between the LSR trait and the reproductive performances of boars (spermatic production) or females (fertility, productive longevity, survival).

Environmental conditions

This studied was carried out in a higher biosecurity environment than regular farms, related to the fact that a breeding company cannot take any risks with a purebred nucleus. The other environmental conditions (feed characteristics, barn design, density...) were close to those found in production farms in France, that is, designed to minimize exposure to environmental challenges. When designing the selection conditions there is a need to balance between conditions that allow full expression of performance and meet sanitary requirements versus conditions that favour expression of robustness. Even though these environments are qualified as favourable, the animals are subjected to stresses which can be chronic (social stress, heat wave). Rear animals under challenging conditions seems to allow better phenotyping of the robustness of the animals (Gunia *et al.*, 2018). The difficulty of having conditions to evaluate robustness while evaluating production potential could be partly overcome by the use of short-term challenges, such as feeding challenges. Indeed, offspring of these purebred pigs, selected in one type of environment, are likely to be reared in harder and more variable environments impacting robustness expression. This relationship between the robustness expression and diverse rearing conditions cannot be dissociated from Genotype x Environment (GxE)

interaction (Falconer and Mackay, 1996). This interaction that may cause reranking of sires, has a greater impact on traits based on variances than on traits based on means (Bedere *et al.*, 2022). The acquisition of data on related animals reared in farms newly equipped with AFS makes it possible to consider evaluating the effects of the GxE interaction.

In this study, we proposed an approach for characterizing the robustness through the variability in the allocation. However, when studying the allocation pattern, it is important to also assess the acquisition trajectory (van Noordwijk and de Jong, 1986; Friggens *et al.*, 2017). In a routine selection approach, it would be relevant to add to the LSR trait, a trait making it possible to characterize the robustness on acquisition.

CONCLUSIONS

The trait LSR could be interpreted as an indicator of the response of the animal to perturbations/stress, that is to say a robustness proxy. This study shows that LSR has a low heritability but that it is possible to set up a selection on this trait. We found that this trait is favourably genetically correlated with a growth trait (ADG) and unfavourably with feed efficiency traits (FCR and RFI). Estimation of the economic value of LSR trait is a key issue before adding this trait in breeding goals. Furthermore, improving robustness qualities also meets societal expectations, the economic value of which is difficult to quantify.

LIST OF ABBREVIATIONS

α_t : daily energetic allocation coefficient to growth
ADG: average daily growth
AFS: automatic feeding system
AMW: average metabolic weight
BF: backfat thickness
BF100: backfat thickness estimated at 100 kg liveweight
BW: body weight
CNEA: cumulative net energy available for growth
CW: cumulative weight gain

DFI: daily feed intake
DLM: dynamic linear model
EBV: estimated breeding value
EI: net energy intake
FCR: feed conversion ratio
FI: feed intake
IBW: initial body weight
LD: longissimus dorsi thickness
LD100: longissimus dorsi thickness estimated at 100 kg liveweight
LSR: log transformed squared residuals, robustness indicator
MR: net energy maintenance requirement
NEA: net energy available for growth
PDFI: potential average daily feed intake
Pie NN: Pietrain NN Français free from halothane-sensitivity
RFI: residual feed intake
TBW: body weight at individual testing

DECLARATIONS

Ethics approval and consent to participate

Specific Experimental Animal Care and Use Committee approval was not needed because all the data used in this study were obtained from pre-existing databases provided by AXIOM. The data used were from animals raised under commercial conditions that were cared for according to EU-Council directive 2008/120/EC of 18 December 2008 laying down minimum standards for the protection of pigs (<http://data.europa.eu/eli/dir/2008/120/oj>).

Consent for publication

Not applicable

Availability of data and materials

The datasets analysed during the current study are not publicly available because they are part of the commercial breeding program of AXIOM. However, they are available from the corresponding author on reasonable request.

COMPETING INTERESTS

RMT, NF and ID declare that they have no competing interests. GL and LFG are employed by AXIOM. The datasets are of interest to commercial targets of AXIOM, but this interest did not influence the results in this manuscript in any matter.

Funding

This project was supported by ANRT (Association Nationale Recherche Technologie) with a CIFRE Doctoral fellowship (2019/0705).

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

GL, NF and RMT developed the conceptual model. RMT and GL implemented and tested the DLM model. GL, ID and LFG carried out statistical analyses. GL drafted the paper. ID, LFG, NF, RMT and GL participated in interpreting and discussing results. All authors read and approved the final manuscript.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to acknowledge the breeding company AXIOM for funding GL's Ph. D thesis. We also acknowledge the technicians of AXIOM's testing station at La Garenne for their implication for data collection. We also thank Céline Lebeux and Kambiz Kashefifard for managing data collection on farm and development of the database to store and share the data.

ADDITIONAL INFORMATION

Appendix 6.2.1. List of individuals observations performed during the individual test from Lenoir *et al.* (2022a).

	Observation
Observations considered to define the robustness traits	Abcess Cannibalism Capelet Weak development / Low body condition Callus Shortness of breath Necrotic ear Out of test (testing body weight < 70kg) Shaker
Observations not considered to define the robustness traits	Lack of leg soundness Low and short Conformation / Body development Culard Important conformation Fat animal Asymmetric hooves Teats default Incorrect conformation Hernia

6.3 Bilan des indicateurs VA et LSR

Les indicateurs proposés ont été construits sur le postulat que les animaux les plus robustes, c'est-à-dire les moins impactés par les perturbations, ont une valeur α_t « plus stable » au cours du temps comparativement aux animaux élevés dans les mêmes conditions. Le premier indicateur de la robustesse étudié était la variance de α_t (VA). Le critère VA est un critère permettant de caractériser la variabilité de α_t sans pour autant devoir modéliser une trajectoire. Ce critère présentait une héritabilité modérée ($0,27 \pm 0,08$) et une corrélation génétique modérée et favorable avec le critère ABC ($0,52 \pm 0,29$), considéré comme un indicateur de la résilience par Revilla *et al.* (2022). Le critère VA semble être un critère pertinent permettant de caractériser la robustesse des porcs en engraissement. Cependant, il pose plusieurs limites, notamment du fait de la relation entre la moyenne de α_t et sa variance. La valeur de α_t décroissant avec le temps, une perturbation ayant lieu précocement aura un impact plus important sur la variance qu'une perturbation ayant lieu à la fin de la période de contrôle. De plus, la pente de réduction de α_t au cours du temps a un impact sur la variance du critère VA. Afin d'avoir une meilleure compréhension des variations de α_t , l'étape suivante a consisté à modéliser cette pente propre à chaque individu. Le second indicateur, LSR, a été construit dans cette optique grâce à une approche en deux étapes. La première étape a permis à l'aide d'un modèle de régression aléatoire d'estimer pour chaque individu la trajectoire linéaire de α_t au cours de la période d'engraissement notamment en fonction de sa valeur génétique additive, de l'effet d'environnement permanent et des effets fixes de la bande et de la case. A l'issue de cette étape, chaque individu était caractérisé par une valeur génétique liée à son niveau de α_t . et une seconde liée à la pente de α_t . Dans la seconde étape, l'indicateur de robustesse (LSR) a été calculé par transformation logarithmique du carré des résidus issus de la première étape. Une valeur plus faible de LSR, associée à un écart plus faible entre l'allocation prédite et celle réalisée, a été supposée comme étant un indicateur d'une plus grande robustesse des animaux aux perturbations environnementales. Ce critère LSR était faiblement héritable ($0,05 \pm 0,01$) mais a montré des relations favorables avec des phénotypes associés à la santé et à la robustesse des animaux. Les critères VA et LSR ont montré des corrélations génétiques défavorables avec les critères d'efficacité alimentaire (IC ou CMJR). Cette relation est cohérente avec la théorie de l'allocation des ressources : une production élevée associée à de faibles apports alimentaires, conduit le système vers une situation où les ressources

deviennent limitantes (Rauw, 2009). Cette relation génétique défavorable a été aussi observée de manière plus modérée entre les critères statiques R1, R2 et R3 et l'IC (chapitre 2).

Le critère LSR offre des perspectives de sélection intéressantes afin d'améliorer la robustesse des porcs en engraissement. Une optimisation du modèle permettant à la fois d'estimer la valeur de α_t et ses différentes composantes, notamment la part génétique additive de la sensibilité à l'environnement, dans un même modèle serait opportune. Le modèle DLM pourrait être amélioré dans ce sens, il offre en effet la possibilité d'intégrer des effets fixes et aléatoires (Stygar et Kristensen, 2016). Cependant, le modèle en deux étapes développé offre l'avantage de pouvoir réaliser une évaluation BLUP multi-caractères incluant le critère LSR et les critères actuellement sélectionnés.

En revanche, avant d'envisager une sélection en routine sur le critère LSR, il est nécessaire d'investiguer de manière plus approfondie les relations entre cet indicateur et l'environnement de phénotypage. En effet seul l'environnement, plutôt favorable, de la station de testage a été considéré dans ce projet. Une validation de l'intérêt de l'indicateur LSR dans un plus large panel d'environnements, notamment plus variables et/ou plus limitants (température, pression sanitaire...), serait pertinente. De plus, les perturbations environnementales n'ont pas été détectées dans ce projet, mais nous avons fait le postulat que les animaux subissaient les mêmes perturbations avec la même intensité à l'échelle de la case ou de la bande. Ce dernier aspect sur le lien entre environnement et robustesse est plus largement discuté dans le chapitre 7.

L'intégration du critère LSR est envisageable dans l'objectif de sélection dans la lignée Piétrain NN mais nécessite d'évaluer quelle pondération appliquer à ce critère. L'estimation de la valeur économique du critère LSR est une question clé avant de l'intégrer dans un objectif de sélection. Par ailleurs, l'amélioration des qualités de robustesse répond également à des attentes sociétales dont la valeur économique est difficilement quantifiable. Cependant la corrélation génétique fortement défavorable avec l'indice de consommation, critère prépondérant dans les objectifs de sélection des lignées paternelles, risque de rendre cette étape complexe. Un dernier point à investiguer est l'impact de la sélection du critère LSR sur la robustesse à long terme des animaux, notamment lorsqu'ils deviennent reproducteurs, nécessitant d'acquérir des phénotypes associés, longévité productive des truies ou production spermatique des verrats par exemple.

Une poursuite de ce projet par un autre projet de thèse afin d'améliorer la construction du modèle et la caractérisation de l'interaction entre la robustesse et l'environnement est à l'étude.

Chapitre 7. Conclusion générale et perspectives

Les grandes étapes de ce projet ont été présentées au travers des différents chapitres de ce manuscrit. Au global, ces travaux de thèse ont permis de proposer une série d'indicateurs permettant de caractériser la robustesse des porcs en croissance, avec pour chacun des atouts et des limites qui ont été discutés précédemment. D'un côté, trois indicateurs catégoriels ont été proposés à partir de l'approche « statique » : R1, animal présent ou absent au contrôle de performance ; R2, animal sélectionnable ou non sélectionnable ; et R3, discriminant parmi les animaux sélectionnables du critère R2 ceux qui ont reçu ou non une injection médicamenteuse au cours de la période d'engraissement. De l'autre côté, l'approche dynamique a permis de construire deux indicateurs issus de la modélisation du coefficient d'allocation α_{it} pour chaque individu i : VA, la variance de α_{it} ; et LSR, issu des déviations journalières de α_{it} par rapport à une trajectoire estimée.

En guise de conclusion, l'objectif de ce dernier chapitre est de mettre en perspective ces résultats autour de trois axes de discussion. Le premier porte sur la confrontation des deux approches « statiques » et « dynamiques » ainsi que sur l'apport potentiel de chacune dans un objectif d'amélioration des qualités de robustesse des porcs en croissance par la sélection. Le second axe se penche sur l'enjeu de l'environnement de phénotypage des animaux et notamment de l'identification des perturbations. Enfin le troisième axe aborde le modèle d'allocation des ressources proposé, ses améliorations potentielles et son lien avec l'acquisition.

Je terminerai ce chapitre par une réflexion sur mon expérience de thèse autour de deux thèmes : la science ouverte dans le contexte d'une thèse CIFRE et la multidisciplinarité dans le monde de la recherche.

7.1 Approches « statique » vs « dynamique »

L'objectif initial de cette thèse était de caractériser la robustesse chez les porcs en croissance au travers d'indicateurs issus de deux approches, une première dite « statique » et une seconde dite « dynamique ». Ces indicateurs ont pour but de caractériser l'évolution d'un animal face

aux perturbations qu'il rencontre au cours de la période d'engraissement. Cette période commence lorsque les animaux sont transférés en salle d'engraissement, à environ 35 kg, et se termine lors du contrôle de performances à environ 110kg. Lors du transfert en engraissement les animaux sont considérés comme en bonne santé et aptes à être engraisés.

D'un côté l'approche « statique » a permis de caractériser l'état de l'animal dans lequel il se trouvait à la fin de la période d'évaluation. Les critères présentés dans le chapitre 2 permettent de catégoriser les animaux selon leur état à la fin de la période de testage. Le critère R2, qui permet de discriminer en deux catégories les animaux dits « sélectionnables » des « non-sélectionnables », représente un premier critère pertinent de caractérisation de la robustesse. En effet même s'il est faiblement héritable, il est facilement déployable à grande échelle et à un faible coût car construit à partir de données enregistrées en routine dans l'ensemble de la population. Dans le futur, il est envisageable d'accroître la précision de ce type de critère en caractérisant plus précisément l'état de l'animal lors du testage par l'amélioration de la grille d'observation ou une meilleure caractérisation de l'état de santé de l'animal... Cependant ces observations caractérisent seulement l'état dans lequel se trouve l'animal à la fin de la période de contrôle mais pas la trajectoire qu'il a eu au cours de cette période. De plus, il existe une part de subjectivité dans la construction du caractère car dépendante d'observations réalisées par un opérateur différent d'un élevage à l'autre. Une dernière limite est associée au fait qu'avec la sélection, ce type de caractère peut devenir progressivement peu informatif, notamment du fait de la réduction de l'occurrence de la classe « non-sélectionnable ».

