



HAL
open science

Déterminisme génétique de la qualité des produits carnés

Catherine Larzul

► **To cite this version:**

Catherine Larzul. Déterminisme génétique de la qualité des produits carnés. Sciences du Vivant [q-bio]. Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse, 2013. tel-02805077

HAL Id: tel-02805077

<https://hal.inrae.fr/tel-02805077>

Submitted on 6 Jun 2020

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.

Institut National Polytechnique de Toulouse

**Rapport en vue de l'obtention du diplôme
Habilitation à Diriger des Recherches**

**Déterminisme génétique de la qualité des produits
carnés**

Catherine Larzul

UMR 1313 INRA-AgroParisTech GABI

Table des matières

Introduction.....	3
Chapitre 1 Déterminisme génétique de la qualité des produits chez les palmipèdes à foie gras	7
1.1 Une (brève) incursion chez l’oie	8
1.2 Le canard mulard, animal croisé	9
1.3 Variabilité génétique dans les espèces parentales	11
Chapitre 2 Déterminisme génétique de la qualité des produits chez le lapin de chair	14
2.1. Croissance et qualité des produits	15
2.2. Efficacité alimentaire.....	18
2.3. Prédicteurs de la qualité.....	19
Chapitre 3 Déterminisme génétique de la qualité de la viande chez le porc en croissance	23
3.1. Homogénéité des produits et sélection canalisante	23
3.2. Etude des facteurs influençant la qualité de viande	26
3.3. Recherche de prédicteurs de la qualité de la viande	29
3.4. Abandon de la castration et odeurs de verrat	31
3.5. La sélection génomique dans les schémas de sélection pyramidaux	33
Chapitre 4 Perspectives : nouveaux caractères et analyse des données haut débit	34
4.1. Les caractères de comportement et d’adaptation.....	35
4.2. Sélection contre l’odeur de verrat	36
4.3. Prise en compte de l’information du microbiote intestinal	38
Conclusion	39

Introduction

Après des études d'ingénieur agronome à l'Institut National Agronomique Paris-Grignon, j'ai réalisé une thèse en génétique quantitative sur la qualité de la viande de porc au sein de la Station de Génétique Quantitative et Appliquée (SGQA) à l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) sur le centre de Jouy-en-Josas, sous le statut d'Attaché Scientifique Contractuel. Cette thèse a été encadrée par P. Sellier et P. Le Roy. A l'issue de cette thèse, j'ai été recrutée comme Chargé de Recherche par l'INRA en 1998 et affectée à la Station d'Amélioration Génétique des Animaux (SAGA). A la SAGA, les thématiques de recherche étaient principalement distribuées par espèces (ovins viande, ovins laitiers, caprins, lapins, palmipèdes), certaines thématiques plus méthodologiques recouvrant plusieurs espèces. L'interaction entre les différentes équipes se faisait par les axes de réflexion sur l'analyse de caractères concernant plusieurs espèces (phanères, reproduction, résistance aux maladies, méthodologie). Dans ce dispositif, les recherches étaient menées pour étudier la variabilité génétique des caractères d'intérêt, et fournir de nouvelles méthodes et de nouveaux outils de sélection. Jusqu'en 2003, je me suis intéressée au déterminisme génétique de la qualité des produits carnés chez les palmipèdes gras, canards et oies, et les lapins. Ces recherches ont été effectuées au sein de l'équipe « lapin » et au sein de l'équipe « palmipèdes », équipe dont j'ai pris en charge l'animation en 2000 suite au départ en retraite de R. Rouvier. L'équipe lapins de la SAGA était chargée de l'analyse de la variabilité génétique et de la conception de méthodes d'amélioration génétique de caractères d'intérêt zootechnique et économique tels que la productivité numérique, la croissance et les qualités de la carcasse et de la viande chez le lapin de chair, ou tels que les phanères chez le lapin fourrure et angora. Les missions de l'équipe palmipèdes étaient identiques chez les palmipèdes à foie gras sur des caractères tels que la productivité numérique des canes mères des mulards ou des oies, et tels que la croissance, la composition anatomique du magret ou la qualité technologique des foies gras chez les oies et les canards mulards. En 2003, j'ai effectué une mobilité vers la SGQA, maintenant UMR INRA/AgroParisTech Génétique Animale et Biologie Intégrative (GABI, depuis 2009). J'ai été accueillie au sein de l'équipe « Génétique du Porc » pour continuer à développer les recherches sur le déterminisme génétique de la qualité des produits dans l'espèce porcine. J'ai été amenée à prendre l'animation de cette équipe en 2005, suite au départ de la précédente animatrice P. Le Roy.

La qualité des produits.

Les productions animales s'orientent de plus en plus vers l'obtention de produits « de qualité » qui répondent aux besoins et/ou aux exigences des différents acteurs des filières concernées. La qualité se définit comme « l'ensemble des propriétés et caractéristiques d'un produit ou service qui lui confèrent l'aptitude à satisfaire des besoins exprimés ou implicites» (norme ISO 8402). Elle doit donc être comprise comme la satisfaction du/des client(s) ou utilisateur(s), des industries de la transformation jusqu'aux consommateurs. La satisfaction des uns ne correspondant pas systématiquement à la satisfaction des autres, les appréciations de la qualité apparaissent parfois même contradictoires (FPW, 2001). Ainsi, le producteur mettra en avant la qualité de la carcasse, notion qui peut facilement être substituée par la quantité de produit d'intérêt (muscle dans le cas du lapin et du porc, foie dans le cas des palmipèdes à foie gras). Les opérateurs de la transformation vont s'intéresser à la qualité sanitaire (absence de micro-organismes pathogènes, de substances interdites et de contaminants d'origines diverses,...) et aux aptitudes à la transformation de la matière première. Pour le consommateur, la notion de qualité des produits carnés peut être scindée en critères « invisibles », relatifs notamment à l'aspect sécurité dont ils espèrent tacitement le contrôle efficace par les pouvoirs publics, et des critères « visibles », relatifs à l'aspect organoleptique et à la présentation (Anderson, 2000). Les consommateurs accordent une importance grandissante à l'image des produits carnés consommés en intégrant la manière dont les animaux sont élevés, le niveau de bien-être qui leur est assuré et l'impact environnemental de l'élevage (Bonneau et al., 1996). Enfin, un aspect 'émotionnel' de la qualité, est mis en évidence aujourd'hui par l'intérêt que les consommateurs portent à l'origine du produit comme le nom de l'éleveur ou le lieu de production appliqués sur l'étiquette du produit (Chevillon et al., 2000). Cette notion de qualité englobe donc à la fois les propriétés intrinsèques des produits obtenus et les itinéraires techniques qui aboutissent à ces produits. Afin de maîtriser cette qualité, la connaissance de ses facteurs de variation est nécessaire et l'un de ces facteurs est le génotype des animaux. L'amélioration de la qualité des produits peut donc être réalisée par la voie génétique, à condition de déterminer des critères de sélection pertinents, fiables et facilement mesurables dans les populations animales.

L'environnement et les outils du généticien quantitatif.

L'étude du déterminisme génétique des caractères a deux volets principaux : l'acquisition de données et la mise en œuvre d'outils statistiques adaptés à l'analyse de ces données. Une fois la problématique posée, il s'agit de concevoir les

expérimentations/protocoles qui permettront de collecter les informations nécessaires à la résolution de la problématique, en cohérence avec les moyens utilisés pour traiter cette information.

En ce qui concerne l'étude du déterminisme génétique des caractères, il faut tenir compte des phénotypes, c'est-à-dire des observations, qui ont été mesurés sur les individus. Ces phénotypes peuvent aller de caractéristiques relativement basiques comme la couleur, pour rester dans le domaine de la qualité des produits, à des mesures extrêmement sophistiquées ou générant une grande quantité d'information telles que la transcriptomique ou la métabolomique. Compte tenu de la diversité des phénotypes potentiellement d'intérêt, il est impératif de développer des collaborations avec des partenaires susceptibles de contribuer à la mise en œuvre de mesures adéquates. En effet, il est souvent nécessaire, pour affiner la connaissance des caractères, d'effectuer de nombreuses mesures, avec des appareils et des compétences variés, qui doivent être recherchés au sein de différentes équipes l'INRA ou extérieure.

Il faut également tenir compte, au sens large, du génotype. Ce dernier peut être compris de plusieurs manières, à savoir la race ou la lignée à laquelle appartiennent les individus mesurés, mais aussi les informations dérivées directement du génome de l'individu, sous forme de génotypage ou d'information marqueurs. Il peut également s'entendre comme l'information familiale, ou généalogique, des individus. La combinaison phénotypes/génotype permet entre autre la comparaison de races ou de génotypes, l'estimation des paramètres génétiques, héritabilités et corrélations génétiques, et la détection de QTL (Quantitative Trait Loci, ou loci ayant un effet quantitatif sur les caractères). Pour étudier la variabilité génétique d'un caractère, ou ses relations génétiques avec d'autres caractères d'intérêt, plusieurs types d'expérimentations : expérience de sélection, croisements entre races pour étudier l'effet du croisement ou mettre en évidence des QTL, collecte de données issues d'élevages de sélection. Ces expérimentations sont conduites sur les Unités Expérimentales INRA, ou dans des élevages partenaires. L'accès aux données recueillies par des acteurs professionnels, généralement des sélectionneurs, repose avant tout sur la mise en place d'un partenariat actif et de confiance.

