

Par Pierre MORMEDE

Institut national de la recherche agronomique (INRA),
Laboratoire de génétique, physiologie et systèmes d'élevage,
31 326, Castanet-Tolosan
pierre.mormede@toulouse.inra.fr

••• Contribution de la génétique à la **robustesse** et au **bien-être** des animaux d'élevage

La robustesse des animaux d'élevage, leurs caractères fonctionnels, leur santé, leur résistance au stress et leurs capacités d'adaptation sont des facteurs qui peuvent profiter des progrès génétiques, qui contribuent par là même au bien-être de ces animaux.

L'intense sélection génétique pratiquée depuis plusieurs décennies a été fondée presque exclusivement sur des caractères de production: vitesse de croissance et composition corporelle maigre, efficacité alimentaire, nombre ou taille des descendants, production de lait, d'œufs et d'autres produits. Cette sélection a été remarquablement efficace, mais parallèlement sont apparus de nombreux problèmes dits 'fonctionnels': difficultés de reproduction et de mise bas, survie des nouveau-nés, problèmes d'aplombs (boiteries, ostéochondrose, qualité des onglons, 'twisted legs', etc.), sensibilité aux maladies 'de production', respiratoires et digestives, problèmes comportementaux (cannibalisme), sensibilité au stress (chaleur, abattage). Ces problèmes génèrent des pertes de production, mais aussi des syndromes douloureux, et compromettent le bien-être des animaux. Toutes les productions sont concernées et chaque praticien peut décliner les problèmes dans sa propre spécialité.

Sélection génétique et allocation des ressources

Une question importante est de savoir si les progrès génétiques sur les caractères de production sont directement responsables de l'appau-

RÉSUMÉ

La prise en compte de nouvelles contraintes, comme la durabilité de l'élevage ou le bien-être des animaux, fait évoluer les objectifs de sélection vers des animaux plus robustes et adaptés à des conditions d'élevage pas toujours optimales. Le concept de robustesse fait référence à la capacité d'exprimer un potentiel élevé de production dans des environnements variés. La prise en compte des caractères dits fonctionnels dans les objectifs de sélection (survie des nouveau-nés, qualité du système locomoteur, résistance aux maladies et au stress) est une stratégie efficace qui devrait effectivement améliorer le bien-être des animaux d'élevage et réduire les pertes de production. L'inclusion plus large de ces caractères dans les plans de sélection classique ou génomique suppose que l'on puisse les mesurer précisément sur de larges populations (phénotypage à haut débit) et que les objectifs de sélection soient clairement définis. Ces perspectives posent des questions comme la balance entre les caractères de production et d'adaptation, les stratégies de phénotypage ou l'architecture génétique des caractères qui contribuent à la robustesse.



Cliché: Christophe Le Sueur

riation des problèmes fonctionnels; en d'autres termes, s'il existe une corrélation génétique négative entre ces deux groupes de caractères. La question n'est pas résolue à l'heure actuelle et nous fournirons ici quelques éléments de réflexion.

On peut ainsi penser que les évolutions zootechniques concomitantes ont contribué au développement de ces problèmes, en particulier l'appauvrissement de l'environnement, la

Photo 1.
Dans le contexte de l'élevage, le concept de robustesse fait référence à la capacité de l'animal à exprimer son potentiel de production dans une large gamme d'environnements, sans compromettre sa santé physique et son bien-être.

nature des sols et l'augmentation des densités pour réduire les coûts de production. Sur un plan théorique, l'antagonisme entre caractères de production et sensibilité à l'environnement est le plus souvent expliqué dans le contexte de la théorie de l'allocation des ressources (26).

Selon cette théorie, l'organisme dispose d'une quantité limitée de ressources, essentiellement fournies par son alimentation, qu'il doit répartir entre ses différentes fonctions vitales, telles que le développement et la maintenance des structures, l'activité du système immunitaire, le comportement et les autres processus de l'adaptation, etc. en plus des fonctions génétiquement sélectionnées pour la production. Les génotypes à performances élevées demandent un environnement de haute qualité pour faire face à leurs besoins.