D'un autre côté l'approche « dynamique », basée sur l'utilisation des données temporelles enregistrées par les DAC, a pour but de caractériser la trajectoire de vie de chaque individu entre le début et la fin de la période de contrôle. La modélisation de cette trajectoire a permis de caractériser plus finement des individus appartenant à la même modalité d'un critère « statique ». Le critère LSR, indicateur de la robustesse des porcs en engraissement, a été construit à partir des déviations du coefficient d'allocation de l'énergie à la croissance par rapport à la trajectoire estimée de chaque individu. La modélisation multivariée des données d'ingestion et de poids a permis de construire un indicateur héritable et ayant des liens favorables avec des phénotypes associés à la santé et à la robustesse. Cet indicateur nécessite des données généralement non disponibles à l'échelle de l'ensemble de la population mais permet d'avoir une évaluation plus fine des effets de l'accumulation des perturbations au cours du temps. En revanche, sa construction a mis en avant la complexité de manipuler les données

temporelles et le nombre d'étapes à mettre en œuvre afin d'estimer la valeur génétique de chaque animal : acquisition et validation des données brutes, estimation des valeurs α_i de chaque individu, modèle génétique en deux étapes. Outre le coût élevé des équipements de phénotypage nécessaires à l'enregistrement des données longitudinales, un déploiement à plus grande échelle risque de poser des limites quant à la capacité à traiter les importantes quantités de données générées.

Finalement, nous pouvons considérer que ces deux approches ne sont pas opposées mais complémentaires, avec une corrélation génétique forte entre R2 et LSR ($0,91 \pm 0,05$). En effet, la première permet de réaliser une mesure approchée de la robustesse à l'échelle de la population mais avec une précision limitée alors que la seconde permet d'avoir un phénotypage plus fin et plus précis mais sur un échantillon limité de la population. Les critères issus de ces deux approches ont mis en avant un lien génétique défavorable entre la robustesse et l'efficacité alimentaire au cours de la période d'engraissement. La synthèse des résultats issus de ces deux approches fera l'objet d'une communication orale lors des Journées de la Recherche Porcine en 2023, dont le texte est présenté en Annexe 1. Les travaux conduits durant cette thèse ont permis de proposer plusieurs indicateurs héréditaires permettant d'améliorer les qualités de robustesse des porcs en engraissement et de répondre à la demande initiale d'AXIOM.

A court terme, l'intégration des critères R2 et LSR dans un objectif de sélection est possible et pertinente. Afin de déterminer une stratégie de sélection optimale, il est nécessaire de simuler la population de la lignée d'intérêt et l'intégration de l'un ou des deux critères à différentes pondérations en prenant en compte la proportion d'animaux contrôlés pour chaque phénotype. Ces pondérations peuvent être évaluées à partir de la valeur économique de ces critères (réduction des coûts médicamenteux, réduction du temps d'intervention) mais aussi de leur valeur non-économique (bien-être, acceptabilité sociale...). La valeur à accorder à ces impacts non-économiques est une question de recherche en soi qu'il serait pertinent d'étudier. Étant donné le poids important des critères associés à l'efficacité alimentaire dans les lignées paternelles, IC ou CMJR principalement, et de leur antagonisme avec la robustesse, un compromis devra être trouvé entre efficacité et robustesse. Ces questions vont être abordées à la suite de ma thèse avec des travaux de simulation des populations en sélection à l'aide d'outils tels que MoBPS (Pook *et al.*, 2020) ou AlphaSimR (Gaynor *et al.*, 2021).

7.2 Environnements de phénotypage :

7.2.1 L'identification des perturbations

Dans ce projet, le choix a été fait de développer des indicateurs ne nécessitant pas l'identification des perturbations rencontrées par chaque individu : origine (température, sanitaire...), échelle (individu, case, bande, élevage), date de début, durée. Dans le contexte de notre étude, l'hypothèse retenue était que tous les animaux d'une même case ou d'une même bande ont été impactés par les mêmes perturbations au même moment et avec la même intensité. Cette approche semblait plus adaptée au contexte d'élevage de la station de testage et à la période de vie étudiée. En effet, la maîtrise des conditions d'élevages dans les fermes de sélection tend à limiter l'apparition des perturbations majoritairement rencontrées dans les élevages de production (maladie, restriction alimentaire, froid...) afin de favoriser l'expression des critères associés à la production (croissance, qualités de carcasse, efficacité alimentaire). Dans ces conditions, les animaux sont plutôt confrontés à des stress de faible intensité (transfert en salle d'engraissement, hiérarchie, transition alimentaire, animaux provenant d'élevages différents, pathogènes ayant un impact limité) qui viennent s'accumuler au cours du temps et provoquent une déviation lorsqu'un point de rupture est atteint (Scheffer *et al.*, 2018).

A l'opposé, d'autres approches ont été construites sur la modélisation de la réponse à des perturbations dont l'origine et la durée sont connues (Revilla *et al.*, 2019; Nguyen-Ba *et al.*, 2020b; Adriaens *et al.*, 2021) ou sont détectées par le modèle (Nguyen-Ba *et al.*, 2020a; Ben Abdelkrim *et al.*, 2021; Garcia-Baccino *et al.*, 2021). Ces approches semblent plus adaptées à des milieux d'élevage potentiellement plus challengeant, et où le nombre et le type de perturbations rencontrées sont limités et identifiables. Indépendamment de l'expression du potentiel des animaux, le maintien d'un haut niveau sanitaire est primordial dans les élevages et les stations de sélection afin de garantir le statut sanitaire des reproducteurs diffusés. Cette situation limite la possibilité de laisser apparaître ou de provoquer des perturbations qui risqueraient de dégrader durablement le statut sanitaire des élevages de sélection. En revanche, certaines bandes sont impactées par des perturbations connues. En effet, la station de testage d'AXIOM n'étant pas équipée de système de refroidissement de l'air (brumisation, « pad cooling »), les périodes de canicules sont des perturbations majeures que rencontrent les animaux en croissance. L'augmentation de l'occurrence de ce type d'évènement en 2022 et

donc du nombre de bandes confrontées pourrait permettre de modéliser la réponse des animaux face à la chaleur et de valider l'intérêt du critère LSR. A titre d'exemple, Poppe *et al.* (2021) ont montré chez la vache laitière, un lien génétique favorable entre des indicateurs de résilience, variance et autocorrélation des déviations de la production laitière, et l'impact des canicules sur les animaux. Les animaux les plus résilients avaient une plus faible baisse de production laitière et une meilleure vitesse de récupération suite à une canicule. Une autre piste de réflexion pourrait porter sur l'utilisation de la date d'une injection d'antibiotique ou d'anti-inflammatoire comme indicateur d'une perturbation subit à l'échelle de l'animal. Chez la vache laitière, Adriaens *et al.* (2021) ont utilisé les registres de traitement pour définir la date à laquelle une vache a eu une mammite et modéliser la trajectoire de production laitière suite à cet évènement.

En parallèle, dans le cadre de son projet de thèse Le (2022) a développé la méthode dite « Up & Down » permettant de détecter des perturbations à partir des enregistrements en continu d'ingestion ou de poids, à l'échelle de la bande, de la case ou de l'individu. Il pourrait être intéressant d'utiliser cette approche sur le coefficient d'allocation α_t afin d'évaluer dans le jeu de données, la proportion de bandes et de cases perturbées et d'analyser la dynamique de réponse des animaux suite aux évènements détectés ainsi que la relation à leur valeur de LSR. L'utilisation de cette méthode en amont des approches proposées précédemment (canicule, injections de médicaments) permettrait de valider les évènements détectés par la méthode. Si cette validation est concluante, il est envisageable d'utiliser la méthode en s'affranchissant de devoir identifier au préalable des périodes de temps pendant lesquelles des perturbations se sont déroulées et ensuite d'évaluer les animaux présents à cette période. Un package R incluant la méthode « Up & Down » devrait être prochainement disponible.

7.2.2 Diversifier les environnements de phénotypage

Comme discuté dans le point précédent, il existe un enjeu fort concernant le ou les environnements dans lesquels les animaux sont élevés et évalués. D'un côté, les conditions de sélection nécessitent une maîtrise de l'environnement relativement forte. De l'autre côté, les enjeux présentés en introduction de ce manuscrit impliquent que les animaux vont devoir s'adapter à des environnements plus variables et plus perturbés. Afin d'identifier les plus robustes, il va être nécessaire de les phénotyper dans ces différentes conditions. Certaines études ont mis en avant l'intérêt du phénotypage dans des milieux plus difficiles, notamment

du point de vue sanitaire (Gunia *et al.*, 2015; Cheng *et al.*, 2020; van der Zande *et al.*, 2020). En complément du phénotypage en conditions maîtrisées, il serait pertinent d'évaluer sur des animaux apparentés aux candidats à la sélection, appelés collatéraux, les critères R2 et LSR dans des élevages où il existe des perturbations. En amont, il est nécessaire d'identifier face à quel type de challenge, nous souhaiterions évaluer la robustesse des animaux : chaleur, SDRP (pathologie virale) ou alimentation sous-optimale. Cette approche peut poser certaines limites en dehors du cadre de la recherche pour une entreprise de sélection selon le type de perturbation. Premièrement du point de vue de son coût, l'équipement d'un élevage en conditions non-optimales avec des DAC et dont les animaux ne sont pas commercialisables est une charge importante pour une entreprise de sélection. Deuxièmement du point de vue éthique, le fait de dégrader les conditions d'élevage pour évaluer la capacité des animaux à s'adapter, et donc leur imposer un stress, pose question. Néanmoins des challenges peu invasifs à l'échelle de la station de testage peuvent potentiellement être mises en place, tel qu'une restriction alimentaire de courte durée durant la phase de testage.

Une approche qui pourrait permettre d'évaluer la robustesse des animaux pourrait être le phénotypage dans différents milieux sans pour autant introduire de fortes perturbations. De ce point de vue, AXIOM collecte des données issues des DAC sur des animaux apparentés dans d'autres élevages de sélection :

- un élevage de sélection des lignées Piétrain NN et Duroc en France équipé de 40 DAC Nedap ;
- un élevage de sélection partenaire en Chine pour les lignées Large-White, Landrace, Piétrain NN et Duroc équipé de 360 DAC Nedap.

Les données collectées à la station de phénotypage FGPorc du Rheu (<https://www6.rennes.inrae.fr/ue3p/Dispositifs-experimentaux/Station-de-phenotypage>), en partie sur des animaux issus de lignées AXIOM dans le cadre de projets de recherche peuvent aussi être potentiellement utilisées. Même si ces environnements sont plutôt favorables, les animaux y sont soumis à certains stress qui diffèrent d'un élevage à l'autre (climat, types d'aliments utilisés, conception du bâtiment...) améliorant ainsi la qualité du phénotypage de la robustesse. De plus, la relation entre l'expression de la robustesse et la diversification des environnements d'élevage est indissociable de l'existence d'une interaction G x E. En effet, si cette interaction existe sur les critères de robustesse, elle implique que l'animal le plus robuste dans un environnement donné ne l'est pas dans un autre environnement. Garcia-Baccino *et al.*

(2021) ont mis en avant l'existence de cette interaction sur l'ingestion alimentaire entre différentes qualités d'environnements.

7.3 Modélisation de l'acquisition et de l'allocation des ressources

Dans la construction du modèle conceptuel (chapitre 3) deux hypothèses ont été émises :

- 1) Une perturbation entraîne une variation de l'ingestion ;
- 2) Une perturbation entraîne une variation de l'allocation de l'énergie.

Le choix a été fait de concentrer les travaux de la thèse sur la seconde étant donné la difficulté de traiter ces deux hypothèses de manière concomitante.

7.3.1 Perspectives d'ajout de mesures supplémentaires

La modélisation du coefficient d'allocation α_t a été réalisée à l'aide d'un modèle dit « hybride », à savoir la combinaison entre un modèle basé sur les données disponibles au jour t et une composante déterministe sur l'énergie allouée à l'entretien. Ce modèle intègre un certain nombre d'approximations : transformation de l'ingéré alimentaire en énergie nette, besoins d'entretien, délais de transformation de l'énergie ingérée en croissance, absence de mobilisation des réserves. Il a été construit selon une approche pragmatique avec l'objectif d'être utilisable à l'échelle de l'individu, à partir des données disponibles et avec un temps de calcul acceptable. Nous pouvons considérer que le modèle construit répond à ces attentes et permet au final de proposer un indicateur pertinent, LSR, pour caractériser la robustesse des porcs.

Au-delà de l'amélioration du modèle linéaire dynamique discutée dans le chapitre précédent, plusieurs pistes peuvent être envisagées afin de mieux caractériser la dynamique d'allocation de l'énergie entre les différentes fonctions biologiques. Une des limites du modèle est liée au fait que l'estimation de la quantité d'énergie allouée à l'entretien est basée sur un besoin calculé à partir du poids métabolique et non sur une dynamique d'allocation. Une contrainte majeure à l'amélioration de l'estimation de la quantité d'énergie allouée à l'entretien est la capacité de collecter des informations supplémentaires à l'échelle de l'individu ou du groupe avec une fréquence suffisante (quotidienne ou hebdomadaire).

A court terme, il existe des pistes envisageables afin de mieux caractériser l'évolution de chaque individu dans le temps. Les dépenses énergétiques liées à l'activité peuvent être partiellement évaluées à partir du nombre de visites dans le DAC, une visite caractérisant un déplacement de

l'animal. Le système de gestion de la ventilation de la station de testage conserve l'historique des enregistrements horaires de températures de chacune des salles d'élevage, cette information pourrait être utilisée pour caractériser les dépenses énergétiques liées à la thermorégulation à l'échelle des animaux d'une même salle d'élevage. Les mesures d'épaisseurs de lard dorsal et de muscle n'ont pas été exploitées dans le modèle mais elles peuvent permettre de caractériser le niveau des dépôts lipidiques et protéiques à la fin de la période d'engraissement à l'échelle de l'individu. Une réflexion peut être menée sur l'intérêt de réaliser des mesures supplémentaires d'épaisseurs de lard et de muscle à des moments définis afin d'avoir une estimation de la cinétique de ces dépôts pour chaque animal ; au début et au milieu de la période d'engraissement par exemple. Enfin, les évolutions technologiques, notamment dans le domaine de l'imagerie, laissent entrevoir la possibilité d'une évaluation de l'état corporel des animaux, de leur température corporelle ou de leurs déplacements de manière dynamique, fournissant l'opportunité d'acquérir de nouveaux phénotypes. Une évaluation dynamique de la quantité de chaleur dégagée par chaque individu serait une approche pertinente de la quantité d'énergie allouée à l'entretien.