Si les espèces animales, et donc les produits carnés sur lesquels ont porté mes travaux, diffèrent grandement, les expérimentations conduites, les méthodes appliquées pour l'élaboration des protocoles et l'analyse des données ainsi que le type de collaborations mises

en place pour la réalisation de ces travaux sont relativement similaires, voire complémentaires. Par ailleurs, les schémas de sélection organisés sur ces trois espèces présentent des similarités, notamment au travers de la structure pyramidale généralement retenue pour décrire ce type de schéma. Au sommet de la pyramide, on retrouve les races/lignées/souches sélectionnées, qualifiées de grand ou arrière-grand parentales. La sélection sur la voie maternelle est orientée principalement vers les caractères de reproduction ; celle sur la voie paternelle est orientée sur les caractères de croissance et composition corporelle. Ces souches sont croisées entre-elles au niveau de la multiplication, souches maternelles pour la production des mères croisés et souches paternelles pour la production des pères terminaux. Enfin, à l'étage de production, les pères inséminent les femelles croisées pour obtenir le produit terminal qui, dans le cas de la production de chair, est abattus. La sélection dans les souches/lignées grand-parentales peut se faire sur des mesures individuelles ou bien sur des descendants (purs ou croisés) ou encore sur des collatéraux dans la mesure où il y a nécessité d'abattre les animaux pour obtenir des informations pertinentes sur la qualité des produits. Je présenterai dans ce rapport les travaux de recherche entrepris sur le déterminisme de la qualité des produits dans les trois espèces palmipèdes, lapins et porcs, puis développerai les perspectives en me concentrant sur l'espèce porcine, espèce sur laquelle je travaille actuellement.

Chapitre 1

Déterminisme génétique de la qualité des produits chez les palmipèdes à foie gras

Avec une production de 16 400 T de foie gras en 2003 (production qui a encore augmentée puisqu'elle se situait à 18 200 T en 2009), la France domine le marché international du foie gras (environ 25 000 T produites dans le monde) (Pé, 2010). En France, trois types de palmipèdes sont gavés pour produire du foie gras : l'oie (les deux sexes) complètement marginalisée aux cours des dernières décennies puisqu'elle ne représente plus que 3% de la production, le canard de Barbarie, également sur le déclin, et le canard mulard mâle qui représente plus de 90% de la production de foie gras. Il existe également plusieurs produits dérivés de la filière gras, tels que les magrets, les gésiers, la graisse.

Les recherches menées à la SAGA par l'équipe palmipèdes portaient parallèlement sur les caractères de reproduction et les caractères de croissance/gavage en partenariat avec les unités expérimentales et les sélectionneurs. Les expérimentations menées un temps sur deux élevages expérimentaux, une installation expérimentale rattachée à la SAGA et l'UEPFG (Unité Expérimentale sur les Palmipèdes à Foie Gras), ont finalement été regroupées sur cette dernière à partir de janvier 2002. Les collaborations de faisaient avec la Station de Recherche Avicole pour les aspects de comportement ou d'élevage, et l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Toulouse sur les mesures de la qualité du foie et de la viande. Les relations avec l'UEPFG étaient très étroites, tant pour l'élaboration des protocoles que pour l'expertise qu'elle pouvait apporter pour la maîtrise de l'élevage, l'amélioration des conditions de production et la répercussion des problèmes pouvant émerger dans la filière. Chez les palmipèdes, l'étude du déterminisme génétique des caractères s'inscrit dans l'adaptation des modalités de sélection pour introduire de manière raisonnée, dans les populations parentales Barbarie et canard commun, des critères choisis de qualité de carcasse ou de viande du canard mulard. Mes travaux ont porté sur l'étude de la croissance, de la composition corporelle et des caractéristiques de la viande de canards, et plus particulièrement sur l'estimation des paramètres génétiques de ces caractères, essentiellement dans un cadre expérimental. Les deux aspects du déterminisme génétique sont l'estimation de la variabilité génétique intra population et l'estimation des paramètres du croisement. Ces recherches visent à donner des outils pour sélectionner plus efficacement les populations parentales en vue d'améliorer les

caractéristiques des canards mulards. La plupart des résultats obtenus dans ce cadre ont été repris dans un article bibliographique dont j'ai coordonné la rédaction pour faire le point des connaissances sur le déterminisme génétique des caractères d'intérêt chez le canard mulard (Brun et al., 2005).

1.1 Une (brève) incursion chez l'oie

Le projet initial était la constitution d'une lignée d'oies dédiée à la production de viande, de couleur blanche, qui conserve son aptitude au gavage. Il existait en effet une souche présente à l'UEPFG depuis 1989, issue d'un croisement d'oie polonaise blanche (ayant de bonnes performances de carcasse) et landaise (ayant une bonne aptitude au gavage), qui avait déjà été sélectionnée sur la couleur blanche et qui pouvait servir de base à une sélection combinée carcasse-aptitude au gavage. Il restait à définir le critère de sélection et le protocole à suivre. Ce type d'expérience aurait également permis de faire le point sur le déterminisme génétique du stockage préférentiel des graisses dans le foie et/ou dans les tissus adipeux sous-cutanés. La première (qui s'est avérée unique) étape avant de s'engager dans une sélection combinée était d'estimer les paramètres génétiques des caractères de croissance, de composition corporelle sur des animaux (N=431) non gavés abattus à 11 semaines d'âge et des performances de croissance et de gavage chez des animaux gavés (N=477) abattus à 20 semaines d'âge (Larzul et al., 2000). Les héritabilités estimées sur les mesures de corporelle, obtenues par pesées de carcasse ou de partie de carcasse étaient de manière attendue pour ce genre de caractères de moyennes à élevées. En raison du faible nombre d'individus et du dispositif expérimental, il n'a pas été possible d'estimer de manière satisfaisante les paramètres génétiques entre les caractères mesurés sur animaux gavés et non gavés, qui aurait constitué un apport original supplémentaire pour cette étude. A ce jour, aucune estimation de ce type n'a encore été réalisée, que ce soit sur l'oie ou sur le canard. Ce qui a initialement condamné toute tentative de sélection ultérieure pour la carcasse et le foie de cette souche était ses déplorables performances de gavage, avec seulement 20% des animaux gavés aptes à produire un poids de foie suffisant pour être qualifié de foie gras. Dans ces conditions, d'un point de vue appliqué, il s'avérait illusoire d'obtenir dans des délais raisonnables une souche blanche mixte comme alternative à l'oie landaise. D'un point de vue scientifique, compte tenu de ses maigres performances d'adiposité hépatique, notamment en comparaison de l'oie grise, elle ne représentait pas un excellent modèle pour étudier le stockage préférentiel des graisses dans le foie ou dans les tissus adipeux abdominaux et sous-cutanés. Depuis lors, l'évolution

du contexte socio-économique avec la forte prédominance du gavage des canards mulards aux dépens des canards de Barbarie et des oies a conduit à mettre fin aux études sur l'oie gavée à l'INRA, en supprimant les souches expérimentales encore conservées sur l'unité expérimentale, pour se concentrer sur les travaux menés sur le canard.

1.2 Le canard mulard, animal croisé

D'un point de vue génétique, le mulard est un animal atypique puisqu'il résulte d'un croisement intergénérique entre un canard de Barbarie (*Cairina moschata*) et une cane commune (*Anas platyrhynchos*). Le résultat est un hybride infertile ayant des caractéristiques, notamment en terme d'aptitude au gavage, éloignées des espèces parentales. Par exemple, le canard commun gavé ne produit que très exceptionnellement du foie gras. Le barbarie a en revanche cette aptitude, mais le rapport gain de poids de foie sur poids total lors du gavage est moindre que celui du canard mulard (Larzul et al., 2002). Chez le canard mulard, les résultats observés sont extrêmement variables selon l'étude, mais suivant la souche commune utilisée pour la mère du mulard, on a pu montrer des niveaux relatifs de poids de foie de 8,5 – 9 % du poids vif (Larzul et al., 2000, Guy et al., 2002).

En ce qui concerne le déterminisme génétique du croisement pour les mulards gavés, il a été étudié pour un ensemble de mesures des caractéristiques du muscle et de qualité de la viande, dans le cadre d'une expérience de croisement factoriel - l'une des rares mises en place pour étudier l'aptitude au gavage - avec production d'animaux Barbarie, communs, et les deux croisements réciproques (mulard et hinny). Cette expérience, réalisée en 2001, a été financée dans le cadre d'un contrat avec la région Midi-Pyrénées. Les performances zootechniques ainsi que les caractéristiques physico-chimiques, mécaniques et biochimiques du muscle pectoral de 99 canards gavés ont été mesurées. L'ENSAT, et notamment B. Imbert dont j'ai co-encadré les travaux pour la partie statistique, a réalisé les mesures caractérisant le magret (composition chimique et la résistance mécanique du muscle).

L'estimation des paramètres du croisement a été réalisée en appliquant le modèle de Dickerson (1969). Ce modèle a permis d'estimer, sur l'ensemble des caractères mesurés

- les effets additifs, en comparant les niveaux moyens des gènes (chez les purs et les croisés) de chaque espèce parentale ;
- les effets maternels, en comparant les effets moyens transmis par chacune des mères en race pure et en croisés ;

- les effets d'hétérosis, en comparant les niveaux observés chez les croisés par rapport aux niveaux observés dans les espèces parentales.