Lorsque les ressources ne sont pas suffisantes pour permettre l'expression totale de leur potentiel de production, il se manifeste une interaction génotype x environnement qui limite la production et peut se manifester par la dégradation des caractères dits 'fonctionnels'. Les composantes biologiques de ce compromis ('trade-off') entre production et adaptation restent à préciser et souvent à démontrer.

La gestion pratique de ces problèmes n'est pas facile et on a eu beaucoup recours à des expédients pour les limiter, comme la supplémentation des aliments avec des antibiotiques, en particulier aux périodes les plus sensibles (sevrage, par exemple) ou les mutilations diverses des animaux (coupe de queue, de bec, d'ongles).

Les évolutions récentes sur la prise en compte des nuisances environnementales et de la santé humaine (antibiotiques) et du bien-être des animaux (mutilations) obligent à reconsidérer les stratégies de l'élevage en général et de la sélection génétique en particulier, en vue de l'obtention d'animaux plus robustes. Ainsi, dans le document 'Sustainable Farm Animal Breeding and Reproduction, a vision for 2025', la plateforme technologique européenne FABRE décrit l'animal du futur comme 'robust, adapted and healthy': robuste, adapté et sain (<http://www7.inra.fr/content/download/6638/73070/version/1/file/visionFABRETPdef.pdf>).

La robustesse comme objectif de sélection

Dans les sciences de l'ingénieur, l'objet d'une conception robuste est d'optimiser la performance du produit et en même temps, de minimiser sa sensibilité aux perturbations. Par extension, dans le contexte de l'élevage (Photo 1), le concept de robustesse fait référence à la capacité de l'animal à exprimer son

potentiel de production dans une large gamme d'environnements, sans compromettre sa santé physique et son bien-être (22).

La robustesse est ainsi un concept synthétique qui combine le potentiel de production avec la sensibilité des animaux aux perturbations de l'environnement (résistance) et leur capacité à s'adapter (résilience), et ainsi à éviter les conséquences négatives du stress ou d'un environnement sous-optimal sur leur santé et leur bien-être. La question qui se pose immédiatement consiste à savoir sur quels critères on peut sélectionner des animaux plus robustes, sachant qu'on ne peut sélectionner que des caractères qui peuvent être mesurés. À ce jour, il n'est pas possible d'évaluer la notion de robustesse de façon globale, si tant est qu'elle existe. Quelques pistes d'action ou de recherche seront évoquées ici. La prise en compte des critères d'adaptation, de santé et de bien-être des animaux devrait faire évoluer les objectifs de sélection (cf. dossier Inra Productions animales, 2010).

« Les arbres ne montent pas jusqu'au ciel »

Même si la sélection génétique fondée essentiellement sur les performances de production n'est pas seule responsable des problèmes fonctionnels rencontrés en élevage, il est très probable qu'elle a une part de responsabilité et qu'elle rend l'animal beaucoup plus dépendant de la qualité de son environnement, aux dépens de ses capacités d'adaptation. Nous avons vu ci-dessus qu'il y avait des exemples d'antagonisme génétique entre caractères de production et d'adaptation. Puisque la robustesse est définie comme une optimisation de la relation production/adaptation, on peut penser qu'il viendra un temps où il faudra se poser la question de la pertinence d'une sélection de pointe toujours plus élevée si ces gains sont compromis par une sensibilité accrue à l'environnement.

Il faut noter ici que les progrès réalisés dans les élevages de sélection au statut sanitaire très élevé ne sont pas toujours retrouvés dans les élevages commerciaux, comme en élevage porcin par exemple. On considère notamment que les porcs en élevage de production n'expriment pas plus de 80 % de leur potentiel génétique (27).