Sur l'aspect de la transformation de l'ingestion alimentaire en énergie nette ingérée, la mesure du coefficient d'utilisation digestive de l'énergie (Déru *et al.*, 2021) permettrait d'estimer une valeur moyenne d'utilisation de l'énergie de l'aliment pour chaque animal au cours de la période plutôt qu'une valeur propre à l'aliment comme utilisée ici. Cette évaluation de l'utilisation digestive complexe à mettre en œuvre est en passe de se démocratiser dans les élevages de sélection grâce au développement d'un outil de mesure portable dans le cadre du projet DIGESTOP (INRAE, IFIP, Alliance R&D).

Comme nous venons de le voir, de nombreuses pistes existent afin d'améliorer la qualité du modèle proposé en introduisant des informations supplémentaires mais qui tendraient à le complexifier, à ajouter un bruit supplémentaire lié à l'erreur de mesure, à allonger les temps de calculs ainsi qu'à poser des problèmes potentiels d'identifiabilité. Un travail de réflexion est donc nécessaire sur l'intérêt de chacune de ces informations afin d'identifier le meilleur compromis.

7.3.2 Quelle stratégie sur l'acquisition ?

L'indicateur LSR a pour objectif de caractériser la robustesse des porcs face à des perturbations qui impactent l'allocation de l'énergie à la croissance. En revanche, il ne caractérise pas la

robustesse face aux perturbations qui impactent uniquement l'ingestion (l'acquisition). A notre connaissance, il n'existe pas, à ce jour, de modèle permettant de caractériser de manière concomitante les trajectoires d'acquisition et d'allocation. Pour combler ce manque, il est envisageable de développer un indicateur spécifique basé sur l'ingestion ou la durée d'ingestion notamment sur la base de ceux proposés par Putz *et al.* (2019). Cette approche simple à mettre en œuvre nécessiterait d'introduire un critère supplémentaire pour caractériser la robustesse des porcs. Elle permettrait notamment de mettre en avant les stratégies mises en œuvre par chaque porc pour atteindre un certain niveau de robustesse globale : acquisition, allocation ou les deux composantes.

7.4 La science ouverte et la recherche multidisciplinaire

- **La « science ouverte »**

Au-delà du projet de recherche conduit durant ces trois années, ce doctorat a aussi été pour moi l'occasion de découvrir le concept de « science ouverte ». L'investissement de mon directeur de thèse, Rafael Muñoz-Tamayo, sur cette thématique m'a permis de comprendre son importance et les limites du système actuel de diffusion de la connaissance, notamment le fonctionnement de l'édition scientifique. Cette démarche s'est traduite par la prépublication des articles soumis sur *zenodo* ou *bioRxiv* afin de les rendre rapidement accessible à la communauté scientifique et d'enrichir les échanges sur le sujet. Le choix des journaux s'est porté sur ceux permettant une publication en accès libre (« open access ») des articles publiés. Le modèle permettant d'estimer le coefficient de l'énergie à la croissance a été publié sous la forme d'un article de données dans *Animal open space* permettant le partage du script du code ainsi que d'un échantillon du jeu de données. L'objectif était de pouvoir ouvrir ce travail à la communauté afin d'améliorer le modèle proposé ou de tester sa reproductibilité à partir d'autres jeux de données. Nous avons également fait le choix de publier le premier article de Manuel Revilla avec un modèle de publication alternatif : PCI animal science (<https://animsci.peercommunityin.org/>). Ce nouveau modèle s'appuie sur un processus de recommandation et d'évaluation des articles transparent et gratuit. De prime abord, le concept de science ouverte peut paraître peu compatible au cadre d'une thèse CIFRE financée par une entreprise privée. Cependant pour une entreprise de taille moyenne comme AXIOM, l'ouverture et la mise à disposition de la connaissance offre l'opportunité d'avoir plus de visibilité vis-à-vis de la communauté scientifique mais aussi de créer des échanges avec de

nouvelles équipes de recherche. A titre d'exemple, AXIOM possède d'importantes bases de données mais pas nécessairement les ressources humaines pour exploiter l'ensemble des informations qu'elles contiennent. Cette approche ne semble pas incompatible avec la confidentialité et le secret industriel, en effet « la science ouverte » n'implique pas un accès totalement libre aux données mais « *aussi ouvert que possible, aussi fermé que nécessaire* ».

- **La recherche multidisciplinaire**

Mon doctorat s'est réalisé au sein des UMR MoSAR et GenPhySE ainsi que de l'entreprise de sélection porcine AXIOM. Cet encadrement par plusieurs entités m'a permis d'aborder ma question de recherche sous l'angle de plusieurs disciplines, la modélisation et la génétique quantitative, et en lien avec le terrain du fait de l'implication d'AXIOM. Ce lien avec le terrain m'a donné la possibilité de mieux comprendre la qualité des données collectées et les besoins d'améliorer la robustesse des animaux, ainsi que les attendus d'AXIOM en termes de livrables à l'issue de la thèse. Cette approche multidisciplinaire a été très enrichissante et a aboutie à la construction des phénotypes originaux de la robustesse chez le porc en croissance. En effet, les différences d'approches scientifiques entre ces disciplines, notamment dans la manière de poser les hypothèses préalables à la construction des modèles, m'ont permis d'avoir une compréhension différente des données et mécanismes biologiques sous-jacents. En revanche, elle a nécessité d'acquérir des compétences dans les deux disciplines et une certaine prise de recul afin d'analyser les résultats selon deux voire trois prismes. La réussite de ce projet a été permis par la bonne communication entre mes encadrants et leur ouverture à d'autres disciplines. La multidisciplinarité a apporté une réelle plus-value à la réalisation des objectifs de cette thèse ainsi qu'à mon expérience personnelle.

Références

- Adriaens, I., I. Van Den Brulle, K. Geerinckx, L. D'Anvers, S. De Vliegher, et B. Aernouts. 2021. Milk losses linked to mastitis treatments at dairy farms with automatic milking systems. *Prev. Vet. Med.* 194:105420. <https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2021.10542>
- Amer, P. R., C. I. Ludemann, et S. Hermes. 2014. Economic weights for maternal traits of sows, including sow longevity. *J. Anim. Sci.* 92:5345–5357. <https://doi.org/10.2527/jas.2014-7943>
- Babot, D., J. L. Noguera, L. Alfonso, et J. Estany. 2003. Fixed or random contemporary groups in genetic evaluation for litter size in pigs using a single trait repeatability animal model. *J. Anim. Breed. Genet.* 120:12–22. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0388.2003.00372.x>
- Bauman, D. E., et C. W. Bruce. 1980. Partitioning of Nutrients During Pregnancy and Lactation: A Review of Mechanisms Involving Homeostasis and Homeorhesis. *J. Dairy Sci.* 63:1514–1529. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(80\)83111-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(80)83111-0)
- Bedere, N., T. V. L. Berghof, K. Peeters, M.-H. Pinard-van der Laan, J. Visscher, I. David, et H. A. Mulder. 2022. Using egg production longitudinal recording to study the genetic background of resilience in purebred and crossbred laying hens. *Genet. Sel. Evol.* 54:26. <https://doi.org/10.1186/s12711-022-00716-8>
- Beilharz, R. G. 1998. Environmental limit to genetic change. An alternative theorem of natural selection. *J. Anim. Breed. Genet.* 115:433–437. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1998.tb00365.x>
- Beilharz, R. G., et G. Nitter. 1998. The missing E: the role of the environment in evolution and animal breeding. *J. Anim. Breed. Genet.* 115:439–453. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1998.tb00366.x>
- Beilharz, R. G., B. G. Luxford, et J. L. Wilkinson. 1993. Quantitative genetics and evolution: Is our understanding of genetics sufficient to explain evolution? *J. Anim. Breed. Genet.* 110:161–170. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1993.tb00728.x>
- Ben Abdelkrim, A., L. Puillet, P. Gomes, et O. Martin. 2021. Lactation curve model with explicit representation of perturbations as a phenotyping tool for dairy livestock precision farming. *Animal.* 15:100074. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2020.100074>
- Berghof, T.V.L., H. Bovenhuis, et H. A. Mulder. 2019a. Body Weight Deviations as Indicator for Resilience in Layer Chickens. *Front. Genet.* 10:1216. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.01216>
- Berghof, T.V.L., M. Poppe, et H. A. Mulder. 2019b. Opportunities to Improve Resilience in Animal Breeding Programs. *Front. Genet.* 9:692. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00692>
- Bidanel, J. P., P. Silalahi, T. Tribout, L. Canario, A. Ducos, H. Garreau, H. Gilbert, C. Larzul, D. Milan, J. Riquet, S. Schwob, M.-J. Mercat, C. Hassenfratz, A. Bouquet, C. Bazin, et J. Bidanel. 2020. Cinquante années d'amélioration génétique du porc en France : bilan et perspectives. *INRAE Prod. Anim.* 33:1–16. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2020.33.1.3092>
- Bierman, C. D., R. A. Kemp, et J. C. M. Dekkers. 2022. Resilience indicators based on individual feed intake from a high-health swine nucleus. 12th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Rotterdam. The Netherlands. Disponible sur :

- https://www.wageningenacademic.com/pb-assets/wagen/WCGALP2022/27_001.pdf (Consulté le 06 septembre 2022)
- Bodin, L., Bolet, G., M. Garcia, H. Garreau, C. Larzul, et I. David. 2010. Robustesse et canalisation: vision de généticiens. *INRAE Prod. Anim.* 23:11–22. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2010.23.1.3281>
- Campos, P. H. R. F., E. Labussière, J. Hernández-García, S. Dubois, D. Renaudeau, et J. Noblet. 2014. Effects of ambient temperature on energy and nitrogen utilization in lipopolysaccharide-challenged growing pigs. *J. Anim. Sci.* 92:4909–4920. <https://doi.org/10.2527/jas.2014-8108>
- Casey, D. S., H. S. Stern, et J. C. M. Dekkers. 2005. Identification of errors and factors associated with errors in data from electronic swine feeders1. *J. Anim. Sci.* 83:969–982. <https://doi.org/10.2527/2005.835969x>
- Chatelet, A., F. Gondret, E. Merlot, H. Gilbert, N. C. Friggens, et N. Le Floch. 2018. Impact of hygiene of housing conditions on performance and health of two pig genetic lines divergent for residual feed intake. *Animal.* 12:350–358. <https://doi.org/10.1017/S1751731117001379>
- Cheng, J., A. M. Putz, J. C. S. Harding, M. K. Dyck, F. Fortin, G. S. Plastow, P. Canada, et J. C. M. Dekkers. 2020. Genetic analysis of disease resilience in wean-to-finish pigs from a natural disease challenge model. *J. Anim. Sci.* 98:skaa244. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa244>
- Colditz, I. G. 2002. Effects of the immune system on metabolism: implications for production and disease resistance in livestock. *Livest. Prod. Sci.* 75:257–268. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(01\)00320-7](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(01)00320-7)
- Colditz, I. G., et B. C. Hine. 2016. Resilience in farm animals: biology, management, breeding and implications for animal welfare. *Anim. Prod. Sci.* 56:1961–1983. <https://doi.org/10.1071/AN15297>
- DanBred. 2019. Breeding for robustness in pigs: Conformation. DanBred. Disponible sur : <https://danbred.com/breeding-for-robustness-in-pigs-conformation/> (Consulté le 28 août 2022)
- Darwin, C. 1872. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for life.* 6ème édition. John Murray, London, UK
- David, I., V.-H. Huynh Tran, et H. Gilbert. 2021. New residual feed intake criterion for longitudinal data. *Genet. Sel. Evol.* 53:53. <https://doi.org/10.1186/s12711-021-00641-2>
- David, I., J. Ruesche, L. Drouilhet, H. Garreau, et H. Gilbert. 2015. Genetic modeling of feed intake. *J. Anim. Sci.* 93:965–977. <https://doi.org/10.2527/jas.2014-8507>
- Déru, V., A. Bouquet, C. Hassenfratz, B. Blanchet, C. Carillier-Jacquin, et H. Gilbert. 2020. Impact of a high-fibre diet on genetic parameters of production traits in growing pigs. *animal.* 14:2236–2245. <https://doi.org/10.1017/S1751731120001275>
- Déru, V., A. Bouquet, E. Labussière, P. Ganier, B. Blanchet, C. Carillier-Jacquin, et H. Gilbert. 2021. Genetics of digestive efficiency in growing pigs fed a conventional or a high-fibre diet. *J. Anim. Breed. Genet.* 138:246–258. <https://doi.org/10.1111/jbg.12506>
- Douhard, F., M. Douhard, H. Gilbert, P. Monget, J.-M. Gaillard, et J.-F. Lemaître. 2021. How much energetic trade-offs limit selection? Insights from livestock and related laboratory model species. *Evol. Appl.* 14:2726–2749. <https://doi.org/10.1111/eva.13320>