En ce qui concerne la supériorité des croisés par rapport aux espèces parentales pour la croissance, les résultats montrent des effets d'hétérosis de l'ordre de 4 % chez les mâles, uniquement en début de croissance et il existe des effets additifs très significatifs pour la croissance. Chez le canard mâle, les différences de croissance entre les espèces parentales s'expliquent essentiellement par les effets additifs directs, les effets maternels étant significatifs uniquement en début de croissance, jusqu'à 4 ou 6 semaines d'âge (confirmant les travaux de Tai et Rouvier 1998). Les effets additifs directs du Barbarie sont d'abord inférieurs à ceux du Pékin à l'âge de 4 semaines, puis deviennent supérieurs à ceux transmis par le mâle Pékin entre les âges de 4 et 6 semaines. Nous avons constaté dans cette étude que le pourcentage de poids de foie du mulard (et du hinny) était largement supérieur à celui de ses deux parents Barbarie et canard commun (10,2 et 8,6, 7,5 et 7 % respectivement). Nous avons également constaté que le canard Pékin, réputé pour ne pas produire de foie gras, peut atteindre en pourcentage des niveaux d'engraissement comparables à celui du Barbarie. L'appétit au gavage est donc affectée par des effets d'hétérosis (de l'ordre de 30%) mais aussi des effets maternels (de l'ordre de 10%). Pour les caractères physico-chimiques, les effets génétiques significatifs étaient peu nombreux mais on pouvait retenir des effets additifs significatifs pour la luminosité L*, les gènes Barbarie conduisant à une viande plus claire et un effet d'hétérosis favorable pour la valeur L* mesurée sur le muscle à 1 et 9 jours *post mortem*. Le pH musculaire était affecté par des effets additifs, le Barbarie induisant des pH plus faibles. Enfin, les effets directs sur la texture de la viande étaient favorables au canard Pékin qui présentait une viande plus tendre. D'une manière générale, les effets maternels étaient rarement significatifs sur ces caractères.

Afin de compléter cette étude sur les aspects maternels, un croisement tri-allèles incomplet (seuls les animaux croisés ont été mesurés) avec une souche de Barbarie et deux souches de canard Pékin a été mis en place en 2003 pour vérifier les effets maternels sur la composition corporelle (aspect non étudié dans l'expérience précédente). Les résultats de cette étude n'ont malheureusement jamais été complètement valorisés. Une troisième expérience de croisement factoriel, pilotée par la Station de Recherches Avicoles et analysée par P. Chartrin dans le cadre d'un travail de thèse, a été mise en place pour étudier l'interaction génotype x gavage sur un ensemble très complet de mesures de qualité de viande (instrumentale et organoleptique) et de caractéristiques du muscle (chimiques, histologiques, enzymatiques). Il s'agissait d'un modèle très intéressant non seulement pour étudier le

déterminisme génétique de tous ces caractères mais également pour étudier les relations entre métabolisme lipidique et qualité de la viande compte tenu de l'amplitude de variation de ce métabolisme entre les différents types génétiques. Cette étude a confirmé l'existence d'effets directs sur la texture de la viande favorables au canard Pékin (Chartrin et al., 2006).

Plus ponctuellement, il nous a également semblé pertinent d'étudier l'efficacité alimentaire des canards (et des canettes) mulards à partir de deux lignées de canards Pékin d'origine allemande sélectionnées de manière divergente depuis 13 générations sur l'indice de consommation entre 4 et 7 semaines d'âge, en maintenant un poids corporel constant. Les différences d'indice de consommation se retrouvent partiellement au niveau des descendants mulards, les canettes les plus efficaces ayant par ailleurs une composition corporelle plus maigre, avec une proportion de filet moins importante (Larzul et al., 2004). Pour les mâles gavés, les mâles issus de la lignée la plus efficace ont fourni des foies plus gros, et il semble qu'ils aient présenté un indice de transformation du maïs en foie plus élevé (Guy et al., 2002). Quoiqu'intéressant, ce modèle animal n'a pas pu être conservé en raison de l'impossibilité de maîtriser la reproduction de ces souches.

1.3 Variabilité génétique dans les espèces parentales

Comme déjà précisé, le canard mulard est un hybride stérile. De plus, le principal critère d'intérêt, le poids du foie, n'est vraiment mesurable que sur les canards mulards, qui ne peut donc pas se reproduire. La sélection n'est strictement possible que dans les populations parentales, avec production obligatoire de descendants mulards gavés pour pouvoir sélectionner sur l'aptitude au gavage, notamment pour les lignées Pekin. Compte tenu des aptitudes au gavage des canards de Barbarie, il en effet envisageable de mesurer des poids de foies directement sur des canards Barbarie gavés. Cependant, cette option n'est pas préférentiellement appliquée par les sélectionneurs.

L'estimation de la variabilité génétique de l'aptitude au gavage, à travers l'analyse du poids des canards mulards et du poids du foie a été étudiée dans plusieurs populations. Le premier point a été de déterminer, en suivant les principes de Poujardieu et al. (1994), l'héritabilité du gain de poids pendant le gavage ainsi que le poids de carcasse, de magret et de foie dans de populations de canards communs sélectionnées préférentiellement sur les aptitudes à la reproduction. Une des populations appartenait à un sélectionneur privé et l'autre était une souche expérimentale INRA. L'avantage des fichiers fournis pour les sélectionneurs est la taille des populations, leur limite étant le peu de caractères mesurés. Les analyses du

déterminisme génétique des caractères du mulard dans une des populations parentales sont réalisées en considérant le caractère « mulard » comme un caractère répété de la femelle commune mère du mulard, le mâle Barbarie étant considéré dans ce modèle en effet fixe. Pour la première population, le fichier a donné lieu à une double analyse, sur les caractères de reproduction en pur et en croisement (Brun et Larzul, 2003), et sur les relations entre d'une part les performances de croissance et de gavage du mulard et d'autre part les performances de croissance de la population maternelle (Larzul, 2002a). Grâce à cette analyse, il est apparu que la sélection sur un poids précoce dans la population de canards communs utilisée comme souche maternelle pour la production de mulards, permet d'augmenter le poids des mulards mais ne conduit pas à une augmentation significative du poids du foie. De plus, la sélection directe sur le poids des mulards est défavorable à l'augmentation du poids du foie. A l'issue de cette analyse, il est donc apparu que pour améliorer les performances en gavage des mulards, il est indispensable de réaliser un testage de ces mulards. Ces résultats ont été confirmés par ceux obtenus dans l'analyse de la souche expérimentale INRA (Larzul, 2002b).

Ces études ont servi de base à une collaboration avec le SYSAAF (Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français) pour modifier le modèle utilisé pour indexer les souches de canards des sélectionneurs. Cependant, le modèle utilisé dans les précédentes études n'était pas totalement satisfaisant, d'une part parce qu'il ne prenait pas en compte explicitement que le canard commun ne transmet que la moitié de son génome au canard mulard, d'autre part, il ne permettait pas d'estimer simultanément les paramètres dans les populations de canard commun et de canard de Barbarie, alors que chez les sélectionneurs, ces deux populations sont sélectionnées sur les aptitudes au gavage. Le modèle décrit par Lutaaya et al. (2001), implémenté dans le logiciel GIBBSF90 (Misztal, 1999) semblait beaucoup mieux convenir. Comme décrit par Chapuis et Larzul (2008), dans l'approche classique d'évaluation des lignées de canards pour la production de foie gras, on considère que les mulards appartiennent à la population d'intérêt (Pékin ou Barbarie) et sont donc individualisés comme des candidats à la sélection. Le fichier de pedigree se trouve alors considérablement augmenté par rapport à la population « pure ». L'autre parent se voit attribuer un effet « groupe de parents inconnus » qui ne rend que partiellement compte de l'évolution de l'autre population parentale. Dans la seconde approche, on considère que la performance de chaque mulard constitue une performance répétée du reproducteur de la population d'intérêt, en faisant l'hypothèse que ce parent « explique 50% de la part génétique de la performance mulard ». Avec un tel modèle, où seulement la moitié de la variabilité

génétique totale est attribuée à la population analysée, on s'attend à obtenir des variances et des héritabilités inférieures pour les caractères mulards. L'étude conduite par Chapuis et Larzul (2008) était une extension de l'étude de Chapuis et Larzul (2006) de une à deux populations de Barbarie testées sur une population Pékin. Non seulement les paramètres génétiques obtenus intégraient des performances mesurées à la fois sur les candidats et dans la population mulard, mais encore ils corrigeaient les performances du mulard pour les effets de la sélection dont est issue l'autre parent. Nous avons conclu que le poids de foie était assez peu héritable, que ce soit en Barbarie ou en Pékin, alors que la viande (poids de magret, poids de carcasse) était plus héritable sur la voie femelle (cane Pékin) que sur la voie mâle (père Barbarie), les corrélations entre caractères pouvant varier d'une lignée à l'autre. Les valeurs génétiques BLUP qui découlent de ce travail devraient donc permettre une sélection plus efficace. Par ailleurs, les corrélations génétiques entre caractère d'intérêt étant variables d'une lignée à l'autre, il est possible d'envisager un gain accru en spécialisant les lignées pures, c'est-à-dire en co-sélectionnant des caractères avec le plus faible antagonisme. Ce type de modèle est dorénavant utilisé par le SYSAAF pour évaluer les souches de canards sur leurs aptitudes au gavage.

Pour faire le point sur les travaux menés au sein de l'équipe palmipèdes, nous avons rédigé une synthèse bibliographique, incluant une majeure partie de nos résultats dans la revue INRA productions animales. (Brun et al., 2005).

Chapitre 2

Déterminisme génétique de la qualité des produits chez le lapin de chair

Les protocoles expérimentaux étaient élaborés et réalisés conjointement avec S. Combes (Station de Recherches Cunicoles) et F. Gondret (Unité Mixte de Recherches sur les Veaux et les Porcs), en concertation avec le chef d'élevage.