De fait, le ralentissement du progrès génétique est maintenant intégré dans les prévisions. On peut lire, par exemple, sur le site web de l'Institut de l'élevage: «À l'horizon 2019, on attend pour le troupeau national Prim'Holstein un net ralentissement du progrès génétique laitier, après plusieurs décennies d'élévation continue, et le retour d'une augmentation pour le taux

butyreux. Dans les autres races, le progrès laitier devrait se poursuivre, mais en général à un rythme plus modéré que lors des périodes écoulées. » (<http://idele.fr/filieres/bovin-lait/publication/idelesolr/recommends/le-cheptel-laitier-francais.html>). C'est le moment de renforcer les caractères fonctionnels dans une perspective de progrès global.

En outre, on peut s'attendre à ce que la prise en compte de nouveaux critères comme le bien-être des animaux remette en question la pertinence de génotypes extrêmes (15). C'est le cas en particulier des races culardes d'animaux à viande. Dans certaines races bovines telles que la Blanc-Bleu-Belge, le recours à la césarienne est quasi-systématique et la pratique est également fréquente dans d'autres races à viande, comme la race Charolaise, par exemple. Il est utile de mentionner à cet égard que les pratiques d'analgésie chirurgicale chez les bovins ne sont pas toujours satisfaisantes (14).

Dans l'espèce porcine, le cas de la race de Piétrain est intéressant. Cette race est bien connue pour sa sensibilité au stress qui déclenche un syndrome aigu d'hyperthermie maligne avec tachycardie, hyperventilation, rigidité musculaire et acidose, conduisant à la mort en quelques minutes. Cette sensibilité résulte d'un défaut de la recapture du calcium dans le réticulum sarcoplasmique des muscles, du fait d'une mutation ponctuelle dans un canal calcique, le récepteur à la ryanodine. Cette mutation a été identifiée il y a plus de 20 ans (12), ce qui a permis de sélectionner efficacement les animaux porteurs dans la plupart des races commerciales.

Cependant, la mutation a été conservée à l'état homozygote dans la race de Piétrain. Celle-ci est largement utilisée comme verrat terminal pour la production des porcs charcutiers, en raison de l'avantage conféré par la mutation sur la production de viande maigre, en dépit des effets défavorables sur la qualité de la viande et sur la sensibilité au stress (20).

Il faut en plus noter que, même après élimination de l'allèle de sensibilité au stress, le porc de Piétrain reste très vulnérable aux efforts musculaires. Les concentrations élevées de créatine kinase, typiques de myopathie, signent la fragilité musculaire de cette race, un signe biologique que l'on retrouve dans certaines races bovines (10, 13). Cet exemple illustre bien la complexité des problèmes, qui ne relèvent pas tous de la biologie, et l'impact possible de l'évolution de la hiérarchie des critères de sélection. Il est important d'écouter ceux qui questionnent l'acceptabilité sociale d'une sélection génétique essentiellement orientée vers la production, et qui génère des faiblesses biologiques, ainsi que la pertinence de conserver des races incapables de se reproduire de façon naturelle (19).

Normes de réaction et sélection canalisante

La sensibilité à l'environnement peut s'évaluer par des approches telles que l'analyse de la norme de réaction, qui est la fonction qui relie les environnements auxquels un génotype particulier est confronté et les phénotypes qui peuvent être produits par ce génotype. Il s'agit de comparer les performances d'animaux de même génotype dans des environnements variés. Des études à grande échelle ont été menées (voir par exemple (17) pour la taille de portée chez le porc). Ce sont des plans de collecte d'informations et d'analyse très complexes à mettre en place et le caractère est peu héritable.

Des études plus ciblées, par exemple sur la sensibilité des caractères de production laitière ou de reproduction chez les bovins en fonction de l'indice de température et d'humidité, ont montré que l'héritabilité était faible, mais non négligeable, et que les animaux les plus tolérants ont une production moindre mais une fertilité plus élevée (1, 2, 5). Ces travaux illustrent bien la notion de compromis dans les objectifs de sélection lorsqu'il s'agit de prendre en compte les caractères d'adaptation.