- Douhard, F., R. Rupp, et H. Gilbert. 2022. Feed efficiency and resource allocation trade-offs: theory, evidence and prospects. 12th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Rotterdam. The Netherlands. Disponible sur : <https://hal.inrae.fr/hal-03779772/document> (Consulté le 11 septembre 2022)
- Dourmad, J.-Y., L. L. Canario, H. Gilbert, E. Merlot, H. Quesnel, et A. Prunier. 2010. Evolution des performances et de la robustesse des animaux en élevage porcin. Sauvant D., Perez J.M. (Eds). INRA Prod. Anim. 23:53–64
- Dunkelberger, J. R., N. J. Boddicker, N. V. L. Serão, J. M. Young, R. R. R. Rowland, et J. C. M. Dekkers. 2015. Response of pigs divergently selected for residual feed intake to experimental infection with the PRRS virus. *Livest. Sci.* 177:132–141. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.04.014>
- Elgersma, G. G., G. de Jong, R. van der Linde, et H. A. Mulder. 2018. Fluctuations in milk yield are heritable and can be used as a resilience indicator to breed healthy cows. *J. Dairy Sci.* 101:1240–1250. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-13270>
- Emmans, G. C. 1997. A Method to Predict the Food Intake of Domestic Animals from Birth to Maturity as a Function of Time. *J. Theor. Biol.* 186:189–199. <https://doi.org/10.1006/jtbi.1996.0357>
- Falconer, D. S., et T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4ème édition. Pearson Education Limited, Essex, UK
- FAO. 2018. L'action de la FAO face au changement climatique: Conférence des Nations Unies sur les changements climatiques 2018. FAO, Rome, Italy. Disponible sur : <https://www.fao.org/publications/card/fr/c/CA2607FR/> (Consulté le 1^{er} août 2022)
- Flori, L., Y. Gao, D. Laloë, G. Lemonnier, J.-J. Leplat, A. Teillaud, A.-M. Cossalter, J. Laffitte, P. Pinton, C. de Vaureix, M. Bouffaud, M.-J. Mercat, F. Lefèvre, I. P. Oswald, J.-P. Bidanel, et C. Rogel-Gaillard. 2011. Immunity traits in pigs: substantial genetic variation and limited covariation. *PloS One.* 6:e22717. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0022717>
- Frelin, C. 2012. Adaptation et normes de réaction. In: *L'homme peut-il s'adapter à lui-même ?* Éditions Quæ, Versailles. p. 57–59. Disponible sur : <https://www.cairn.info/l-homme-peut-il-s-adapter-a-lui-meme--9782759218608-p-57.htm> (Consulté le 30 août 2022)
- Friggens, N. C., I. Adriaens, R. Boré, G. Cozzi, J. Jurquet, C. Kamphuis, F. Leiber, T. Sakowski, J. Statham, et Y. De Haas. 2022. Resilience: reference measures based on longer-term consequences are needed to unlock the potential of precision livestock farming technologies for quantifying this trait. Zenodo, 5215797, ver. 5 peer reviewed and recommended by Peer community in Animal Science <https://dx.doi.org/10.5281/zenodo.5>
- Friggens, N. C., F. Blanc, D. P. Berry, et L. PUILLET. 2017. Review: Deciphering animal robustness. A synthesis to facilitate its use in livestock breeding and management. *Animal.* 11:2237–2251. <https://doi.org/10.1017/S175173111700088X>
- Friggens, N. C., D. Sauvant, et O. Martin. 2010. Vers des définitions opérationnelles de la robustesse s'appuyant sur des faits biologiques. L'exemple de la nutrition. INRAE Prod. Anim. 23:43–52. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2010.23.1.3284>
- Friggens, N. C., et E. H. van der Waaij. 2004. A resource allocation model describing consequences of artificial selection under metabolic stress. *J. Anim. Sci.* 82:973–981. <https://doi.org/10.2527/2004.824973x>

- Friggens, N., et E. van der Waaij. 2009. Modelling of resource allocation patterns. In: W. Rauw (eds) Resource Allocation Theory Applied to Farm Animal Production. CABI Publishing. Wallingford, UK. <https://doi.org/10.1079/9781845933944.0302>
- Garcia-Baccino, C. A., C. Marie-Etancelin, F. Tortereau, D. Marcon, J.-L. Weisbecker, et A. Legarra. 2021. Detection of unrecorded environmental challenges in high-frequency recorded traits, and genetic determinism of resilience to challenge, with an application on feed intake in lambs. *Genet. Sel. Evol.* 53:4. <https://doi.org/10.1186/s12711-020-00595-x>
- Garnett, T., M. C. Appleby, A. Balmford, I. J. Bateman, T. G. Benton, P. Bloomer, B. Burlingame, M. Dawkins, L. Dolan, D. Fraser, M. Herrero, I. Hoffmann, P. Smith, P. K. Thornton, C. Toulmin, S. J. Vermeulen, et H. C. J. Godfray. 2013. Sustainable Intensification in Agriculture: Premises and Policies. *Science.* 341:33-34. <https://doi.org/10.1126/science.1234485>
- Garreau, H., G. Bolet, C. Larzul, C. Robert-Granié, G. Saleil, M. SanCristobal, et L. Bodin. 2008. Results of four generations of a canalising selection for rabbit birth weight. *Livest. Sci.* 119:55–62. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2008.02.009>
- Gaynor, R. C., G. Gorjanc, et J. M. Hickey. 2021. AlphaSimR: an R package for breeding program simulations. *G3 GenesGenomesGenetics.* 11:jkaa017. <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkaa017>
- Gianola, D. 1982. Theory and Analysis of Threshold Characters. *J. Anim. Sci.* 54:1079–1096. <https://doi.org/10.2527/jas1982.5451079x>
- Gilbert, H., Y. Billon, L. Brossard, J. Faure, P. Gatellier, F. Gondret, E. Labussière, B. Lebret, L. Lefaucheur, N. Le Floch, I. Louveau, E. Merlot, M.-C. Meunier-Salaün, L. Montagne, P. Mormede, D. Renaudeau, J. Riquet, C. Rogel-Gaillard, J. van Milgen, A. Vincent, et J. Noblet. 2017. Review: divergent selection for residual feed intake in the growing pig. *Animal.* 11:1427–1439. <https://doi.org/10.1017/S175173111600286X>
- Gilmour, A. R., B. J. Gogel, B. R. Cullis, et R. Thompson. 2009. ASREML user guide release 3.0. 310pp. Disponible sur : <https://www.vsnr.co.uk/downloads/asreml/release3/UserGuide.pdf> (Consulté le 4 août 2021)
- Goddard, M. 2009. Fitness Traits in Animal Breeding Programs. In: J. van der Werf, H.-U. Graser, R. Frankham, and C. Gondro, editors. *Adaptation and Fitness in Animal Populations: Evolutionary and Breeding Perspectives on Genetic Resource Management.* Springer Netherlands, Dordrecht. The Netherlands. p. 41–52. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9005-9_3
- Gompertz, B. 1825. XXIV. On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. In a letter to Francis Baily, Esq. *F. R. S. &c. Philos. Trans. R. Soc. Lond.* 115:513–583. <https://doi.org/10.1098/rstl.1825.0026>
- Gorssen, W., D. Maes, R. Meyermans, J. Depuydt, S. Janssens, et N. Buys. 2021. High Heritabilities for Antibiotic Usage Show Potential to Breed for Disease Resistance in Finishing Pigs. *Antibiotics.* 10:829. <https://doi.org/10.3390/antibiotics10070829>
- Gourdine, J.-L., N. Mandonnet, M. Giorgi, et D. Renaudeau. 2017. Genetic parameters for thermoregulation and production traits in lactating sows reared in tropical climate. *Anim. Int. J. Anim. Biosci.* 11:365–374. <https://doi.org/10.1017/S175173111600135X>

- Gunia, M., I. David, J. Hurtaud, M. Maupin, H. Gilbert, et H. Garreau. 2015. Resistance to infectious diseases is a heritable trait in rabbits1. *J. Anim. Sci.* 93:5631–5638. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-9377>
- Gunia, M., I. David, J. Hurtaud, M. Maupin, H. Gilbert, et H. Garreau. 2018. Genetic Parameters for Resistance to Non-specific Diseases and Production Traits Measured in Challenging and Selection Environments; Application to a Rabbit Case. *Front. Genet.* 9:467. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00467>
- Halas, V., W. Gerrits, et J. Milgen. 2018. Models of feed utilization and growth for monogastric animals. In: *Feed evaluation science*. Wageningen Academic Publishers, The Netherlands. Disponible sur: <https://prodinra.inra.fr/record/414601> (Consulté le 11 septembre 2022)
- Hansen, J., M. Sato, et R. Ruedy. 2012. Perception of climate change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109:E2415. <https://doi.org/10.1073/pnas.1205276109>
- Hansen, L. B. 2000. Consequences of Selection for Milk Yield from a Geneticist's Viewpoint. *J. Dairy Sci.* 83:1145–1150. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(00\)74980-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(00)74980-0)
- Hémonic, A., A. Poissonnet, C. Chauvin, et I. Corrége. 2019. Evolution des usages d'antibiotiques dans les élevages de porcs en France entre 2010 et 2016 au travers des panels INAPORC. 51eme Journ. Rech. Porcine Fr. Vol. 51. p. 277–282
- Henderson, C. R. 1977. Best Linear Unbiased Prediction of Breeding Values Not in the Model for Records. *J. Dairy Sci.* 60:783–787. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(77\)83935-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(77)83935-0)
- Hermesch, S., R. M. Jones, K. L. Bunter, et H. Gilbert. 2010. Consequences of selection for lean growth and prolificacy on sow attributes. 9th. World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. Leipzig, Germany. Disponible sur : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01193589> (Consulté le 24 août 2022)
- Hermesch, S., L. Li, A. B. Doeschl-Wilson, et H. Gilbert. 2015. Selection for productivity and robustness traits in pigs. *Anim. Prod. Sci.* 55:1437–1447. <https://doi.org/10.1071/an15275>
- Homma, C., K. Hirose, T. Ito, M. Kamikawa, S. Toma, S. Nikaido, M. Satoh, et Y. Uemoto. 2021. Estimation of genetic parameter for feed efficiency and resilience traits in three pig breeds. *Animal.* 15:100384. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100384>
- INAPORC. 2022. Les trois systèmes d'élevage. leporc.com. Disponible sur : <https://www.leporc.com/elevage/les-differents-systemes.html> (Consulté le 24 août 2022)
- Institut Technique du Porc. 2004. La sélection porcine collective en France. ITP. Paris. 76p
- Jensen, D. B., N. Toft, et A. R. Kristensen. 2017. A multivariate dynamic linear model for early warnings of diarrhea and pen fouling in slaughter pigs. *Comput. Electron. Agric.* 135:51–62. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2016.12.018>
- Kadarmideen, H. N., R. Thompson, et G. Simm. 2000. Linear and threshold model genetic parameters for disease, fertility and milk production in dairy cattle. *Anim. Sci.* 71:411–419. <https://doi.org/10.1017/S1357729800055338>
- Knap, P. 2005. Breeding robust pigs. *Aust. J. Exp. Agric.* 45:763–773. <https://doi.org/10.1071/EA05041>

- Knap, P. 2009. Voluntary feed intake and pig breeding. In: D. Torrallardona et E. Roura (eds) Voluntary Feed Intake In Pigs. 11–33. Wageningen Academic Publishers, Wageningen. <https://doi.org/10.3920/978-90-8686-689-2>
- Knap, P., et A. Doeschl-Wilson. 2020. Why breed disease-resilient livestock, and how? *Genet. Sel. Evol.* 52:60. <https://doi.org/10.1186/s12711-020-00580-4>.
- Knap, P., et L. Wang. 2012. Pig breeding for improved feed efficiency. In: Patience, J.F. (eds) Feed efficiency in swine. Wageningen Academic Publishers, Wageningen. https://doi.org/10.3920/978-90-8686-756-1_8
- Knol, E. F., D. van der Spek, et L. J. Zak. 2022. Genetic aspects of piglet survival and related traits: a review. *J. Anim. Sci.* 100:skac190. <https://doi.org/10.1093/jas/skac190>
- Kyriazakis, I., B. J. Tolkamp, et M. R. Hutchings. 1998. Towards a functional explanation for the occurrence of anorexia during parasitic infections. *Anim. Behav.* 56:265–274. <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0761>
- Labroue, F., L. Maignel, P. Sellier, et J. Noblet. 1999. Consommation résiduelle chez le porc en croissance alimenté à volonté Méthode de calcul et variabilité génétique. In: 31eme Journ. Rech. Porcine Fr. Vol. 31. Paris, France. p. 167–174.
- Le, G.-N. 2022. Nouvelle mesure de la robustesse des animaux d'élevage par utilisation des données de phénotypage haut-débit [Thèse de doctorat]. Toulouse INP
- Le Roy, P., A. Ducos, et F. Phocas. 2019. Quelles performances pour les animaux de demain ? Objectifs et méthodes de sélection. *INRA Prod. Anim.* 233–246. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2019.32.2.2466>
- Le Sciellour, M. 2019. Microbiote intestinal chez le porc, facteurs de variation et relations avec les performances des animaux [Thèse de doctorat]. Agrocampus Ouest, Rennes. Disponible sur : <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-02966534> (Consulté le 7 septembre 2022)
- Lenoir, G., L. Flatres-Grall, N. C. Friggens, et I. David. 2022a. Robustness scores in fattening pigs based on routinely collected phenotypes: determination and genetic parameters. *J. Anim. Sci.* 100:skac157. <https://doi.org/10.1093/jas/skac157>
- Lenoir, G., K. Kashefifard, C. Chesnet, L. Flatres-Grall, et R. Muñoz-Tamayo. 2022b. Dynamic data of body weight and feed intake in fattening pigs, and the determination of energetic allocation factors using a dynamic linear model. *Anim. - Open Space.* 1:100014. <https://doi.org/10.1016/j.anopes.2022.100014>
- Lenoir, G., R. Muñoz-Tamayo, L. Flatres-Grall, I. David, et N. C. Friggens. 2022c. Towards the characterisation of animal robustness by dynamic energy allocation indicators in fattening pigs. In: 12th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production: Rotterdam. The Netherlands. Disponible sur : <https://hal.inrae.fr/hal-03725117> (Consulté le 24 août 2022)
- Lewis, R. M., et G. C. Emmans. 2020. The relationship between feed intake and liveweight in domestic animals. *J. Anim. Sci.* 98:skaa087. <https://doi.org/10.1093/jas/skaa087>
- Little, E., J. Dunkelberger, D. Hanson, J. Eggert, M. Gonda, M. Macneil, et S. Dee. 2019. PSIII-14 Performance differences between two groups of commercial pigs following experimental infection