Pour les lapins, l'une des problématiques était d'éclaircir les relations entre groupes de caractères en vue de prévenir les incidences éventuellement néfastes sur la qualité de la viande de la sélection actuelle. Les espèces spécialisées dans la production de viande se sont continuellement intéressées au déterminisme génétique de la croissance, à l'efficacité alimentaire, à l'appréciation de la qualité des carcasses et par voie de conséquence à la résolution des problèmes liés à la qualité de la viande. Certains points connus dans d'autres espèces, comme les relations entre croissance et efficacité alimentaire ou composition corporelle, sont assez peu étudiés chez le lapin. L'application en sélection reste restreinte puisque seuls les critères de poids (ou vitesse de croissance) et éventuellement le rendement à l'abattage sont pris en considération. Il convenait donc de quantifier les relations génétiques entre croissance, efficacité alimentaire, composition corporelle et caractéristiques de la viande. Ces relations génétiques ont été étudiées dans le cadre de deux expériences de sélection divergente. Les résultats obtenus dans le cadre de ces expériences ont été repris dans une synthèse bibliographique faisant le point sur les aspects génétiques de la croissance et de la qualité de la viande chez les lapins (Larzul et Gondret, 2005). Cette synthèse, qui a permis de replacer les résultats de nos travaux dans l'ensemble des connaissances sur le déterminisme génétique de la croissance, pourrait être reprise en grande partie ici. J'en reprendrai juste la conclusion. Plusieurs études ont été récemment lancées pour connaître les relations entre la vitesse de croissance et la composition corporelle. Cependant, la plupart des informations disponibles viennent de comparaisons de souches et d'expériences de sélection intra-souche. Il manque encore une évaluation hors expérimentation, à partir de données de terrain et sur un effectif important, de la relation entre la croissance et la plupart des critères de qualité de la carcasse chez le lapin, notamment l'adiposité de la carcasse. Pour la qualité de la viande, bien que l'ensemble des résultats porte généralement sur un nombre limité d'animaux, l'incidence de la sélection pour la vitesse de croissance semble faible. Même si la qualité de la viande de

lapin est relativement robuste à la sélection sur la croissance, une estimation des paramètres génétiques associés aux qualités sensorielles pourrait permettre une meilleure connaissance de celles-ci et de leur déterminisme biologique. Enfin, il est probable que des différences importantes de qualité pourraient survenir si les lapins étaient sélectionnés non pas sur un caractère global de croissance (gain moyen quotidien, poids à un âge fixé) mais sur le développement de la cuisse ou du râble, à l'instar de la sélection réalisée sur le rendement en filet du poulet (Berri et al., 2001).

2.1. Croissance et qualité des produits

Chez le lapin, le développement de l'insémination artificielle a rendu possible l'utilisation de mâles de plus en plus lourds. Avant, les problèmes de reproduction des mâles de souches lourdes limitaient l'augmentation excessive du poids des animaux. Ces problèmes ayant été palliés par l'insémination artificielle, et les conditions d'élevage ayant été améliorées, l'accroissement du poids des mâles terminaux n'est plus limité et la sélection sur la vitesse de croissance des souches lourdes peut continuer. Toutes les expériences de sélection sur le poids à âge fixe ou sur le gain de poids ont montré leur efficacité pour accroître la vitesse de croissance du lapereau de boucherie (Rochambeau, 1997). De plus, il apparaît clairement que l'augmentation de la vitesse de croissance conduit à une réduction de l'âge d'abattage, dans la mesure où le poids de la carcasse commercialisée doit rester constant. De ce fait, à l'image des autres productions carnées qui sont dans la même situation, comme le porc et le poulet, le rajeunissement des animaux à l'abattage peut conduire à dégrader la qualité de la viande. Dans l'autre sens, si les animaux sont abattus au même âge pour produire des lapins plus lourds, il peut apparaître certains défauts sur la carcasse et sur la viande. Les études sur les conséquences d'une sélection sur la vitesse de croissance sur les caractéristiques bouchères et surtout sur les caractéristiques du muscle et de la viande étaient encore peu nombreuses au début de nos travaux. De plus, à partir du moment où les animaux sont sélectionnés sur une vitesse de croissance, les comparaisons posent généralement le problème du degré de maturité des animaux au moment de la mesure, celui-ci étant apprécié par le rapport entre le poids à la mesure et le poids adulte (lui-même relativement difficile à apprécier dans la mesure où les reproducteurs sont rationnés avant l'âge adulte pour garantir de bons résultats de reproduction). Ainsi, des animaux ayant une vitesse de croissance plus élevée peuvent, à poids constant, être plus jeunes mais pas forcément moins matures dans la

mesure où la maturité dépend du poids adulte. Il est cependant observé que la sélection sur la vitesse de croissance conduit à une augmentation du poids adulte.

La première expérience était une sélection divergente sur le poids à 63 jours qui s'est déroulée entre 1998 et 2002 sur 6 générations. Les animaux ont été obtenus à partir d'une lignée de mâles terminaux sélectionnés sur la croissance (Grimaud). Ils ont été introduits à l'INRA sur le domaine expérimental de Langlade par adoption de lapereaux après hystérectomie des femelles. Ces animaux ont été considérés comme les animaux fondateurs de l'expérience de sélection F0. Les animaux ont été sélectionnés sur un critère de vitesse de croissance. Comme il convenait de sélectionner les animaux sur une base qui soit proche des pratiques en vigueur pour la sélection des lignées de mâles terminaux. Ce choix permet d'effectuer une seule mesure et non deux mesures comme le requiert une sélection sur un gain de poids. Les reproducteurs sont sélectionnés sur leur valeur génétique du poids à 63 jours, estimée par la méthode du BLUP appliquée à un modèle animal. Cette valeur était corrigée pour la cohorte de naissance, la taille de portée et un effet aléatoire de la mère. L'héritabilité retenue dans le modèle a été fixée à une valeur de 0,18. Les valeurs génétiques ont été estimées en utilisant le logiciel PEST (Groeneveld et Kovac, 1990). Les portées initiales sont conservées dans leur intégralité, sans adoption ni élimination d'animaux pour les grandes portées. Les animaux sont répartis en 11 familles par lignée. Chaque famille est constituée de 7 femelles et de 1 mâle titulaire. La sélection est donc effectuée intra-famille de père, le meilleur fils remplaçant son père dans le groupe d'origine et les femelles sélectionnées dans une famille étant réparties dans les autres familles. Cette sélection intragroupe permet de limiter l'augmentation de la consanguinité dans une population de petite taille. Les animaux sont sevrés à 28 jours. Ils sont ensuite élevés en cages collectives, avec une alimentation standard distribuée *ad libitum*. Tous les animaux ont été pesés individuellement à 63 jours pour pouvoir estimer leur valeur génétique sur ce critère.

Des embryons issus de la génération des animaux fondateurs ont été congelés pour servir de lignée témoin à la fin de l'expérience. Les embryons ont été décongelés et implantés dans des femelles des deux lignées de la génération G4 afin que les descendants de ces animaux témoins soient contemporains de la G6, dernière génération mesurée. Les conséquences de cette sélection sur l'efficacité alimentaire, la composition corporelle, les caractéristiques physico-chimiques, mécaniques et histologiques ont été évaluées à la dernière génération en comparant les deux lignées sélectionnées avec une lignée témoin issue d'embryons congelés. Cette comparaison a été réalisée sur un ensemble très complet de

mesures pour des lapins abattus à âge constant ou à poids constant, afin d'étudier les conséquences de la sélection dans le cadre d'un alourdissement des lapereaux ou d'un rajeunissement des lapereaux, respectivement. La première bande, constituée de 60 lapins (n = 20 dans chaque lignée) a été abattue à l'âge de 63 jours. La deuxième bande (60 lapins, n = 20 dans chaque lignée) a été abattue au poids vif de 2,3 kg. Cette partie fut la plus délicate à programmer compte tenu des conditions : peu d'animaux parmi lesquels choisir et nécessité d'obtenir, en prévoyant correctement les décalages dans les inséminations artificielles, des animaux de 3 lignées, ayant des vitesses de croissance différentes, avec des poids équivalents à une date donnée. Trois types d'analyses ont été effectués afin :

- de déterminer les évolutions phénotypiques et les différences entre lignées.
- d'estimer les paramètres génétiques des caractères de croissance
- d'estimer les évolutions génétiques de certains caractères au cours du processus de sélection

Nous avons ainsi pu montrer, hormis l'efficacité de la sélection (2 écarts-types phénotypiques entre les deux lignées divergentes, la lignée témoin étant complètement intermédiaire), qu'à âge fixé la composition de la carcasse commençait à être modifiée par la sélection (Larzul et al., 2003). Au niveau des caractéristiques musculaires, seule la taille des fibres a été affectée, et non leur nombre ou leurs types contractile et métabolique. La diminution de l'âge d'abattage des lapereaux a eu des conséquences sur le rendement, la composition corporelle, la couleur de la viande, la texture, mais aussi sur la fragilité osseuse (Gondret et al., 2003). Aucune incidence sur les caractéristiques histologiques n'a été observée. Cette expérience a globalement permis de montrer que les relations génétiques entre la croissance et la qualité de la viande sont faibles et que la sélection actuelle pour augmenter la vitesse de croissance n'a une incidence réellement défavorable que sur la composition corporelle. Par ailleurs, il s'avère que la variabilité génétique intra population des caractères de qualité de la viande chez le lapin est plutôt faible. En conséquence, la prise en compte dans des schémas de sélection de ces critères, peu liés aux critères de sélection actuels et coûteux à mesurer, a peu de chance d'être effective dans les prochaines années. Pour la sélection, l'effort doit donc principalement porter sur la maîtrise du rendement et/ou de la composition corporelle.