À l'opposé du concept de plasticité développementale, la canalisation est généralement définie comme l'ensemble des mécanismes assurant la constance phénotypique face à des variations génétiques et environnementales. La sensibilité à l'environnement contribue à la variance des caractères, comme la variance du poids des porcelets dans une même portée. Cette variabilité est également sous contrôle génétique. La sélection canalisante (ou canalisation) vise à réduire la variabilité d'un caractère par sélection génétique. Il en existe quelques exemples dans la littérature, mais elle n'a pas encore montré son efficacité à grande échelle (3).

Inclusion des caractères fonctionnels dans les objectifs de sélection

Pour la plupart des caractères fonctionnels évoqués ci-dessus, il a pu être montré le rôle des facteurs génétiques. C'est le cas, par exemple, des troubles locomoteurs dans la plupart des espèces. De fait, l'inclusion de ces caractères dans les objectifs de sélection se révèle très efficace (voir, par exemple (16) chez le porc). Depuis plus d'une décennie, les équations de sélection ont évolué pour prendre en compte ces caractères : cellularité du lait, indicateur de sensibilité aux mammites cliniques, fertilité femelle, chez les bovins laitiers, facilité de vêlage

dans les races à viandes, survie des porcelets à la naissance (sélection sur le nombre de porcelets vivants à 15 j plutôt que sur la taille de portée), qualité du système locomoteur dans toutes les espèces terrestres, voire sur des critères plus intégrés comme la durée de vie productive (24). À titre d'exemple, l'index synthèse unique (ISU) de sélection de la race Prim'Holstein est composé à :

- 35 % des caractères de production (Index économique laitier ou INEL),
- 22 % des caractères de reproduction,
- 18 % des caractères de santé de la mamelle ;
- 15 % des caractères de morphologie ;
- 5 % des caractères de longévité fonctionnelle, et :
- 5 % des caractères de vitesse de traite

(<http://fr.france-genetique-elevage.org/Les-index-des-races-bovines.html>).

Cependant, la plupart des caractères fonctionnels ont une héritabilité peu élevée. Par exemple, pour le parasitisme gastro-intestinal des petits ruminants, il existe une importante différence de sensibilité entre les races. De nombreuses races locales originaires de régions humides sont relativement résistantes aux strongyloses gastro-intestinales, probablement parce qu'elles ont subi une plus forte pression de sélection naturelle par les parasites en l'absence de traitement et sont en équilibre avec leur milieu. Les races spécialisées plus sensibles ne parviennent pas à exprimer leur potentiel de production en présence d'une pression parasitaire sévère.

C'est un exemple typique d'interaction génétique x environnement. Une partie des différences de sensibilité provient du niveau d'ingestion de larves en rapport avec les besoins nutritionnels, plus élevés chez les races sélectionnées. La variabilité intrarace montre aussi une variabilité génétique dans la résistance, avec une héritabilité moyenne de l'ordre de 0,2 à 0,4. Une sélection est donc envisageable. La recherche des mécanismes moléculaires impliqués, en particulier au niveau des mécanismes immunitaires de défense, pourrait permettre une sélection plus efficace (9).

Van der Most *et al.* (28) ont passé en revue les travaux génétiques réalisés chez les volailles sur le rapport entre croissance et activité du système immunitaire, qui joue un rôle central dans la capacité des animaux à se maintenir en bonne santé. Toutes les lignées sélectionnées pour une croissance plus élevée montrent une diminution significative des fonctions immunes, alors que dans les lignées sélectionnées sur des critères d'immunité, l'effet sur la croissance était globalement nul. Ces données suggèrent que le « coût » biologique du système immunitaire est peu important par rapport au « coût » des fonctions de croissance et que la sélection

sur ce critère ne peut être que profitable.

Malheureusement, dans le cas du système immunitaire, on manque encore de connaissance sur les critères de sélection pertinents. Des études de même nature sur les autres caractères fonctionnels évoqués ci-dessus seraient bienvenues.