- with porcine reproductive and respiratory syndrome virus (PRRS) virus 1-7-4. *J. Anim. Sci.* 97:165–166. <https://doi.org/10.1093/jas/skz122.292>
- Lucy, M. C. 2001. Reproductive loss in high-producing dairy cattle: where will it end? *J. Dairy Sci.* 84:1277–1293. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)70158-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)70158-0)
- Meijering, A., et D. Gianola. 1985. Linear versus nonlinear methods of sire evaluation for categorical traits: a simulation study. *Genet. Sel. Evol.* 17:115–132. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-17-1-115>
- Michel, L., et D. Makowski. 2013. Comparison of Statistical Models for Analyzing Wheat Yield Time Series. *PloS One.* 8:1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078615>
- Miglior, F., A. Fleming, F. Malchiodi, L. F. Brito, P. Martin, et C. F. Baes. 2017. A 100-Year Review: Identification and genetic selection of economically important traits in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 100:10251–10271. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-12968>
- van Milgen, J., et J. Noblet. 2003. Partitioning of energy intake to heat, protein, and fat in growing pigs. *J Anim Sci.* 81:E86–E93. https://doi.org/10.2527/2003.8114_suppl_2E86x
- van Milgen, J., J. Noblet, A. Valancogne, S. Dubois, et J. Y. Dourmad. 2005. InraPorc: un modèle pour analyser les performances et évaluer les stratégies alimentaires chez le porc en croissance. In: 37^{ème} Journ. Rech. Porcine Fr. Paris, France. Vol 37. p. 291–298
- van Milgen, J., A. Valancogne, S. Dubois, J.-Y. Dourmad, B. Sève, et J. Noblet. 2008. InraPorc: A model and decision support tool for the nutrition of growing pigs. *Anim. Feed Sci. Technol.* 143:387–405. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2007.05.020>
- Misiura, M. M., J. A. N. Filipe, et I. Kyriazakis. 2021. A Novel Estimation of Unobserved Pig Growth Traits for the Purposes of Precision Feeding Methods. *Front. Vet. Sci.* 8:689206. <https://doi.org/10.3389/fvets.2021.689206>
- van der Most, P. J., B. de Jong, H. K. Parmentier, et S. Verhulst. 2011. Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. *Funct. Ecol.* 25:74–80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01800.x>
- Mulder, H. A., P. Bijma, et W. G. Hill. 2007. Prediction of Breeding Values and Selection Responses With Genetic Heterogeneity of Environmental Variance. *Genetics.* 175:1895–1910. <https://doi.org/10.1534/genetics.106.063743>
- Mulder, H. A., W. G. Hill, A. Vereijken, et R. F. Veerkamp. 2009. Estimation of genetic variation in residual variance in female and male broiler chickens. *Animal.* 3:1673–1680. <https://doi.org/10.1017/S1751731109990668>
- Mulder, H. A., et H. Rashidi. 2017. Selection on resilience improves disease resistance and tolerance to infections. *J. Anim. Sci.* 95:3346–3358. <https://doi.org/10.2527/jas.2017.1479>
- Muñoz-Tamayo, R. 2021. The shades of gray in model building and its opportunities for precision livestock farming. In: 72nd Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (EAAP). Davos, Switzerland. Disponible sur : <https://hal.inrae.fr/hal-03347173> (Consulté le 29 octobre 2022)
- Muñoz-Tamayo, R., L. Puillet, J. B. Daniel, D. Sauvant, O. Martin, M. Taghipoor, et P. Blavy. 2018. Review: To be or not to be an identifiable model. Is this a relevant question in animal science modelling? *Animal.* 12:701–712. <https://doi.org/10.1017/S1751731117002774>

- Neethirajan, S. 2020. The role of sensors, big data and machine learning in modern animal farming. *Sens. Bio-Sens. Res.* 29:100367. <https://doi.org/10.1016/j.sbsr.2020.100367>
- Nguyen-Ba, H., J. van Milgen, et M. Taghipoor. 2020a. A procedure to quantify the feed intake response of growing pigs to perturbations. *Animal*. 14:253–260. <https://doi.org/10.1017/S1751731119001976>
- Nguyen-Ba, H., M. Taghipoor, et J. van Milgen. 2020b. Modelling the feed intake response of growing pigs to diets contaminated with mycotoxins. *Animal*. 14:s303–s312. <https://doi.org/10.1017/S175173112000083X>
- Noblet, J., J.-Y. Dourmad, et J. van Milgen. 2016. Etat des lieux et perspectives sur la nutrition du porc. In: 48^{ème} Journ. Rech. Porcine Fr. Paris, France. vol 48. p. 85–96
- Noblet, J., C. Karège, et S. Dubois. 1991. Influence of growth potential on energy requirements for maintenance in growing pigs. In: C. Wenk et M. Boessinger (eds) *Energy metabolism of farm animals*. Vol. 58. EAAP Publication. Rome, Italy. p. 107–110
- Noblet, J., C. Karege, S. Dubois, et J. van Milgen. 1999. Metabolic utilization of energy and maintenance requirements in growing pigs: effects of sex and genotype. *J. Anim. Sci.* 77:1208–1216. doi:10.2527/1999.7751208x
- Noblet, J., et J. Van Milgen. 2013. Energy and Energy Metabolism in Swine. In: L. I. Chiba (ed) *Sustainable Swine Nutrition*. John Wiley & Sons, Ltd. p. 23–57. <https://doi.org/10.1002/9781118491454.ch2>
- van Noordwijk, A., et G. de Jong. 1986. Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *Am. Nat.* 128:137–142. <https://doi.org/10.1086/284547>
- Perez, B. C., J. Shaddick, S. A. S. Van Der Klein, K. Alves, M. C. A. M. Bink, A. Gueret, et O. W. Willems. 2021. Genetic parameters for liveability traits in turkeys. In: 72nd Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (EAAP). Davos, Switzerland. p. 265
- Pérez-Cabal, M. A., et N. Charfeddine. 2015. Models for genetic evaluations of claw health traits in Spanish dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 98:8186–8194. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-9562>
- Petris, G., S. Petrone, et P. Campagnoli. 2009. *Dynamic Linear Models with R*. Springer, New York, NY, USA. https://doi.org/10.1007/b135794_2
- Peyraud, J.-L., J. Aubin, M. Barbier, R. Baumont, C. Berri, J. P. Bidanel, C. Citti, C. Cotinot, C. Ducrot, P. P. Dupraz, P. Faverdin, N. N. C. Friggens, S. S. Houot, M.-O. Nozières-Petit, C. R. Gaillard, et V. Santé-Lhoutellier. 2020. Réflexion prospective interdisciplinaire Science pour les élevages de demain. Rapport de synthèse. INRAE. 53p. Disponible sur : <https://hal.inrae.fr/hal-02899978> (Consulté le 24 août 2022)
- Phocas, F., C. Belloc, J. Bidanel, L. Delaby, J. Y. Dourmad, B. Dumont, P. Ezanno, L. Fortun-Lamothe, G. Foucras, B. Frappat, E. González-García, D. Hazard, C. Larzul, S. Lubac, S. Mignon-Grasteau, C. R. Moreno, M. Tixier-Boichard, et M. Brochard. 2016. Review: Towards the agroecological management of ruminants, pigs and poultry through the development of sustainable breeding programmes. II. Breeding strategies. *Anim. Int. J. Anim. Biosci.* 10:1760–1769. <https://doi.org/10.1017/S1751731116001051>

- Phocas, F., J. Bobe, L. Bodin, B. Charley, J.-Y. Dourmad, N. Friggens, J.-F. Hocquette, P.-Y. Le Bail, E. Bihan-Duval, P. Mormède, P. Quéré, et F. Schelcher. 2014. Des animaux plus robustes: un enjeu majeur pour le développement durable des productions animales nécessitant l'essor du phénotypage fin et à haut débit. *INRA Prod. Anim.* 27:181–194. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2014.27.3.3066>
- Pook, T., M. Schlather, et H. Simianer. 2020. MoBPS - Modular Breeding Program Simulator. *G3 GenesGenomesGenetics.* 10:1915–1918. <https://doi.org/10.1534/g3.120.401193>
- Poppe, M., H. A. Mulder, et R. F. Veerkamp. 2021. Validation of resilience indicators by estimating genetic correlations among daughter groups and with yield responses to a heat wave and disturbances at herd level. *J. Dairy Sci.* 104:8094–8106. <https://doi.org/10.3168/jds.2020-19817>
- Poppe, M., R. F. Veerkamp, M. L. van Pelt, et H. A. Mulder. 2020. Exploration of variance, autocorrelation, and skewness of deviations from lactation curves as resilience indicators for breeding. *J. Dairy Sci.* 103:1667–1684. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-17290>
- Puillet, L., D. Réale, et N. C. Friggens. 2016. Disentangling the relative roles of resource acquisition and allocation on animal feed efficiency: insights from a dairy cow model. *Genet. Sel. Evol.* 48:72. <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0251-8>
- Putz, A. M., J. C. S. Harding, M. K. Dyck, F. Fortin, G. S. Plastow, J. C. M. Dekkers, et PigGen Canada. 2019. Novel Resilience Phenotypes Using Feed Intake Data From a Natural Disease Challenge Model in Wean-to-Finish Pigs. *Front. Genet.* 9:660. <https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00660>
- Quiniou, N., S. Dubois, et J. Noblet. 2000. Voluntary feed intake and feeding behavior of group housed growing pigs are affected by ambient temperature and body weight. *Livest. Prod. Sci.* 63:245–253. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(99\)00135-9](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(99)00135-9)
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible sur : <https://www.R-project.org/> (Consulté le 4 août 2021)
- Rauw, W. 2009. Introduction. In: W. Rauw (ed) *Resource Allocation Theory Applied to Farm Animal Production*. Cabi Publishing, Wallingford, UK. p. 1–21
- Rauw, W., E. Kanis, E. N. Noordhuizen-Stassen, et F. J. Grommers. 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci.* 56:15–33. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(98\)00147-X](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(98)00147-X)
- Rauw, W. M., L. Rydhmer, I. Kyriazakis, M. Øverland, H. Gilbert, J. C. Dekkers, S. Hermes, A. Bouquet, E. Gómez Izquierdo, I. Louveau, et L. Gomez-Raya. 2020. Prospects for sustainability of pig production in relation to climate change and novel feed resources. *J. Sci. Food Agric.* 100:3575–3586. <https://doi.org/10.1002/jsfa.10338>
- Renaudeau, D., A. Collin, S. Yahav, V. de Basilio, J. L. Gourdine, et R. J. Collier. 2012. Adaptation to hot climate and strategies to alleviate heat stress in livestock production. *Anim. Int. J. Anim. Biosci.* 6:707–728. <https://doi.org/10.1017/S1751731111002448>
- Renaudeau, D., et J. Y. Dourmad. 2022. Review: Future consequences of climate change for European Union pig production. *Animal.* 16:100372. <https://doi.org/10.1016/j.animal.2021.100372>

- Revilla, M., N. C. Friggens, L. P. Broudiscou, G. Lemonnier, F. Blanc, L. Ravon, M. J. Mercat, Y. Billon, C. Rogel-Gaillard, N. Le Floch, J. Estellé, et R. Muñoz-Tamayo. 2019. Towards the quantitative characterisation of piglets' robustness to weaning: a modelling approach. *Animal*. 13:2536–2546. <https://doi.org/10.1017/S1751731119000843>
- Revilla, M., G. Lenoir, L. Flatres-Grall, R. Muñoz-Tamayo, et N. C. Friggens. 2022. Quantifying growth perturbations over the fattening period in swine via mathematical modelling. *Peer Community J*. 2. <https://doi.org/10.24072/pcjournal.82>
- Robson, D. S. 1959. A Simple Method for Constructing Orthogonal Polynomials When the Independent Variable is Unequally Spaced. *Biometrics*. 15:187–191. <https://doi.org/10.2307/2527668>
- Rönnegård, L., M. Felleki, F. Fikse, H. A. Mulder, et E. Strandberg. 2010. Genetic heterogeneity of residual variance - estimation of variance components using double hierarchical generalized linear models. *Genet. Sel. Evol.* 42:8. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-42-8>
- Rupp, R. 2000. Analyse génétique de la résistance aux mammites chez les ruminants laitiers [These de doctorat]. Paris, Institut national d'agronomie de Paris Grignon. Disponible sur : <https://www.theses.fr/2000INAP0004> (Consulté le 27 août 2022)
- Saintilan, R., I. Merour, L. Brossard, T. Tribout, J.-Y. Dourmad, P. Sellier, J. P. Bidanel, J. van Milgen, et H. Gilbert. 2013. Genetics of residual feed intake in growing pigs: Relationships with production traits, and nitrogen and phosphorus excretion traits. *J. Anim. Sci.* 91:2542. <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5687>
- SanCristobal-Gaudy, M., J.-M. Elsen, L. Bodin, et C. Chevalet. 1998. Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding. *Genet. Sel. Evol.* 30:423–451. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-30-5-423>
- SAS Institute Inc. 2013. SAS/STAT® 13.1 User's Guide. Cary, NC, USA. Disponible sur : <http://support.sas.com/documentation/onlinedoc/stat/examples/131/index.html> (Consulté le 10 octobre 2022)
- Sauvant, D., et O. Martin. 2010. Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage: définitions systémique et biologique des différents concepts. *INRA Prod. Anim.* 23:5–10. Disponible sur : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01173531> (Consulté le 24 août 2022)
- Savietto, D., N. C. Friggens, et J. J. Pascual. 2015. Reproductive robustness differs between generalist and specialist maternal rabbit lines: the role of acquisition and allocation of resources. *Genet. Sel. Evol.* 47:2. <https://doi.org/10.1186/s12711-014-0073-5>
- Scheffer, M., J. E. Bolhuis, D. Borsboom, T. G. Buchman, S. M. W. Gijzel, D. Goulson, J. E. Kammenga, B. Kemp, I. A. van de Leemput, S. Levin, C. M. Martin, R. J. F. Melis, E. H. van Nes, L. M. Romero, et M. G. M. Olde Rikkert. 2018. Quantifying resilience of humans and other animals. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 115:11883–11890. <https://doi.org/10.1073/pnas.1810630115>
- Schulin-Zeuthen, M., E. Kebreab, J. Dijkstra, S. Lopez, A. Bannink, H. D. Kuhl, J. H. M. Thornley, et J. France. 2008. A comparison of the Schumacher with other functions for describing growth in pigs. *Anim. Feed Sci. Technol.* 143:314–327. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2007.05.017>
- Scilab Enterprises. 2018. Scilab: Free and open source software for numerical computation. Disponible sur : <https://www.scilab.org/> (Consulté le 30 octobre 2022)