2.2. Efficacité alimentaire

Pour connaître le déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire chez le lapin, en relation avec la croissance et la composition corporelle, en 2002-2003, nous avons réalisé une seconde expérience de sélection divergente, de courte durée, en choisissant comme critère de sélection la consommation alimentaire résiduelle. La consommation alimentaire résiduelle est la part de l'ingéré qui n'est expliqué ni par les besoins d'entretien, ni par les besoins de production, tels que la croissance (Kennedy et al., 1993). Cette expérience a été réalisée à partir de la souche la plus lourde issue de l'expérience précédente. L'une des options pour augmenter l'efficacité alimentaire est de réduire la consommation résiduelle, estimée chez le jeune en croissance par la consommation mesurée en cage individuelle ajustée pour le poids moyen, le gain de poids et la composition corporelle. Une des mesures *in vivo* de la composition corporelle chez le jeune lapin, rapide et peu coûteuse, est la mesure ToBEC (Total Body Electrical Conductivity) (Levai and Milisits, 2002). Le but de l'expérience était donc également de vérifier l'intérêt d'une estimation de la consommation résiduelle chez le lapin en utilisant le ToBEC comme prédicteur de la composition corporelle.

Bien qu'il n'y ait pas eu de divergence significative entre les deux lignées, l'expérience a donné quelques résultats intéressants. D'une part, la consommation alimentaire résiduelle est un peu plus héritable que l'efficacité alimentaire ($h^2=0,45$ et $h^2=0,27$, respectivement), n'est pas liée génétiquement à la vitesse de croissance mais semble liée de manière légèrement positive, donc favorablement, à l'adiposité de la carcasse ($r_g=0,15$). Ce résultat mériterait toutefois d'être confirmé à plus grande échelle ou en prenant en compte un autre estimateur de la composition corporelle *in vivo*, par exemple les ultra-sons.

Par ailleurs, pour compléter les études précédemment menées sur le déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire chez le lapin en croissance, une expérience de sélection a été mise en place en 2007. Le problème de la sélection sur l'efficacité alimentaire est l'absence de maîtrise de la réponse sur les deux éléments de l'équation : la vitesse de croissance et la consommation alimentaire. Afin de s'affranchir de ce problème, deux critères de sélection ont été retenus pour créer deux lignées différentes : la consommation résiduelle (quantité d'aliment consommée corrigée pour la croissance et le poids métabolique) et la vitesse de croissance en alimentation restreinte (fixé à 80% de la quantité consommée *ad libitum*). Les deux difficultés rencontrées dans cette sélection étaient le choix des coefficients de l'équation de régression pour estimer la consommation résiduelle (nous avons choisi de réestimer ces coefficients pour chaque génération) et l'estimation de la quantité consommée *ad libitum*, très variable en fonction de la saison et du poids au sevrage (nous avons retenu de la mesurer sur

une base hebdomadaire dans un échantillon de contemporains élevés dans les mêmes conditions, en ajustant pour le poids au sevrage afin de gérer au mieux la quantité distribuée). Une lignée témoin, sans sélection, était conservée pour pouvoir estimer le progrès génétique dans chaque lignée, puis remplacée à la dernière génération par des animaux issus d'embryons congelés à la première génération. La gestion de cette expérience a été reprise par H. Garreau puis par L. Drouilhet à la SAGA. L'estimation des paramètres génétiques pour la croissance et les critères d'efficacité alimentaire a montré que l'héritabilité du gain moyen quotidien en alimentation restreinte était légèrement plus élevée que celle de la consommation alimentaire résiduelle. Les corrélations entre ces deux critères et l'indice de consommation sont élevées et favorables. La conclusion est qu'il est sans doute plus efficace de sélectionner sur le gain moyen quotidien en alimentation restreinte pour améliorer l'efficacité alimentaire chez le lapin (Drouilhet et al., 2013).

Une comparaison des trois lignées portant sur la composition corporelle, et la digestibilité a été réalisée en 2011. Cette expérience s'achève en 2013 avec des études sur l'interaction génotype x aliment-santé chez le lapin, et des études sur les rejets, en se servant de ces lignées comme support expérimental.

2.3. Prédicteurs de la qualité

Une autre problématique qui revient régulièrement dans les études sur la qualité des produits est celle des prédicteurs de la qualité. En effet, il existe une grande variété de mesures disponibles pour caractériser le muscle ou la viande, mais les mesures les plus pertinentes pour réellement décrire la qualité, notamment organoleptique, sont généralement difficiles à mesurer et/ou coûteuses. De ce fait, les études portent sur de faibles nombres d'animaux. En revanche, il est plus aisé de réaliser des mesures biochimiques, telles que le pH de la viande ou sa couleur, sur un grand nombre d'animaux, mais la valeur de ces mesures comme prédicteurs de la qualité finale de la viande n'est jamais excellente et il faut souvent combiner plusieurs mesures pour obtenir des prédictions satisfaisantes. Une autre difficulté est celle soulevée par la correspondance entre les mesures réalisées en condition expérimentale ou en laboratoire, avec des facteurs de variation très contrôlés, et celles, utilisant les mêmes techniques, mesurées en abattoir, dans des environnements moins contrôlés avec des sources de variations beaucoup plus importantes et rarement identifiées ; il

faut également ajouté que les rythmes des chaînes d'abattage laissent peu de temps pour exécuter les mesures et celles-ci doivent donc être très rapides.

Dans cet esprit, une étude a été réalisée par la Station de Recherche Cunicole, dans le cadre d'un programme Aliment Qualité Sécurité, pour trouver des mesures objectives permettant de prédire la qualité organoleptique de la viande de lapins et/ou permettant de discriminer les lapins issus de différents systèmes de production. Le programme était comprenant en 2 phases : l'une expérimentale en conditions contrôlées et la seconde en abattoir afin de valider les résultats expérimentaux. Dans la phase expérimentale, il s'agissait de rapprocher les résultats des méthodes physico-chimiques d'analyse des caractéristiques de la viande de ceux des analyses sensorielles obtenues par un jury entraîné. L'expérimentation a porté sur des lapins de type standard et Label élevés dans des conditions contrôlées. Afin d'obtenir une large gamme de produit d'un point de vue sensoriel un 3^{ème} lot de lapin à croissance lente, constitué de lapins de race « Petit Russe », a été choisi. Ce dernier était constitué de lapins de race « Petit Russe » qui atteignent 2,3 kg à l'âge adulte. Les animaux des 3 lots ont été abattus à un poids vif de 2,3 kg. Compte tenu des différences de vitesse de croissance des animaux nous avons ainsi obtenu des animaux différents d'un point de vue maturité. Les méthodes physico-chimiques mises en œuvre comprenaient des mesures sur les viandes crues et cuites. Parallèlement, les viandes cuites ont été évaluées par un jury entraîné à la dégustation de viande de lapin. L'ensemble des résultats a été analysé de façon :

- à décrire les relations entre les paramètres physico-chimiques et les indicateurs de la qualité sensorielle par estimation des corrélations et analyse en composante principale.
- à dégager un système de discrimination des viandes de caractéristiques organoleptiques différentes, sur la base de mesures physico-chimiques.

La deuxième partie de ce programme a été consacrée à la mise en place et à la validation en abattoir du système proposé.

Les analyses sensorielles indiquaient que les râbles des lapins du lot standard étaient les plus juteux, ceux des Labels étaient les moins juteux, tandis que les râbles provenant des lapins du lot Russe occupaient une position intermédiaire. Dans la cuisse, les lapins du lot standard ont été jugés les plus tendres, les cuisses des lapins du lot Russe ont été jugées comme étant les moins tendres tandis que les lapins du lot Label présentaient une position intermédiaire. Dans le cadre de son stage de master, A. Zoubai a réalisé des analyses

multivariées : analyse discriminante linéaire et arbre de décision. Il a ainsi été possible de constituer un ensemble de 14 mesures objectives, incluant notamment des mesures de résistance osseuse, qui permet de distinguer de manière fiable les lapins standard ou certifiés des lapins de type label. L'arbre de décision, procédure plus simple pour discriminer les groupes se composait de deux variables. L'analyse discriminante, utilisant plus de variables étaient cependant plus performante avec un taux de classement correct de 96% sur le jeu de validation contre 90% pour l'arbre de décision (Combes et al., 2007). Ces résultats ont été transmis à l'abattoir partenaire de cette étude pour qu'il puisse utiliser ces mesures pour suivre la qualité des lots de lapins abattus. La phase de validation a permis de tester la capacité des 25 variables initiales à discriminer des lots de lapins actuellement en production dans les conditions d'un abattoir industriel. Les lots retenus dans cette phase ont été un lot de lapins Label, un lot de lapins certifiés et un lot de lapins standard. Le système de discrimination calculé permet d'identifier et différencier le lot Label des deux autres lots sans possibilité de distinguer entre eux les lots certifiés et standard. Bien que portant également sur l'os et sur la découpe, ces deux variables étaient différentes de celles retenues dans la phase expérimentale : une variable de mesure de l'élasticité de l'os et une variable de proportion de l'avant rapportée à la carcasse. Sous réserve de connaître le poids carcasse froide, les mesures nécessaires au système de discrimination étaient obtenues en moins de 10 minutes. L'une des conclusions de cette étude était que les analyses en laboratoire n'étaient pas totalement transposables en abattoir, et qu'un système de discrimination établi dans un contexte était également difficilement transposable dans un autre contexte.