Génétique du stress et de l'adaptation

Le « stress » est un terme générique utilisé pour décrire la réponse généralisée, non-spécifique, à tous les types de défis lorsque ceux-ci mettent en cause l'intégrité de l'organisme ou représentent une menace pour l'animal. Cette réponse comporte des aspects psychiques (émotions négatives, dont la peur), des expressions comportementales (« la fuite ou la lutte » ou la dépression) et biologiques (8). Toutes les composantes du stress sont soumises à variations génétiques (6, 21, 25).

Dans toutes les espèces, la domestication a considérablement réduit la réactivité au stress des animaux par rapport à leurs ancêtres sauvages, ce qui a rendu leur élevage possible. Au niveau de la réactivité comportementale, les phénotypes extrêmes ont été éliminés par sélection. Il reste cependant chez nos espèces d'élevage une grande diversité dans la réactivité des animaux, source intéressante de variabilité pour permettre l'adaptation à des milieux et à des conditions d'élevage diverses (18). Dans certains cas, il serait souhaitable de pouvoir mieux maîtriser la réactivité comportementale (6). C'est le cas, par exemple, des comportements agressifs. Ce sont le plus souvent des formes normales de comportement social, mais ils sont sources de douleurs (lésions) et de stress intense, avec des conséquences négatives sur la production et la qualité des viandes. Le rôle des facteurs génétiques est bien démontré, mais la caractérisation individuelle des tendances agressives est difficile et les objectifs de sélection restent à préciser (7).

L'axe corticotrope et le système nerveux autonome sont les deux principaux systèmes neuroendocriniens impliqués dans les réponses d'adaptation. Le cortisol (ou la corticostérone chez les volailles), est sécrété par le cortex surrénalien et joue un rôle important dans les régulations métaboliques. Il favorise la formation de réserves énergétiques (glycogène et tissu adipeux), aux dépens des protéines. L'activité de l'axe corticotrope a donc une influence plutôt négative sur les caractères de production, mais favorise la réponse au stress et certains processus d'adaptation comme la survie des nouveau-nés. Il pourrait ainsi être impliqué de façon plus large dans les processus de robustesse (22).

De fait, la constitution de réserves énergétiques est une stratégie efficace pour répondre aux périodes de transition, lors de l'entrée en lactation par exemple, et elle est sous contrôle génétique (11). Dans ce domaine également, il faudra trouver un équilibre entre le coût de la mise en place de ces réserves et le bénéfice retiré d'une meilleure capacité d'adaptation aux périodes de transition. Une sélection génétique ciblée sur l'axe corticotrope pourrait répondre de façon au moins partielle à cet objectif (23).

Conclusion

Tous les caractères mentionnés ci-dessus, robustesse et caractères fonctionnels, santé, stress et adaptation, sont des composantes importantes du bien-être des animaux et pourront profiter des progrès génétiques dans ces différents domaines. La sélection génétique peut également contribuer à la solution de questions plus spécifiques de bien-être animal. C'est le cas, par exemple, de l'écornage des bovins, avec la sélection d'animaux sans cornes, ou de la castration chez les porcs mâles, dans le but de contrôler l'odeur de verrat qui caractérise la viande des mâles entiers. Pour tous ces exemples, la sélection génétique peut contribuer à des progrès dans le sens d'un élevage plus respectueux des animaux. Il existe cependant un certain nombre d'obstacles à franchir pour mettre en œuvre cet objectif.

Le premier obstacle est celui de la quantification de ces caractères sur le terrain. On appelle phénotypage à haut débit la mesure d'un grand nombre de caractères chez de nombreux

animaux et de façon répétée au cours du temps, mettant en œuvre les techniques de type 'omique' (génomique, protéomique, métabolomique), le tout combiné à un suivi très précis des paramètres de l'environnement au niveau de l'animal (Inra Productions animales, dossier « Phénotypage des animaux d'élevage » – volume 27, numéro 3, 2014). La santé, la réactivité comportementale ou même la qualité des aplombs sont des caractères difficiles à mesurer, surtout quand il s'agit de phénotyper un grand nombre d'animaux pour pouvoir sélectionner des reproducteurs. Un important travail de recherche reste à réaliser pour définir les objectifs de leur sélection et, en particulier, pour optimiser au mieux ces différents caractères sans compromettre leur capacité de production, qui reste l'objectif principal de la sélection génétique des animaux d'élevage. En outre, les perspectives de sélection deviennent plus complexes pour intégrer dans l'équation de sélection des valeurs de durabilité de l'élevage ou de bien-être des animaux (4).