- Sell-Kubiak, E., E. F. Knol, et M. Lopes. 2022. Evaluation of the phenotypic and genomic background of variability based on litter size of Large White pigs. *Genet. Sel. Evol.* 54. doi:10.1186/s12711-021-00692-5. Available from: <https://doi.org/10.1186/s12711-021-00692-5>
- Shirali, M., A. B. Strathe, T. Mark, B. Nielsen, et J. Jensen. 2017. Joint analysis of longitudinal feed intake and single recorded production traits in pigs using a novel Horizontal model. *J. Anim. Sci.* 95:1050–1062. <https://doi.org/10.2527/jas.2016.0606>
- Shrestha, M., H. Garreau, E. Balmisse, B. Bed'hom, I. David, E. Guitton, E. Helloin, G. Lenoir, M. Maupin, R. Robert, F. Lantier, et M. Gunia. 2020. Genetic parameters of resistance to pasteurellosis using novel response traits in rabbits. *Genet. Sel. Evol.* 52:34. <https://doi.org/10.1186/s12711-020-00552-8>
- Sourdioux, M., G. Lenoir, L. Guery, D. Bahon, T. Tribout, et J. P. Bidanel. 2009. Estimation des paramètres génétiques pour des critères de croissance et carcasse en race Piétrain et en lignée composite Piétrain négative halothane. In: 41^{ème} Journ. Rech. Porcine Fr. Vol. 41. Paris, France
- Stauffer, R. C. 1975. Charles Darwin's Natural Selection: Being the Second Part of his Big Species Book Written from 1836 to 1858. 1st ed. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Stearns, S. C. 1992. The Evolution of Life Histories. Oxford University Press, Oxford, UK. 264p
- Strathe, A. B., H. Sørensen, et A. Danfaer. 2009. A new mathematical model for combining growth and energy intake in animals: the case of the growing pig. *J. Theor. Biol.* 261:165–175. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.07.039>
- Stygar, A. H., and A. R. Kristensen. 2016. Monitoring growth in finishers by weighing selected groups of pigs - A dynamic approach. *J. Anim. Sci.* 94:1255–1266. <https://doi.org/10.2527/jas.2015-9977>
- The MathWorks Inc. 2020. MATLAB. Natick, Massachusetts
- Theilgaard, P., J. P. Sánchez, J. J. Pascual, P. Berg, N. C. Friggens, et M. Baselga. 2007. Late reproductive senescence in a rabbit line hyper selected for reproductive longevity, and its association with body reserves. *Genet. Sel. Evol.* 39:207. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-39-2-207>
- Varona, L., I. Misztal, et J. K. Bertrand. 1999. Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: II. Comparison of models. *J. Anim. Sci.* 77:2003–2007. <https://doi.org/10.2527/1999.7782003x>
- Visscher, P. M., et M. E. Goddard. 1993. Fixed and Random Contemporary Groups. *J. Dairy Sci.* 76:1444–1454. doi:10.3168/jds.S0022-0302(93)77475-5.
- van Vleck, L. D. 1987. Contemporary groups for genetic evaluations. *J. Dairy Sci.* 70:2456–2464. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(87\)80309-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(87)80309-0)
- Walter, E., et L. Pronzato. 1997. Identification of Parametric Models: From Experimental Data. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg. 413p
- Weiner, J. 1992. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: Ecological implications. *Trends Ecol. Evol.* 7:384–388. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90009-Z](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90009-Z)
- West, M., et J. Harrison. 1997. Bayesian forecasting and dynamic models. 2nd ed. Springer-Verlag, New York, NY, USA. Disponible sur : <https://doi.org/10.1007/b98971> (Consulté le 07 septembre 2022)

- Wieser, W. 1994. Cost of growth in cells and organisms: general rules and comparative aspects. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 69:1–33. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185x.1994.tb01484.x>
- Yatoo, Dr. M., P. Kumar, U. Dimri, et M. Sharma. 2012. Effects of Climate Change on Animal Health and Diseases. *Int. J. Livest. Res.* 2:15–24. <https://doi.org/10.5455/ijlr.20120930051739>
- van der Zande, L. E., J. R. Dunkelberger, T. B. Rodenburg, J. E. Bolhuis, P. K. Mathur, W. J. Cairns, M. C. Keyes, J. M. Eggert, E. A. Little, S. A. Dee, et E. F. Knol. 2020. Quantifying Individual Response to PRRSV Using Dynamic Indicators of Resilience Based on Activity. *Front. Vet. Sci.* 7. <https://doi.org/10.3389/fvets.2020.00325>
- van Zanten, H. H. E., M. Herrero, O. Van Hal, E. Röös, A. Muller, T. Garnett, P. J. Gerber, C. Schader, et I. J. M. De Boer. 2018. Defining a land boundary for sustainable livestock consumption. *Glob. Change Biol.* 24:4185–4194. <https://doi.org/10.1111/gcb.14321>
- Zuidhof, M. J., B. L. Schneider, V. L. Carney, D. R. Korver, et F. E. Robinson. 2014. Growth, efficiency, and yield of commercial broilers from 1957, 1978, and 2005. *Poult. Sci.* 93:2970–2982. <https://doi.org/10.3382/ps.2014-04291>

Annexes

Annexe 1 – Communication aux 55èmes Journées de la Recherche Porcine, 2023

Etude génétique de critères statiques et dynamiques de la robustesse chez le porc en engraissement

Guillaume LENOIR (1,2,3), Nicolas C. FRIGGENS (1), Loïc FLATRES-GRALL (3), Rafael MUÑOZ-TAMAYO (1), Ingrid DAVID (2)

(1) Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, UMR Modélisation Systémique Appliquée aux Ruminants, 91120, Palaiseau, France

(2) GenPhySE, INRAE, ENVT, Université de Toulouse, 31326 Castanet-Tolosan, France

(3) AXIOM, 37310 Azay-sur-Indre, France

glenoir@axiom-genetics.com

Etude génétique de critères statiques et dynamiques de la robustesse chez le porc en engraissement

Les objectifs de cette étude étaient d'étudier plusieurs approches d'évaluation de la robustesse chez les porcs en engraissement (de 75 à 150 jours d'âge) et d'estimer leurs paramètres génétiques. Au total, 3028 mâles, issus d'une lignée Piétrain NN, ont été élevés à la station de testage AXIOM. Deux approches ont été testées : une approche statique avec une évaluation lors du contrôle en ferme à 100 kg et une approche dynamique impliquant les données journalières issues des distributeurs automatiques de concentrés (DAC). Pour l'approche statique, les observations relevées lors du contrôle ont été combinées avec les enregistrements de traitements médicamenteux afin de déterminer trois critères catégoriels : R1, R2 et R3. Pour l'approche dynamique, les données des DAC ont permis de caractériser l'évolution du facteur d'allocation (α_t) entre l'énergie nette cumulée disponible pour la croissance, estimée à partir de l'ingestion d'aliment, et le gain de poids cumulé pendant la période d'engraissement. Dans une première étape, le critère répété α_t a été analysé à l'aide d'un modèle linéaire animal. Dans une deuxième étape, l'héritabilité des résidus journaliers (LSR) issus du modèle de l'étape 1 a été estimée. Le critère LSR caractérise la sensibilité à son environnement de chaque individu. Les héritabilités des quatre critères étaient faibles, comprises entre $0,03 \pm 0,01$ pour LSR et $0,06 \pm 0,02$ pour R3. Les corrélations génétiques entre ces critères et les critères sous sélection ont été estimées, montrant un lien favorable avec la croissance et défavorable avec l'efficacité alimentaire.

Genetic study of static and dynamic traits that characterise robustness in fattening pigs

The objectives of this study were to investigate several indicators to characterise robustness in fattening pigs (75-150 days of age) and to determine their genetic parameters. A total of 3028 pigs, from the Piétrain NN Français line, were raised at the AXIOM boar testing station. Two approaches were tested: a static approach, based on evaluation during an on-farm test at 100 kg, and a dynamic approach, based on daily data recoded by automatic feeding systems (AFS). For the static approach, the observations recorded during individual testing were combined with the recordings of medical treatments to determine three categorical traits: R1, R2 and R3. For the dynamic approach, the data collected from the AFS, feed intake and body weight were used. We used a dynamic linear regression model to characterize the evolution of the allocation factor (α_t) between cumulative net energy available, estimated from feed intake, and cumulative weight gain during the fattening period. In a first step, the repeated trait α_t was analysed using a linear animal model. In a second step, the heritability of the daily allocation factor residuals (LSR) calculated from the model of step 1 was estimated. The LSR trait characterizes the sensitivity of each individual to its environment (i.e., its robustness). The heritabilities of the four traits were low, from 0.03 ± 0.01 for LSR to 0.06 ± 0.02 for R3. The genetic correlations between these robustness traits and the traits under selection were estimated, showing a favourable relation with growth and unfavourable relation with feed conversion ratio.

INTRODUCTION

Depuis les années 1960, l'intensification de l'élevage a permis d'augmenter considérablement le potentiel de productivité et d'efficacité des animaux d'élevage. A l'échelle de la sélection entre 1975 et 2015, la prolificité a augmentée de plus de 4 et de 5 porcelets nés vivants pour les races Landrace et Large-White, respectivement (Bidanel *et al.*, 2020). Cependant, l'orientation des objectifs de sélection vers la productivité et l'intensification des conditions d'élevage ont eu aussi un impact défavorable sur d'autres fonctions physiologiques du fait de corrélations génétiques défavorables (Rauw *et al.*, 1998) et dont les effets sont de plus en plus visibles avec l'accumulation du progrès génétique. Selon la théorie d'allocation des ressources, les ressources sont limitées et utilisées en priorité pour une fonction au détriment d'autres fonctions, l'animal ne pouvant maximiser l'expression de chaque fonction biologique (Stearns, 1992).

Les filières de productions animales européennes doivent également faire face à de nouveaux défis liés à des changements rapides du contexte économique, sociétal et environnemental (Phocas *et al.*, 2016). Parmi ces défis, le changement climatique a un impact direct sur les conditions d'élevage des animaux par l'augmentation du nombre et de la durée des vagues de chaleurs et un impact indirect sur la disponibilité, le coût et la qualité des matières premières nécessaires à l'alimentation (Renaudeau et Dourmad, 2022). En parallèle, la pression sociétale sur le « manger plus sain » ainsi que la prise en compte des problématiques de santé publique associées à l'antibiorésistance ont fait évoluer les modes d'élevages des porcs et entraînent notamment une diminution de l'usage des antibiotiques (Hémonic *et al.*, 2019). Ces changements profonds que subissent les élevages impliquent que les animaux doivent pouvoir s'adapter à une variabilité de conditions d'élevage de plus en plus importante tout en maintenant un haut niveau de performances. Il est possible d'associer cette capacité à s'adapter à un environnement dégradé ou changeant au concept de robustesse des animaux. Dans le contexte de la sélection porcine, Knap (2005) la définit comme « *la capacité à combiner un haut potentiel de production avec la résilience aux perturbations environnementales, permettant l'expression de ce potentiel de production sans problème associé dans une large gamme de conditions environnementales* ». L'objectif est donc de transférer la maîtrise des effets de l'environnement gérée par le système de production à la maîtrise de ces effets par l'animal lui-même (Bodin *et al.*, 2010) par l'intermédiaire de la sélection génétique. La dualité est de pouvoir combiner la sélection de la robustesse avec les critères de production. La sélection pour l'amélioration de la robustesse nécessite d'être en mesure de quantifier et d'évaluer de manière objective la valeur de robustesse de chaque individu. Cette quantification est d'autant plus difficile qu'elle est associée à un concept complexe associant l'animal et les effets de l'environnement dans lequel il évolue.

L'objectif de cette étude était de caractériser la robustesse des porcs en engraissement, de 75 à 150 jours d'âge, au travers d'indicateurs et d'estimer leurs paramètres génétiques. Pour y répondre, deux approches ont été étudiées de manière concomitante à partir des données collectées dans la station de testage Axiom. La première approche dite « statique » se base sur l'utilisation des phénotypes enregistrés en routine, notamment lors du contrôle en ferme. La seconde approche dite « dynamique » porte sur l'utilisation des données

longitudinales issues des automates d'alimentation afin de développer un modèle d'allocation des ressources. Les objectifs sont de caractériser des indicateurs de la robustesse des porcs en engraissement au travers de l'analyse de leur trajectoire d'allocation.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Animaux

Les 3028 porcs mâles non castrés intégrés à cette étude sont issus de la lignée paternelle Piétrain NN Axiom, indemne de l'allèle de sensibilité à l'halothane. Les animaux considérés dans cette étude sont nés dans deux élevages différents. Au sevrage, à $27,9 \pm 2,5$ jours d'âge, ils ont été transférés et élevés dans la station de testage des verrats Axiom jusqu'au contrôle individuel, à $148,7 \pm 3,7$ jours d'âge. Les animaux sont entrés dans la station au rythme d'un groupe toutes les trois semaines et ont été contrôlés entre janvier 2019 et avril 2022, soit 54 bandes. Ils sont issus de 1306 portées ($2,3 \pm 1,3$ porcelets/portée), et de 130 pères à raison de $23,3 \pm 14,2$ porcelets/père.

Après leur arrivée, les porcelets ont été élevés en cases de 14 animaux issus du même élevage pendant cinq semaines en salle de quarantaine puis pendant deux semaines en salle de post-sevrage. A un âge moyen de $74,5 \pm 2,6$ jours, les animaux ont été transférés en salle d'engraissement et élevés pendant $74,3 \pm 4,0$ jours jusqu'au contrôle individuel. Au cours de cette période d'engraissement, ils ont été nourris à volonté avec un aliment dont la teneur en énergie nette (EN) était de 9,85 MJ/kg, la teneur en protéines brutes de 156 g/kg et en lysine digestible de 9 g/kg (AGRIAL; Caen; France). Chaque case d'engraissement de 14 porcs était équipée d'un distributeur automatique de concentrés (DAC) Nedap PPT (Nedap N.V.; Groenlo; Pays-Bas). L'environnement et les conditions techniques d'élevage des animaux sont détaillées dans Lenoir *et al.* (2022a).