L'étude des corrélations entre variables instrumentales et mesures organoleptique a montré que la tendreté perçue par un jury lors de la dégustation de la cuisse est corrélée avec les mesures de cisaillement effectuées sur le long dorsal cru. Cependant les autres critères sensoriels (jutosité, flaveur, farineux, collant) ne trouvaient pas de liaison relation significative avec les variables de mesures physico-chimiques. Ces relations entre variables physico-chimiques et sensorielles ont ensuite été étudiées plus particulièrement pour une application de méthodes d'analyse canonique développées par I. Gonzales dans le cadre de sa thèse. L'analyse des corrélations canoniques (ACC) est analyse multidimensionnelle exploratoire qui permet d'exprimer les relations entre deux groupes de variables en estimant les corrélations entre combinaisons linéaires de variables. Pour tenir compte du nombre restreint d'animaux (inférieur au nombre de variables) une version régularisée de l'ACC a été appliquée. Il est ressortait que seuls trois attributs (sur 8) étaient reliés à des

caractéristiques physico-chimiques, impliquant des pertes à la cuisson, des forces de cisaillement sur la viande crue et des résistances osseuses (Combes et al., 2008) s'est révélée efficace pour décrire des relations entre variables physico-chimiques et variables sensorielles. Cependant, cette analyse soulignait les différences qui avaient été observées entre systèmes de production, la variabilité (ou le nombre d'animaux observés, une trentaine) intra système ayant été insuffisante pour étendre les conclusions de l'étude à chaque lot de lapin.

Chapitre 3

Déterminisme génétique de la qualité de la viande chez le porc en croissance

L'activité de recherche principale porte actuellement sur l'étude du déterminisme génétique de la qualité de viande, chez le porc. Cette activité s'articule autour de la reprise du suivi de protocoles existants et la mise en place de protocoles nouveaux sur les domaines expérimentaux et sur l'analyse de résultats. Mon activité s'est orientée autour de deux axes : sélectionner autrement (sélection canalisante, sélection génomique) et prendre en compte des volumes plus importants d'information (multiplicité des critères, multiplicité et hétérogénéité des sources d'information).

3.1. Homogénéité des produits et sélection canalisante

Traditionnellement, la sélection vise à augmenter (ou à diminuer) la moyenne d'un caractère. Par exemple, chez le porc, l'objectif affiché est d'augmenter la productivité numérique des truies, de diminuer l'adiposité des carcasses, d'augmenter la vitesse de croissance. Dans quelques situations, l'homogénéité des produits est un facteur de qualité en ce sens qu'elle permet, comme le demande l'industrie ou le marché, leur classification et leur assignation à des classes précises. Par exemple, les carcasses de porc trop légères ou trop lourdes sont pénalisées au niveau de la grille de paiement. Le pH ultime, mesuré 24 heures post mortem dans le muscle, est un des facteurs essentiels dans l'établissement des qualités de la viande chez le porc. Les industriels utilisent ce critère en routine pour trier la matière première avant orientation vers les différentes transformations. Ainsi un pH du muscle demi-membraneux de 5,7 est considéré comme un optimum pour la fabrication du jambon saumuré-cuit. Le tri des produits (ici le jambon) peut être fait par l'abattoir ou par le transformateur (mais dans ce cas, il doit gérer les jambons qui sont en dehors de sa fourchette de valeurs acceptables) ; dans ces conditions, il peut être plus intéressant que les productions soient naturellement homogènes. L'objectif de sélection devient alors la réduction de la variance autour d'une valeur cible. Comme le rappelle Bodin et al. (2010), on peut à l'heure actuelle définir plus spécifiquement la canalisation comme l'action de sélectionner pour diminuer la sensibilité aux variations environnementales et entraîner la moyenne du caractère vers une certaine valeur. Même si différents critères de sélection associant ces deux caractéristiques ont

été développés (San Cristobal-Gaudy et al., 1998a), la façon de les combiner pose un certain nombre de problèmes qui ne sont pas totalement résolus comme, par exemple, l'optimisation sur plusieurs générations des pondérations à attribuer à la sélection sur la moyenne et à la sélection sur la variabilité. La littérature scientifique montre que des expériences de sélection canalisante menées sur des animaux de laboratoire (*Tribolium*, *Drosophile*) ont été fructueuses. Les expériences de sélection décrites, sélection familiale notamment, sont toutes efficaces : les familles sélectionnées sont moins variables que les non sélectionnées, c'est-à-dire moins sensible aux variations de milieu. Quelques articles font même état de gènes contrôlant la sensibilité au milieu (Reilly et al., 1991 ; Gibson et Hogness, 1996), et donc d'une moindre variance environnementale.

Chez le porc, des analyses préliminaires, menées sur les données de pH enregistrées lors du contrôle national des performances en stations, montrent un potentiel génétique permettant d'espérer une réponse significative sur ce caractère (San Cristobal-Gaudy et al., 1998b). En ce qui concerne la race Large White et le pH ultime du muscle demi-membraneux, il a été observé des familles de père dix fois plus variables que d'autres (variance environnementale, plusieurs milieux étant présents dans l'analyse). Une analyse statistique a permis de conclure qu'aucun facteur de variation connu, hormis le facteur père, ne pouvait être responsable de cette énorme différence de variabilité environnementale. Une telle population a donc toutes les chances de pouvoir être canalisée autour de la valeur moyenne optimale. Afin de vérifier expérimentalement les possibilités offertes par la sélection canalisante, une expérience de sélection divergente sur la variabilité du pH ultime mesuré dans un muscle du jambon, en lignées ouvertes a débuté en 2000. J'en ai repris la charge à partir de 2004. Chez le lapin, une expérience similaire avait été entreprise avec succès sur le poids des lapereaux à la naissance (Garreau et al., 2008).

La population choisie pour sélectionner les verrats pour constituer les deux lignées divergentes est celle des mâles Large White en service dans les centres d'Insémination Artificielle français. Cette population est plus vaste que celle du contrôle en station qui avait permis de suspecter une forte composante génétique dans la variance de milieu. Elle permet donc de réaliser des taux de sélection très élevés, de l'ordre de 1%. Le principe était de sélectionner, pendant 3 générations, 3 verrats « haute variabilité » (H) et 3 verrats « faible variabilité » (B), sur leur valeur génétique estimée selon la méthode décrite par San Cristobal et al. (1998b) à partir des données du contrôle national de performances pour le pH ultime du demi-membraneux. Les mâles sélectionnés étaient également choisis avec une valeur

moyenne à l'optimum (pH=5,7). A chaque génération, les nouveaux verrats retenus inséminent des filles des truies inséminées à la génération précédente. Ainsi, chaque verrat sélectionné devait inséminer 6 truies présentes sur l'unité expérimentale porcine INRA de Bourges. Dans chaque lignée, une fille est retenue au hasard pour remplacer sa mère. Les jeunes femelles sont à leur tour inséminées avec des mâles extrêmes. L'avantage de ce type de schéma est l'accumulation rapide de gènes favorables dans une lignée. Le gain génétique est égal à $\frac{1}{2}$, $\frac{3}{4}$ et $\frac{7}{8}$ aux première, deuxième et troisième générations, respectivement. Dans un premier temps, des procédures d'évaluation génétique (évaluation BLUP modèle animal pour la moyenne et pour la variance) ont été mises au point et appliquées aux fichiers du contrôle des performances en ferme et en station. L'évaluation était effectuée en deux temps. La première étape était l'estimation des paramètres génétiques et des valeurs génétiques pour la valeur additive. La deuxième étape était l'estimation des paramètres génétiques et des valeurs génétiques pour le logarithme des carrés des résidus, issus de la première étape. A chaque génération, environ 300 verrats ont ainsi été évalués sur la base d'environ 20000 performances mesurées sur leurs apparentés.

Les débuts de cette expérience ont été prometteurs ; nous avons effectivement pu mettre en évidence des différences de variances résiduelles entre la lignée sélectionnée pour une faible hétérogénéité et la lignée sélectionnée pour une forte hétérogénéité. Conjointement, aucune différence significative de moyenne n'a été observée pour le critère de sélection. Parallèlement, des différences de variance sur quelques autres caractères, notamment l'épaisseur de lard dorsal mesurée sur la fente, ont été observées avec une plus faible variance dans la lignée faible hétérogénéité, associée à une valeur moyenne plus élevée dans cette même lignée. L'expérience a été prolongée mais les résultats suivants ont été particulièrement décevants à la 4^{ème} génération et à peine meilleurs à la 5^{ème} génération (Larzul et al., 2006). Il faut noter que la sélection et l'utilisation des mâles présents dans les centres d'insémination artificielle se sont révélées plus ardues que prévu. En effet, le nombre de verrats ayant un nombre de descendants mesurés pour le pH ultime du muscle demi-membraneux et encore en activité dans les centres d'insémination artificielle est relativement restreint. Globalement, il y a peu de performances de pH ultime disponibles. Le nombre de collatéraux Large White contrôlés en station est d'environ 1400 par an et la part des candidats en ferme ayant des performances de pH mesurées en abattoir est de 2 % (soit environ 1300 performances par an), pour indexer 300 à 350 mâles des centres d'insémination artificielle. Par exemple, les mâles choisis pour inséminer les truies de la génération G3, pour produire les animaux de la G4, avaient entre 0 et 46 performances enregistrées dans la base de données pour estimer leurs

valeurs génétiques. Les méthodes d'estimation des valeurs génétiques ont cependant permis d'estimer tous les mâles présents à une date donnée en tenant compte de toutes les relations de parenté. Par ailleurs, la méthode d'estimation des valeurs génétiques en deux étapes (une pour la valeur additive pour la moyenne et une pour la valeur additive sur la variance) a sans doute été inadéquate. En effet, cette méthode suppose une indépendance génétique entre la moyenne et la variance, ce qui n'a pas été formellement démontré pour le caractère étudié. Ne pas tenir compte d'une éventuelle corrélation génétique, sachant que la sélection mettait une contrainte sur la valeur moyenne, a pu entraîner des effets indirects défavorables d'autant plus marqué que les précisions des valeurs estimées étaient faibles. Une analyse rétrospective des données de la base nationale avec une estimation en une étape pourrait déterminer, a posteriori, si le choix des verrats était pertinent.