La plupart des caractères mentionnés ont un déterminisme génétique complexe (caractères quantitatifs) encore mal connu, et les gènes impliqués interagissent le plus souvent avec les conditions d'environnement, si bien que leur sélection peut être difficile. La sélection génomique offre des perspectives intéressantes, puisqu'elle permet de prendre en compte plus de critères de sélection, à condition d'être capable de mesurer ces caractères dans les populations de référence... C'est encore le phénotypage qui est le principal facteur limitant.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 - AGUILARI, MISZTAL I, TSURUTA S. Genetic trends of milk yield under heat stress for US Holsteins. *Journal of Dairy Science*. 2010; 93 (4): 1754-1758.
- 2 - BERNABUCCI U, BIFFANI S, BUGGIOTTI L, VITALI A, LACETERA N, NARDONE A. The effects of heat stress in Italian Holstein dairy cattle. *Journal of Dairy Science*. 2014; 97 (1): 471-486.
- 3 - BODIN L, BOLET G, GARCIA M, GARREAU H, LARZUL C, DAVID I. Robustesse et canalisation: vision de généticiens. *INRA Productions Animales*. 2010; 23 (1): 11-21.
- 4 - BOICHARD D, BROCHARD M. New phenotypes for new breeding goals in dairy cattle. *Animal*. 2012; 6 (4): 544-550.
- 5 - BOONKUM W, MISZTAL I, DUANGJINDA M, PATTARAJINDA V, TUMWASORN S, SANPOTE J. Genetic effects of heat stress on milk yield of Thai Holstein crossbreds. *Journal of Dairy Science*. 2011; 94 (1): 487-492.
- 6 - CANARIO L, MIGNON-GRASTEAU S, DUPONT-NIVET M, PHOCAS F. Génétique de l'adaptation comportementale des animaux aux conditions d'élevage: le cas des productions bovines, porcines, avicoles et aquacoles. *INRA Productions Animales*. 2013; 26 (1): 35-49.
- 7 - D'EATH RB, TURNER SP, KURT E, EVANS G, THÖLKLING L, LOOFT H, WIMMERS K, MURANI E, KLONT R, FOURY A, ISON SH, LAWRENCE AB, MORMEDE P. Pigs'aggressive temperament affects pre-slaughter mixing aggression, stress and meat quality. *Animal*. 2010; 4 (4): 604-616.