1.2. Mesures réalisées au cours de la période d'engraissement

Le poids en début de contrôle (PEE), lors du transfert en engraissement, a été mesuré. A chaque visite d'un animal dans le DAC, son poids (PV, kg) et son ingéré alimentaire (I, kg) ont été mesurés. Lorsque le poids moyen du groupe était d'environ 100 kg, le poids vif (PFE), les épaisseurs moyennes de lard dorsale (L) et de muscle *longissimus dorsi* (X5) ont été enregistrés en suivant le protocole de mesures de l'Institut Technique du Porc (2004). Les animaux pesant moins de 70 kg ont été exclus (HC). Les mesures L et X5 ont été ajustées à 100 kg de poids vif, L100 et X5100 respectivement. Une observation visuelle des animaux a été réalisée par le technicien chargé des mesures afin de relever les défauts morphologiques, les anomalies et signes cliniques de maladies selon le référentiel de l'Institut Technique du Porc (2004), noté défaut observable. Ces observations ont été faites par la même personne au sein d'un groupe d'engraissement donné. De plus, tout traitement antibiotique ou anti-inflammatoire reçu par chaque animal pendant la période d'engraissement a été enregistré. Le gain moyen quotidien (GMQ) a été calculé comme la différence entre PFF et PEE divisée par le nombre de jours de contrôle. L'indice de consommation (IC) et la consommation moyenne journalière (CMJ) ont été calculés sur la même période que le GMQ, à partir des consommations enregistrées par les DAC. La CMJ résiduelle (CMJR) a été calculée comme étant les résidus

d'une régression linéaire de la CMJ sur le poids moyen métabolique, le GMQ et L100, selon la méthode proposée par Labroue *et al.* (1999) et en utilisant la fonction lm sous R.

1.2.1. Indicateurs statiques de la robustesse

Trois indicateurs catégoriels associés à la robustesse (R1, R2 et R3) ont été construits à partir des données collectées lors du contrôle individuel et des enregistrements de traitements curatifs, sur la base de ceux proposés par Lenoir *et al.* (2022a). Les objectifs de ces critères synthétiques étaient de décrire la capacité de l'animal à être présents au contrôle individuel, c'est-à-dire à être vivant et à peser au moins 70 kg, et à être en bonne santé, c'est à dire sans défaut observable, et sans avoir reçu de traitement. Leur construction et les modalités sont détaillées dans le Tableau 1.

Tableau 1 – Description des critères de robustesse R1, R2 et R3

Critère / Modalité		Commentaire	
R1	0	Absent	Animal pesant moins de 70kg au contrôle individuel (HC) ou mort
	1	Présent	Animal vivant et contrôlé
R2	0	Non sélectionnable	Animal « Absent (R1) » ou « Présent (R1) » mais avec un défaut observable
	1	Sélectionnable	Animal « Présent (R1) » et sans observation négative
R3	0	Non sélectionnable	Animal « Absent (R1) » ou « Présent (R1) » mais avec un défaut observable
	1	Sélectionnable avec injection	Animal « Sélectionnable (R2) » et ayant reçu au moins une injection
	2	Sélectionnable sans injection	Animal « Sélectionnable (R2) » et n'ayant reçu aucune injection

1.2.2. Indicateur dynamique de la robustesse

Les données brutes PV et I issues de chaque visite dans les DAC ont été contrôlées et nettoyées selon la procédure proposée par Revilla *et al.* (2022). Le poids (PV_{it} - kg) et l'apport alimentaire (I_{it} - kg) pour chaque animal i et chaque jour d'engraissement t ont ensuite été calculés, t étant le temps en jours depuis le transfert vers la salle d'engraissement. Ensuite, I_{it} a été convertie en ingestion d'énergie nette (El_{it} - MJ EN) en utilisant la densité en énergie nette de l'aliment. L'énergie nette disponible pour la croissance au jour t (EIC_{it}) a été calculée comme la différence entre El_{it} et les besoins en énergie pour l'entretien au jour t (EE_{it}). La valeur de EE_{it} a été estimée selon l'équation (1) proposée par Noblet *et al.* (2016).

$$EE_{it} = 1,05 * PV_{it}^{0,6} * 0,74 \quad (1)$$

Nous avons supposé dans cette étude qu'une perturbation environnementale provoque un changement dans l'allocation de l'énergie disponible à la croissance au cours du temps. Un modèle de régression linéaire dynamique (DLM ; West et Harrison, 1997) a été utilisé pour estimer le facteur journalier d'allocation de l'énergie à la croissance (α_t - kg / MJ ; Lenoir *et al.*, 2022b). Pour caractériser α_{it} pour un animal i au temps t , un DLM a été construit sur la base de deux équations : une équation des observations (2), reliant le gain de poids au temps t (CPV_{it}) et EIC cumulé au temps $t-1$ ($CEIC_{it-1}$), et une équation du

système (3), décrivant l'évolution de α_{it} (variable d'état non observée) d'un jour à l'autre selon un processus stochastique.

$$CPV_{it} = \alpha_{it} * CEIC_{it-1} + v_{it} \quad v_i \sim N(0, I\sigma_{iv}^2) \quad (2)$$

$$\alpha_{it} = \alpha_{it-1} + w_{it} \quad w_i \sim N(0, I\sigma_{iw}^2) \quad (3)$$

Le modèle a été construit en utilisant la fonction dlmModReg du package dlm de R (Petris *et al.*, 2009). Il comprenait deux paramètres inconnus (σ_{iv}^2 et σ_{iw}^2) qui ont été estimés par maximum de vraisemblance avec la fonction dlmMLE pour chaque animal séparément. Les valeurs de α_{it} ont été calculées indépendamment pour chaque animal à l'aide de l'algorithme de lissage de Kalman (fonction dlmSmooth). Une valeur de α_{it} a été estimée pour chaque animal i à chaque jour de contrôle t (Figure 1), sauf à $t=1$ car la consommation à $t=0$ était inconnue.

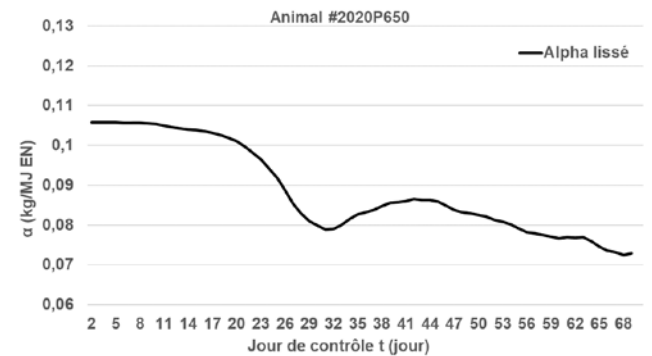


Figure 1 – Exemple d'évolution du facteur d'allocation α_t pour le porc en engraissement n° 2020P650 au cours de la période de contrôle

1.3. Analyses statistiques

Les paramètres génétiques ont été estimés à l'aide du logiciel ASReml 4.2 (Gilmour *et al.*, 2021) en utilisant la méthode du maximum de vraisemblance restreinte.

1.3.1. Critères R1, R2 et R3

Pour l'estimation des paramètres génétiques des critères R1, R2 et R3, les effets fixes retenus étaient la bande d'engraissement (54 niveaux) et la ferme de naissance (2 niveaux). De plus, deux effets aléatoires ont été inclus dans le modèle : l'effet commun de portée de naissance et l'effet additif génétique de l'animal. Les composantes de variance et covariance ont été estimées avec un modèle animal linéaire multivarié à cinq caractères incluant les quatre caractères sous sélection (GMQ, L100, X5100, IC) et le caractère à estimer (R1, R2, R3). Le choix d'utiliser un modèle linéaire pour ces caractères catégoriels a été discuté dans Lenoir *et al.* (2022a).

1.3.2. Critère α_t

La part génétique du facteur d'allocation α incluse dans la variance résiduelle a été estimée en utilisant une approche en deux étapes (San Cristobal-Gaudy *et al.*, 1998). Dans une première étape, nous avons estimé la variance génétique du critère α à l'aide d'un modèle animal linéaire uni-caractère, incluant les effets fixes significatifs ($P < 0,05$) de la bande d'engraissement, de la ferme de naissance, l'effet case intra-bande ainsi que l'âge de l'animal comme covariable. Les trois effets aléatoires inclus dans le modèle étaient l'effet d'environnement permanent, l'effet commun de portée de naissance et l'effet additif génétique de l'animal. Ces effets aléatoires ont été considérés comme indépendants. Dans une seconde étape, l'indicateur de robustesse (LSR) a été calculé par transformation logarithmique du carré des résidus issus de la première étape. Une faible valeur de LSR est associée à une plus

grande robustesse aux perturbations environnementales, l'animal ayant eu un faible écart entre son allocation potentielle et l'allocation réalisée. Les composantes de variance et covariance ont été estimées avec un modèle animal linéaire multivarié à cinq caractères incluant les quatre caractères sous sélection (GMQ, L100, X5100, IC) et le caractère LSR. Les effets fixes et aléatoires étaient les mêmes que ceux inclus lors de la première étape pour LSR et que ceux inclus précédemment pour les critères sous sélection.

Les corrélations génétiques entre les critères R1, R2, R3, LSR et CMJR ont été estimées à l'aide d'analyses bi-caractères.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Statistiques élémentaires

La figure 2 présente les distributions des modalités des critères R1, R2, R3. Environ 96% des animaux transférés en engraissement ont été contrôlés (R1 – Note = 1) et 80 % étaient « sélectionnables » (R2 – Note = 1). Le taux de mortalité des animaux sur la période considérée était de 2,4 %. La proportion d'animaux « présents » au contrôle avec un défaut observable était de 15,7 %. Parmi les 80,2 % d'animaux « sélectionnables », 20,9 % ont reçu au moins une injection d'antibiotiques ou d'anti-inflammatoires. Ces valeurs sont équivalentes à celles présentées dans l'étude précédente mais sur un jeu de données plus restreint (Lenoir *et al.*, 2022a). Le GMQ moyen des animaux était de $0,992 \pm 0,111$ kg/jour pour une CMJ de $2,257 \pm 0,285$ kg/jour. L'ingéré moyen énergétique journalier (EI) était $22,23 \pm 6,29$ MJ EN/jour dont $9,83 \pm 1,90$ MJ EN/jour alloués à l'entretien, soit environ 44 % de l'ingéré énergétique. La valeur moyenne du facteur d'allocation de l'énergie (α_t) à la croissance était $0,100 \pm 0,026$ kg / MJ EN.

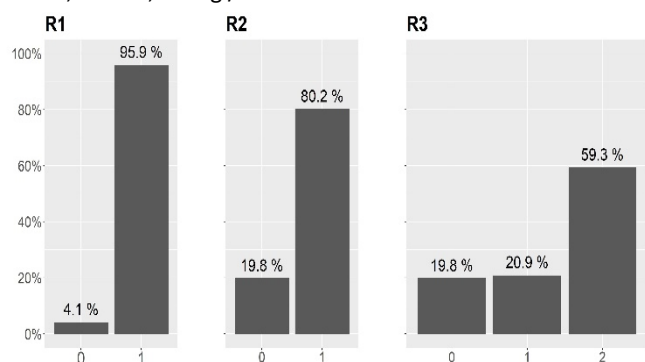


Figure 2 – Proportion d'animaux transférés en engraissement par modalité pour les indicateurs R1, R2 et R3.

2.2. Héritabilités

Les héritabilités estimées pour les critères R1, R2 et R3 (Tableau 2) sont faibles. Elles sont proches de celles publiées précédemment dans Lenoir *et al.* (2022a), même si elles tendent à être inférieures, entre $0,06 \pm 0,03$ à $0,08 \pm 0,03$. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles estimées chez le lapin (Gunia *et al.*, 2018) ou chez le porc (Putz *et al.*, 2019) sur des critères proches. Les animaux ont été élevés dans des conditions standards, c'est-à-dire conçues pour limiter l'exposition à perturbations environnementales. Ces conditions peuvent expliquer la faible héritabilité de ces critères du fait d'un environnement ne permettant pas une expression du potentiel de robustesse des animaux. En effet, Gunia *et al.* (2018) ont mis en avant une héritabilité plus élevée du critère de résistance non-spécifique aux maladies chez le lapin en

conditions de challenge sanitaire par à un élevage en conditions standards.

Le critère α_t , décrivant l'allocation d'énergie nette à la croissance pendant la période d'engraissement, présente une héritabilité modérée de $0,14 \pm 0,03$. Lorsque le critère considéré est la moyenne de α_t et non la donnée répétée, l'héritabilité obtenue est du même ordre de grandeur : $0,16 \pm 0,05$ (Lenoir *et al.*, 2022c). L'IC, critère d'efficacité alimentaire, présente une héritabilité supérieure à celle de α_t , $0,21 \pm 0,02$. Les héritabilités des critères GMQ, L100 et X5100 sont respectivement $0,32 \pm 0,02$, $0,42 \pm 0,02$ et $0,29 \pm 0,02$. Ces valeurs pour les critères IC et GMQ sont inférieures à celles publiées par Saintilan *et al.* (2013) ou Putz *et al.* (2019). L'héritabilité du critère LSR est faible mais non nulle, $0,03 \pm 0,01$. Dans une revue, Hill et Mulder (2010) ont fait état d'héritabilités de la variance environnementale comprises entre 0 et 0,048 lorsque les estimations sont réalisées par des méthodes REML.