Malgré des résultats peu encourageants, une dernière génération a été produite, en lignées fermées. Un ensemble plus complet de caractères a été enregistré pour déterminer la sensibilité au stress des animaux (comportement, qui a fait l'objet d'un stage de master 1 et dosages hormonaux). Compte tenu de l'absence de résultats convaincants et dans un contexte de fermeture de l'unité expérimentale, les lignées ont été arrêtées en 2009.

3.2. Etude des facteurs influençant la qualité de viande

Bien que le fil directeur des travaux de recherche est le déterminisme génétique de la qualité des produits, il convient de bien prendre en compte les facteurs influençant la qualité : cela conduit, dans la mesure du possible, à les maîtriser pour contribuer à limiter la variabilité environnementale mais plus généralement à les identifier et les enregistrer pour au moins en tenir compte dans les modèles d'analyse. Les études sur les facteurs ayant une incidence sur la qualité de la viande de porc sont assez nombreuses, mais pas pléthoriques, souvent de taille limitée, avec des approches relativement hétérogènes. Ces conditions rendent d'autant plus difficile de conclure de manière définitive sur le rôle respectif des différents facteurs. Ceci a conduit à proposer, dans le cadre du programme européen Q-Porkchairs de réaliser, par une approche méta-analytique, une synthèse des connaissances existantes sur les facteurs influençant la qualité de la viande de porc afin de proposer à la communauté des modèles prédictifs prenant en compte l'ensemble de ces facteurs. La technique méta-analytique s'avère particulièrement utile lorsque les résultats des études, prises séparément, semblent contradictoires. Elle permet, par une augmentation de puissance, de conclure là où les essais individuels ne concluent pas du fait de petits effectifs, de faibles différences entre les

traitements ou encore de la fréquence limitée des événements étudiés (Cucherat et al., 2002). Le travail a été réalisé à l'INRA dans le cadre d'une thèse (B. Salmi), que j'ai co-encadrée, en collaboration avec le Scottish Agricultural College (UK) et le Danish Meat Research Institute (DK). Notre contribution a porté sur des effets liés à l'animal (génotype, race) et aux conditions de pré-abattage (durée du jeûne, condition de transport, temps de repos).

Ces approches méta-analytiques étant nouvelles pour nous, la première étude a porté sur un facteur bien identifié, particulièrement pertinent pour la production porcine, à savoir le génotype au locus Halothane. Le défaut PSE lié à l'allèle n (allèle sensible) est causé par une chute excessivement rapide du pH post-mortem ($\text{pH}_{45} < 6,0$) et induit, entre autres conséquences, une moindre tendreté de la viande fraîche et de mauvais rendements de fabrication du jambon cuit ou cru, alors que ce même allèle a des effets favorables sur la teneur en muscles de la carcasse. Une question longuement débattue a concerné la valeur exacte des sujets hétérozygotes « Nn » en termes de qualités technologiques et sensorielles de la viande (Larzul et al., 1997, Monin et al., 1999). Une autre question en débat concerne le pH ultime (pH_u), mesuré 24 heures post-mortem dans le muscle, qui est un des facteurs essentiels dans l'établissement des qualités de la viande chez le porc (Sellier, 1998). Cette première étude méta-analytique visait donc un double objectif, se familiariser avec les principes de la méta-analyse, en comparant plusieurs approches méta-analytiques sur résultats publiés (méthode des effect-size, méta-régression, approche bayésienne, régression simple), et de faire le point sur la position de l'hétérozygote par rapport aux deux homozygotes. La méta-analyse a en fait porté sur six critères de qualité de viande et un critère de qualité de carcasse (Salmi et al., 2010). Cette étude a combiné les résultats de 23 publications correspondant à un lot total de 3 530 animaux, afin d'étudier l'effet du gène HAL sur le pH_u , le pH_{45} , les coordonnées de la couleur (L^* , a^* , b^*) et les pertes au ressuyage (DL). Concernant la qualité de carcasse, seules les différences des pourcentages de maigre entre les génotypes NN et Nn ont été analysées. Deux méthodes méta-analytiques ont été comparées : la méthode du « pooling » et la méthode des « effect-size ». Cette dernière est plus appropriée lorsqu'il s'agit de méta-analyses combinant des études à effectifs limités, mais présente l'inconvénient de ne permettre que des comparaisons deux à deux des niveaux des facteurs étudiés. Comme principal résultat la méta-analyse a permis de confirmer l'effet du gène halothane sur l'ensemble des paramètres étudiés, à l'exception de l'indice de rouge (a^*). Concernant la méthode statistique appropriée, notre étude a permis de mettre en évidence l'avantage de la méthode des « effect-size » par rapport à la réduction de l'hétérogénéité entre les études combinées.

Cette étude a permis également de distinguer l'avantage de l'approche bayésienne pour résoudre le problème de l'hétérogénéité entre études, d'où le choix de cette approche pour l'étude suivante qui a pour objet la méta-analyse de l'effet des principaux facteurs de la période de pré-abattage sur les paramètres de la qualité technologique de la viande de porc.

L'autre ensemble de facteurs qui nous intéressait était les conditions de pré-abattage. En effet, celles-ci sont bien connues pour avoir une forte incidence sur la qualité de la viande, mais il est supposé qu'il puisse y avoir une interaction entre les conditions d'abattage et le type génétique, en fonction de la réactivité au stress (Terlouw et al., 2009). Il n'a pas été possible d'étudier directement cette interaction compte tenu du très faible nombre de publications sur le sujet. La seconde étude méta-analytique a donc porté sur l'effet des conditions de pré-abattage (Salmi et al., 2012), basée sur la combinaison des résultats de 27 publications correspondant à un effectif total de 6 526 animaux, avec pour objectif d'étudier l'effet des trois étapes clé de pré-abattage ayant un effet prononcé sur la qualité technologique de la viande de porc, à savoir : la durée de jeûne, du transport, de repos des animaux et de l'interaction transport x jeûne sur quatre des principaux paramètres de la qualité technologique de la viande : le pH45, le pHu, la couleur (L^*) et les pertes au ressuyage (DL). Cette étude, portant sur des covariables quantitatives (et non plus des classes comme dans l'étude précédente) a montré l'intérêt des modèles hiérarchiques avec une approche bayésienne et a permis d'estimer des coefficients de régression entre les caractères de qualité de viande et d'une part les temps de mise-à-jeun et d'autre part les durées de transport, ainsi que d'étudier l'interaction entre ces deux facteurs. Les résultats de cette méta-analyse ont montré que le temps de jeûne avait un effet significatif sur le pHu mesuré au niveau du muscle *longissimus*, alors que le temps de repos affectait significativement le pHu mesuré au niveau du muscle *semimembranosus*. Le transport et l'interaction transport x temps de jeûne avaient un effet significatif sur les variations de DL. Le modèle hiérarchique bayésien choisi pour mener cette étude est l'un des modèles hiérarchiques qui pourrait être utilisé dans le but de résoudre le problème de l'hétérogénéité entre études.

Nous avons donc réussi, avec ces deux études, à nous approprier la démarche méta-analytique tout en faisant un point objectif pour des effets de facteurs parfois controversés dans la littérature. De plus, dans la plupart des articles appliquant une démarche méta-analytique, les méthodes statistiques utilisées sont peu remises en perspectives, en regard du type de données analysées. A travers le travail bibliographique sur les différentes approches statistiques et leur application à deux types de données différents, nous avons maintenant une

sorte de guide des bonnes pratiques de l'analyse méta-analytique plus complet pour le domaine et le type de données qui nous intéressent. Un aspect qui n'a cependant pas été abordé, faute de données accessibles, a été l'analyse de données individuelles (et non pas de données résumées issues des publications).

Enfin, dans le cadre de la formation des ingénieurs des instituts techniques, nous avons accueilli S. Schwob, ingénieur IFIP détaché à l'INRA entre septembre 2008 et juillet 2011. L'objectif était de la former aux techniques d'analyse des nouvelles données moléculaires pour leur prise en compte dans les évaluations porcines. Elle a travaillé sur l'évaluation de la race Piétrain en prenant en compte l'information au génotype halothane (Schwob et al., 2010). Plus que la simple analyse des données et l'adaptation des modèles d'analyse, il s'agissait également de mettre en place le recueil et la mise à disposition de l'information dans les bases pour que l'évaluation puisse être réalisée en routine.

3.3. Recherche de prédicteurs de la qualité de la viande

Pour améliorer la qualité de la viande sur des critères plus étendus que la qualité technologique (et donc que le pH ultime de la viande), il y a nécessité de trouver de nouveaux prédicteurs fiables, qui puissent être mesurés sur un grand nombre d'animaux et qui soient bien corrélés aux caractères d'intérêt. Avant de se lancer dans des expériences de validation à grande échelle sur un nombre important d'animaux pour estimer les paramètres génétiques et éventuellement les préconiser pour la sélection, des expériences de taille plus modeste en terme d'animaux (mais pas de mesures) doivent être mises en place, en profitant de la variabilité existant entre races, ou entre système de production, pour donner des premières pistes.