BIBLIOGRAPHIE

- 8 - DANTZER R, MORMEDE P. *Stress in farm animals: a need for reevaluation. Journal of Animal Science.* 1983; 57 (1): 6-18.
- 9 - DE LA CHEVROTIÈRE C, MORENO C, JAQUIET P, MANDONNET N. *La sélection génétique pour la maîtrise des stroglyoses gastro-intestinales des petits ruminants. INRA Productions Animales.* 2011; 24 (3): 221-233.
- 10 - FOURY A, GEVERINK N A, GIL M, GISPERT M, HORTOS M, FONT I FURNOLS M, CARRION D, BLOTT SC, PLASTOW GS, MORMEDE P. *Stress neuroendocrine profiles in five pig breeding lines and the relationship with carcass composition. Animal.* 2007; 1 (7): 973-982.
- 11 - FRIGGENS N C, NEWBOLD JR. *Towards a biological basis for predicting nutrient partitioning: the dairy cow as an example. Animal.* 2007; 1 (1): 87-97.
- 12 - FUJII J, OTSU K, ZORZATO F, DE LEON S, KHANNA VK, WEILER JE, O'BRIEN PJ, MACLENNAN DH. *Identification of a mutation in porcine ryanodine receptor associated with malignant hyperthermia. Science.* 1991; 253: 448-451.
- 13 - GARCIA-BELENQUER S, PALACIO J, GASCON M, ACENA C, REVILLA R, MORMEDE P. *Differences in the biological stress responses of two cattle breeds to walking up to mountain pastures in the Pyrenees. Veterinary Research.* 1996; 27 (4-5): 515-526.
- 14 - GUATTEO R, HOLOPHERNE D, WHAY HR, HUXLEY JN. *Attitudes et pratiques actuelles des vétérinaires praticiens dans la prise en charge de la douleur des bovins. Bulletin de la SNGTV.* 2008; 44: 61-68.
- 15 - GUATTEO R, LEVIONNOIS O, FOURNIER D, GUEMENE D, LATOUCHE K, LETERRIER C, MORMEDE P, PRUNIER A, SERVIÈRE J, TERLOUW C, LE NEINDRE P. *Minimising pain in farm animals: the 3S approach - "Suppress, Substitute, Soothe". Animal.* 2012;6(8):1261-1274.
- 16 - KNAP PW. *Robustness. In: Rauw WM, ed. Resource Allocation Theory Applied to Farm Animal Production. Wallingford, CABI ed. 2009 :288-301.*
- 17 - KNAP PW, SU G. *Genotype by environment interaction for litter size in pigs as quantified by reaction norms analysis. Animal.* 2008; 2 (12): 1742-1747.
- 18 - LANKIN V. *Factors of diversity of domestic behaviour in sheep. Genetics selection evolution.* 1996; 29 (1): 73-92.
- 19 - LARRERE C, LARRERE R. *Actualité de l'animal-machine? Sens Public, Dossier: La représentation du vivant – du cerveau au comportement.* 2004. <http://www.sens-public.org/spip.php?article77>.
- 20 - MEROUR I, SCHWOB S, HERMESCH S, LARZUL C. *Effet du génotype halothane sur les performances de croissance, qualités de carcasse et de viande. TechniPorc.* 2009; 32: 9-13.
- 21 - MORMEDE P, FOURYA, BARAT P, CORCUFF JB, TERENINA E, MARISSAL-ARVY N, MOISAN MP. *Molecular genetics of hypothalamic-pituitary-adrenal axis activity and function. Annals of the New York Academy of Sciences.* 2011; 1220: 127-136.
- 22 - MORMEDE P, FOURY A, TERENINA E, KNAP PW. *Breeding for robustness: the role of cortisol. Animal.* 2011; 5 (5): 651-657.
- 23 - MORMEDE P, TERENINA E. *Molecular genetics of the adrenocortical axis and breeding for robustness. Domestic Animal Endocrinology.* 2012; 43 (2): 116-131.
- 24 - MOUNIER L, MARIE M, LENSINK BJ. *Facteurs déterminants du bien-être des ruminants en élevage. INRA Productions Animales.* 2007; 20: 65-72.
- 25 - RAMOS A, MORMEDE P. *Stress and emotionality: a multidimensional and genetic approach. Neuroscience and Biobehavioral Reviews.* 1998; 22 (1): 33-57.
- 26 - RAUW WM. *Resource Allocation Theory Applied to Farm Animal Production. Wallingford (UK), CAB International ed. 2009 : 335 p.*
- 27 - SCHINCKEL AP. *Modeling, management and selection of genetics for optimal commercial performance. In G. German Society for Animal Science, ed. 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production (p. paper 0045), 2010, Leipzig, Germany.*
- 28 - VAN DER MOST PJ, DE JONG B, PARMENTIER HK, VERHULST S. *Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. Functional Ecology.* 2011; 25 (1): 74-80.

Autres lectures :

- Bien-être animal. Inra Productions animales, numéro spécial, 20 (1), 2007.*
- SAUVANT D, PEREZ JM. *Dossier « Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité, résilience,... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage ». Inra Productions animales.* 2010; 23 (1).
- PEYRAUD JL, PHOCAS F. *Dossier « Phénotypage des animaux d'élevage » Inra Productions animales.* 2014; 27 (3).