Tableau 2 – Composantes de la variance totale des critères de robustesse (RA, R2, R3 et LSR) et du facteur d'allocation α_t : héritabilités (h^2), effet commun de portée de naissance (p^2) et effet d'environnement permanent ($envp^2$)

Critère	h^2	p^2	$envp^2$
R1	$0,03 \pm 0,02$	$0,04 \pm 0,02$	/
R2	$0,05 \pm 0,02$	$0,03 \pm 0,02$	/
R3	$0,06 \pm 0,02$	$0,05 \pm 0,02$	/
α_t	$0,14 \pm 0,03$	$0,01 \pm 0,01$	$0,48 \pm 0,02$
LSR	$0,03 \pm 0,01$	$0,001 \pm 0,01$	$0,25 \pm 0,01$

2.3. Corrélations génétiques

Les corrélations génétiques entre les critères de robustesse et les critères sélectionnés sont présentées dans le tableau 3. Les corrélations entre R1 et R2, R3, LSR et CMJR n'ont pas pu être estimées (absence de convergence). Pour le critère R1, la situation est probablement liée à la faible prévalence de la note 0 (4,1 %). Le critère R2 est favorablement et fortement corrélés avec R3, $0,74 \pm 0,23$, ainsi qu'avec LSR, $-0,92 \pm 0,20$. Les critères de robustesse sont favorablement et fortement corrélés avec la croissance, entre $0,71 \pm 0,14$ et $0,87 \pm 0,13$ pour R1, R2 et R3, et $-0,84 \pm 0,15$ pour LSR. Dans cette situation, la capacité d'un animal à être robuste semble fortement liée à sa capacité à exprimer une croissance optimale. En effet, la croissance est un axe de sélection majeur depuis plus de 20 ans, le manque de croissance ou un faible développement corporel font partie des causes majeures d'exclusion des animaux lors du contrôle en ferme. En revanche, R1, R2 et R3 sont positivement corrélés avec l'efficacité alimentaire, entre $0,68 \pm 0,16$ et $0,71 \pm 0,16$, soit une relation défavorable. La corrélation entre LSR et IC est modérément négative, $-0,53 \pm 0,19$. Les animaux les plus robustes tendraient à avoir une moins bonne efficacité alimentaire. La corrélation défavorable entre les critères de robustesse et l'IC pourrait être aussi liée à la corrélation positive entre le GMQ et l'IC ($0,37 \pm 0,06$). Cette relation défavorable pourrait s'expliquer par l'utilisation de critères bruts plutôt que standardisés. Les animaux ont été contrôlés sur une période de temps identique mais leurs performances n'ont pas été standardisées entre deux poids de départ et d'arrivée (GMQ 40 - 100 kg par exemple). Ainsi, certains des animaux testés ont atteint leur poids à maturité avant la fin de la période de

contrôle, entraînant une baisse de l'efficacité alimentaire même s'ils avaient auparavant une forte croissance. En effet lorsque l'IC est standardisé entre 40 et 100kg (IC40-100), la corrélation génétique avec le GMQ est favorable ($-0,58 \pm 0,09$) et du même ordre de grandeur que les valeurs estimées par Saintilan *et al.* (2013). Les caractères IC40-100 et LSR ont une corrélation génétique proche de 0 ($0,05 \pm 0,26$). La corrélation entre LSR et CMJR est forte et négative ($-0,81 \pm 0,18$), indiquant

un lien défavorable. Cette corrélation va à l'encontre de l'analyse réalisée par Chatelet *et al.* (2018) où la sélection pour une faible CMJR n'a pas compromis la capacité des animaux à faire face aux challenges aussi bien en conditions conventionnelles que sous optimales. En revanche, ce lien défavorable entre robustesse et efficacité alimentaire évaluée sur la période d'engraissement conforte l'hypothèse associée à la théorie de l'allocation.

Tableau 3 – Corrélations génétiques entre les critères de robustesse (R1, R2, R3 et LSR) et les caractères de croissance, d'efficacité alimentaire et de composition corporelle.

Critère	GMQ	L100	X5100	IC	R1	R2	R3	LSR	CMJR
R1	$0,75 \pm 0,21$	$0,45 \pm 0,20$	$-0,17 \pm 0,20$	$0,71 \pm 0,23$	/	NC	NC	NC	NC
R2	$0,87 \pm 0,13$	$0,44 \pm 0,15$	$-0,43 \pm 0,14$	$0,71 \pm 0,16$	NC	/	$0,74 \pm 0,23$	$-0,92 \pm 0,20$	$0,54 \pm 0,24$
R3	$0,71 \pm 0,14$	$0,55 \pm 0,16$	$-0,37 \pm 0,15$	$0,68 \pm 0,16$	NC	$0,74 \pm 0,23$	/	$-0,55 \pm 0,22$	$0,41 \pm 0,22$
LSR	$-0,84 \pm 0,15$	$-0,19 \pm 0,19$	$-0,34 \pm 0,17$	$-0,53 \pm 0,19$	NC	$-0,92 \pm 0,20$	$-0,55 \pm 0,22$	/	$-0,81 \pm 0,18$

NC : absence de convergence ; GMQ : gain moyen quotidien ; L100 : épaisseur de lard estimée à 100 kg ; X5100 : épaisseur de muscle à 100kg ; IC : indice de consommation ; CMJR : consommation moyenne journalière résiduelle.

2.4. Avantages et limites

L'objectif dans la définition des critères R1, R2 et R3 était de construire des indicateurs pertinents de la robustesse à partir d'informations enregistrées couramment dans les élevages commerciaux. Ces indicateurs doivent répondre aux attentes des éleveurs de porcs, c'est-à-dire qu'ils permettent d'identifier les animaux présents à la fin de la période d'engraissement en bonne santé, avec une croissance acceptable et ayant reçu le moins possible de traitements médicaux. Le choix de combiner des critères sous-jacents en trois critères synthétiques a pour but de limiter les critères à inclure dans l'objectif de sélection. Parmi ces trois critères, R2 semble répondre à l'objectif de trouver un caractère opérationnel sélectionnable pour tendre vers une amélioration de la robustesse en engraissement. Il est génétiquement fortement corrélé ($0,74 \pm 0,23$) avec R3 mais nécessite moins d'informations pour être calculé. Une limite de ce critère de robustesse est la difficulté d'estimer l'impact de l'évolution génétique de ce critère synthétique sur chacun de ses critères sous-jacents. Le critère R3 présente l'intérêt d'apporter une information sur les traitements.

Le critère LSR, calculé à partir de la résiduelle de α_t sur la période de mesure, peut être considéré comme un indicateur de la réponse de l'animal aux perturbations/stress. En effet, les animaux plus robustes étant moins impactés par les perturbations, nous pouvons supposer que ces animaux ont un α_t suivant une trajectoire « plus stable » et par conséquent une valeur de LSR plus faible. La forte corrélation avec le critère R2 tend à confirmer que ce critère peut être associé à la robustesse. Une sélection visant à réduire la résiduelle de α_t aurait un impact négatif sur l'IC. Ces résultats montrent l'intérêt d'utiliser la méthode de régression linéaire dynamique pour estimer l'évolution temporelle de l'allocation (α_t) et définir des indicateurs de robustesse sur la base de l'allocation énergétique. La mise en place de mesures supplémentaires sur les animaux à intervalles réguliers au cours de la période de contrôle, telles que les épaisseurs de lard ou de muscle, permettraient d'améliorer la construction du modèle d'allocation.

Afin de prolonger ce travail, il serait opportun de pouvoir réaliser ces mesures dans des conditions d'élevage non-optimales sur la température, la qualité de l'aliment, la pression sanitaire, afin d'en évaluer l'impact sur l'expression de ces critères de robustesse. Lors du choix des conditions environnementales des élevages de sélection, il convient de

trouver un compromis entre des conditions permettant l'expression du potentiel de croissance et d'efficacité alimentaire et entre des conditions perturbées (température, sanitaire, alimentaire...) qui favorisent l'expression du potentiel de robustesse. C'est une question pertinente pour les futures stratégies de sélection visant à produire des animaux à la fois efficaces et robustes.

Cette étude s'est concentrée sur l'évaluation de la robustesse sur une période spécifique à l'échelle de la vie d'un porc reproducteur. Au-delà de la phase de croissance, il serait pertinent d'étudier si une sélection sur ou plusieurs des caractères de robustesse proposés a un impact favorable sur la robustesse des animaux au cours de leur vie reproductive. En effet certaines études, notamment Silalahi *et al.* (2016), ont mis en avant les effets négatifs de la sélection sur les critères de production sur la durée de vie productive des truies.

CONCLUSION

Ce projet a permis d'évaluer deux approches d'évaluation de la robustesse des porcs en engraissement. D'un côté, l'approche dite « statique » permet, à partir de données collectées dans les élevages de sélection, de construire des critères héréditaires et pouvant être intégrés facilement à large échelle dans l'objectif de sélection de la lignée concernée, notamment le critère R2. Cependant ces caractères caractérisent seulement l'état dans lequel se trouve l'animal à la fin de la période de contrôle mais pas la trajectoire qu'il a eu au cours de cette période. De plus du fait de la sélection, ce type de caractère catégoriel peut rapidement devenir peu informatif. Le critère LSR permet de proposer une première approche afin de caractériser la robustesse à partir de la dynamique d'allocation de chaque individu. Cet indicateur nécessite des données généralement non disponibles à l'échelle de l'ensemble de la population mais permet d'avoir une évaluation plus fine des effets de l'accumulation des perturbations au cours du temps. Les deux approches semblent donc complémentaires.

REMERCIEMENTS

Les auteurs remercient les techniciens de la station testage d'Azay-sur-Indre pour l'élevage des animaux et la réalisation des mesures ainsi que le personnel Axiom impliqué dans la gestion des données issues des DAC. Ce projet a été soutenu par l'ANRT (Association Nationale de la Recherche et de la Technologie) dans le cadre du financement d'une thèse CIFRE (2019/0705).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bidanel J.P., Silalahi P., Tribout T., Canario L., Ducos A., Garreau H., Gilbert H., Larzul C., Milan D., Riquet J., Schwob S., Mercat M.J., Hassenfratz C., Bouquet A., Bazin C., Bidanel J., 2020. Cinquante années d'amélioration génétique du porc en France : bilan et perspectives. *INRAE Prod. Anim.*, 33, 1-16.
- Bodin L., Bolet G., Garcia M., Garreau H., Larzul C., David I., 2010. Robustesse et canalisation : vision de généticiens. *INRAE Prod. Anim.*, 23, 11-22.
- Gilmour A.R., Gogel B.J., Cullis B.R., Welham S.J., Thompson R., 2021. ASReml User Guide Release 4.2 Functional Specification. VSN International Ltd, Hempstead, UK, 365p.
- Gunia M., David I., Hurtaud J., Maupin M., Gilbert H., Garreau H., 2018. Genetic parameters for resistance to non-specific diseases and production traits measured in challenging and selection environments, application to a rabbit case. *Front. Genet.*, 9, 467, 1-10.
- Hémonic A., Poissonnet A., Chauvin C., Corrége I., 2019. Evolution des usages d'antibiotiques dans les élevages de porcs en France entre 2010 et 2016 au travers des panels INAPORC. *Journées Rech. Porcine*, 51, 277-282.
- Hill W.G., Mulder H.A., 2010. Genetic analysis of environmental variation. *Genet. Res.*, 92, 381-395.
- Institut Technique du Porc, 2004. La sélection porcine collective en France. ITP ed., Paris, France, 76 p.
- Knap P., 2005. Breeding robust pigs. *Aust. J. Exp. Agric.*, 45, 763-773.
- Labroue F., Maignel L., Sellier P., Noblet J., 1999. Consommation résiduelle chez le porc en croissance alimenté à volonté : Méthode de calcul et variabilité génétique. *Journées Rech. Porcine*, 31, 167-174.
- Lenoir G., Flatres-Grall L., Friggens N.C., David I., 2022a. Robustness scores in fattening pigs based on routinely collected phenotypes: determination and genetic parameters. *J. Anim. Sci.*, 100, 1-10.
- Lenoir G., Kashefifard, K., Chesnet, C., Flatres-Grall, L., Muñoz-Tamayo, R., 2022b. Dynamic data of body weight and feed intake in fattening pigs, and the determination of energetic allocation factors using a dynamic linear model. *Anim. Open Space*, 1, 100014.
- Lenoir G., Muñoz-Tamayo R., Flatres-Grall L., David I., Friggens N.C., 2022c. Towards the characterisation of animal robustness by dynamic energy allocation indicators in fattening pigs. *Proc. Conference "WCGALP"*, Rotterdam, Pays-Bas, 09(10).
- Noblet J., Dourmad J.Y., Milgen J. van, 2016. Etat des lieux et perspectives sur la nutrition du porc. *Journées Rech. Porcine*, 48, 85-96.
- Putz A.M., Harding J.C.S., Dyck M.K., Fortin F., Plastow G.S., Dekkers J.C.M., PigGen Canada, 2019. Novel resilience phenotypes using feed intake data from a natural disease challenge model in wean-to-finish pigs. *Front Genet.*, 9, 660.
- Phocas F., Belloc, C., Bidanel J., Delaby L., Dourmad J.Y., Dumont B., Ezanno P., Fortun-Lamothe L., Foucras G., Frappat B., González-García E., Hazard D., Larzul C., Lubac S., Mignon-Grasteau S., Moreno C.R., Tixier-Boichard M., Brochard M., 2016. Review: Towards the agroecological management of ruminants, pigs and poultry through the development of sustainable breeding programmes. II. Breeding strategies. *Anim. Int. J. Anim. Biosci.* 10, 1760–1769.
- Rauw W., Kanis E., Noordhuizen-Stassen E.N., Grommers F.J., 1998. Undesirable side effects of selection for high production efficiency in farm animals: a review. *Livest. Prod. Sci.*, 56, 15-33.
- Renaudeau D., Dourmad J.Y., 2022. Review: Future consequences of climate change for European Union pig production. *Animal*, 16, 100372.
- Revilla M., Lenoir G., Flatres-Grall L., Muñoz-Tamayo R., Friggens N.C., 2022. Quantifying growth perturbations over the fattening period in swine via mathematical modelling. *Peer Community J.*, 2(e9).
- Saintilan R., Mérour I., Brossard L., Tribout T., Dourmad J.Y., Sellier P., Bidanel J., Milgen J. van, Gilbert H., 2013. Genetics of residual feed intake in growing pigs: relationships with production traits, and nitrogen and phosphorus excretion traits1. *J. Anim. Sci.*, 91, 2542–2554.
- San Cristobal-Gaudy M., Elsen J.M., Bodin L., Chevalet C., 1998. Prediction of the response to a selection for a canalization of a continuous trait in animal breeding. *Genet. Sel. Evol.*, 30, 423-451.
- Silalahi P., Tribout T., Prunier A., Billon Y., Gogue J., Bidanel J.P., 2016. Estimation of the effects of selection on French Large White reproductive performance using frozen semen. *J. Anim. Sci.*, 94, 3655-3662.
- Stearns S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford, UK, 264p.
- West M., Harrison J., 1997. *Bayesian forecasting and dynamic models* (2nd ed.). Springer-Verlag, New-York, USA, 681p.