Dans le but de trouver des prédicteurs, de type biomarqueurs, de la qualité sensorielle de la viande de porc, une comparaison de porc de race Large White et Basque a été mise en place par PEGASE. Outre la présence de deux races différentes, la comparaison portait également sur les systèmes de production, avec un système d'élevage standard, un système alternatif (avec accès à l'extérieur) et un système extensif (uniquement pour les porcs de race Basque). Cette expérimentation a été réalisée dans le cadre du projet européen Q-Porkchairs. Un nombre très important de mesures a été réalisé sur ces animaux pour la composition de muscle, la qualité sensorielle de la viande, mais aussi des mesures en protéomique et en transcriptomique. Une des questions était de comprendre les relations entre ces différents

types de variables et de trouver des prédictors de la qualité de viande. Les approches type CCA, utilisées précédemment dans une étude sur le lapin (Combes et al., 2008) n'était pas totalement satisfaisantes puisqu'elles ne s'appliquent qu'à deux groupes de variables, alors que dans la présente étude, les variables pouvaient être classées en neuf groupes distincts : transcriptomiques (15k Agilent muscle microarray), protéomiques, sensorielles (flaveur, jutosité, ...), technologiques (pH, couleur, force de cisaillement...), chimiques (teneur en protéines et en eau), composition d'acides gras, protéolyse, fibres musculaires (type et taille des fibres) et de réactivité à l'abattage (teneur plasmatique en ACTH et cortisol). Dans le cadre de la thèse de B. Salmi, une analyse multivariée a été utilisée afin d'intégrer l'ensemble des variables (Salmi et al., soumis). D'abord, une analyse en composantes principales (ACP) a été utilisée pour estimer de manière globale les corrélations entre l'ensemble des variables. Ensuite, des ACP partielles intra- et inter-classes de race x système d'élevage ont été effectuées afin d'identifier les variables discriminant les cinq classes (variabilité inter-classes) et de comparer les structures de ces variables au sein de chaque classe (variabilité intra-classes). Afin de pouvoir analyser les groupes de variables et de remédier au problème de leur différence de structure, on a utilisé l'analyse factorielle multiple (AFM; Escofier et Pagès, 1994) qui consiste en une ACP pondérée incluant des ACP partielles correspondant aux neuf groupes de variables. Les résultats de l'AFM ont permis une comparaison globale des cinq classes de race x systèmes d'élevage en considérant les neuf groupes de variables et l'analyse de leur structure entre classes, et on en déduit que le premier axe discrimine les races, alors que le deuxième axe discrimine les systèmes d'élevage. L'étude des corrélations des groupes de variables avec les deux premiers axes factoriels a montré que le premier axe est principalement expliqué par les variables transcriptomiques, chimiques, technologique et de composition en acides gras. Cependant, les variables de réactivité à l'abattage contribuent principalement au deuxième axe (donc à la différence entre système d'élevage, en particulier le système extensif). Dans le système conventionnel, les groupes de variables discriminant les individus des deux races ont été relativement similaires (variables chimiques, sensorielles et de protéolyse). Dans le système alternatif, les variables technologiques discriminaient les animaux LW, cependant, les variables sensorielles et protéomiques discriminaient les animaux Basque. Concernant les animaux Basque élevés en système extensif, les variables technologiques, de protéolyse et transcriptomiques étaient les variables qui discriminaient fortement les individus de cette classe.

Cette approche a permis de manière très globale d'illustrer la structuration de la variabilité entre les classes définies par race/système de production et entre les individus à

l'intérieur de ces classes. Elle restait cependant plutôt qualitative. Une approche quantitative a donc été réalisée pour compléter cette première étude, dans le cadre du travail de thèse en cotutelle avec l'université de Taïwan à Taïpei de Y.C. Chen que je co-encadre de manière alternée depuis 2009 (Chen et al., soumis). Dans cette seconde étude, plutôt que d'estimer toutes les corrélations entre variables en essayant de faire le tri entre les corrélations significatives et non significatives, nous avons estimés les corrélations partielles pour ne mettre en évidence les relations directes et indirectes entre les variables. Le principe des corrélations partielles est d'estimer la relation entre deux variables en tenant compte de l'influence des autres variables, alors que dans le cas des corrélations de Pearson, la corrélation est estimée sans tenir compte des autres variables (Ma et al., 2007). En comparaison de l'AFM ou de l'ACP, cette méthode permet de construire des vues globales d'un réseau représentant les liens directs entre les variables étudiées à travers l'estimation des corrélations partielles mais aussi de se focaliser sur des sous réseaux à partir de nœuds choisis pour s'intéresser plus particulièrement à un sous-groupe de variables. Ainsi, les variables les plus importantes peuvent être filtrées à partir d'un grand nombre de variables initial pour des études ultérieures. Par exemple, pour les variables sensorielles, seules 10 sur 12 initialement mesurées pouvaient être liées de manière significatives aux autres types de variables, et que ces variables étaient regroupées en 3 sous-ensembles : un lié à l'apparence de la viande crue, un lié à la tendreté et à la flaveur et un troisième lié à la jutosité et aux sensations en bouche. Une variable biochimique (pH 30 min post mortem) était liée à ces deux derniers sous-ensembles. Cette première étude se limitait aux variables physiques, chimiques et sensorielles. Elle devra être complétée en tenant compte des variables protéomiques et transcriptomiques.

3.4. Abandon de la castration et odeurs de verrat

Dans la plupart des travaux précédemment cités, le but est de comprendre la qualité de la viande dans le but de l'améliorer, en partant du principe que celle-ci est plutôt satisfaisante. Dans le cas des odeurs de verrat, le problème est posé dans des termes un peu différents puisqu'il s'agit de se débarrasser d'un défaut d'odeur qui ne concerne qu'une partie des individus, à savoir quelques pourcents des porcs mâles non castrés. En fait, la problématique est originellement celle de l'abandon de la castration chirurgicale des porcelets mâles, envisagée au niveau européen à l'horizon 2018. Cette castration est pratiquée principalement pour éviter les défauts de qualité de viande appelés « odeur de verrat ». Ce défaut est lié à l'accumulation de deux molécules dans le gras de porc, l'androsténone et le scatol. Comme

une des alternatives à l'abandon de la castration chirurgicale est l'élevage de mâles entiers, il est impératif de résoudre de manière durable ces défauts d'odeur, et la sélection apparaît comme un moyen efficace à moyen/long terme. Cependant, si ces défauts d'odeur sont plutôt bien caractérisés, leur mesure est difficile, longue et coûteuse et n'était pas, en tout cas jusque très récemment, mesurée sur beaucoup d'animaux, ce qui rend la sélection contre les odeurs de verrat peu envisageable dans le contexte actuel. Par ailleurs, il y a une nécessité de mieux caractériser chacune des populations du croisement terminal, pour identifier les populations à risque et déterminer celles sur lesquelles doit porter l'effort de sélection,

L'une des premières pistes envisagées pour la sélection contre les odeurs de verrats était celle de la sélection assistée par marqueurs dans laquelle on utilise des marqueurs génétiques pour repérer les animaux les plus problématiques. Ce projet avait été esquissé par J.P. Bidanel dans le cadre du programme européen SABRE à savoir la validation de QTL ayant un effet sur les taux d'androsténone et de scatol chez le verrat, trouvés dans d'autres populations porcines par différents partenaires du projet. Dans ce cadre, deux expérimentations ont été menées en parallèle :

- la cartographie fine du QTL précédemment localisé sur le chromosome 7 dans le dispositif PORQTL en profitant de l'existence de backcross Meishan x Large White (initialement procréer pour cartographier finement un QTL ayant un effet sur l'engraissement). A la suite de ces travaux, un gène candidat a été identifié et des génotypages ont été réalisés dans différentes populations (Landrace Norvégien, Duroc Norvégien, Large White Suisse, populations croisées) pour confirmer l'effet de ce gène. Suite à ces analyses, le gène n'a malheureusement pas été confirmé (Robic et al., 2012).
- La détection de QTL dans la population Large White Français. En complément des études réalisées par les différents partenaires européens, nous avons produit une population expérimentale de Large White (50 pères peu apparentés, 8 descendants par père) mesurée pour l'androsténone et le scatol (et tous les caractères de croissance, composition corporelle et qualité de viande habituellement mesurés) qui a été génotypée avec la puce porcine Illumina 60 k SNP. Le choix de la race Large White a été réalisé sur la base de l'existence potentielle d'un gène majeur dans cette race ayant un effet sur la teneur en androsténone (Fouilloux *et al.*, 1998). De plus, c'est la race majoritairement utilisée en France dans la production des truies croisées parentales. L'analyse de ce dispositif a été réalisée par G. Le Mignon dans le cadre d'un post-doc.

Compte tenu des effectifs limités de ce dispositif, peu de QTL ont été mis en évidence. Le plus prometteur est un QTL sur le chromosome 8 pour le scatol (Le Mignon et al., 2011). Pour les caractères de qualité (étudiés par F. Shumbusho dans le cadre d'un stage de master 2), plusieurs QTL se colocalisaient sur le chromosome 15, à proximité du gène RN (Shumbusho et al., 2011).

De ces expériences, il est apparu que l'hypothèse d'un gène majeur présent en race Large White proposée par Fouilloux *et al.* (1998) n'était pas confirmée. En comparant nos résultats avec ceux obtenus par les partenaires du projet, il est également apparu que les QTL détectés dans d'autres populations, notamment Duroc et Landrace, sur le chromosome 6, n'était pas présent en race Large White. Le dernier point à souligner dans cette étude est que les niveaux observés d'androsténone et de scatol étaient faibles, voire très faibles dans cette population et que l'effort de sélection n'était pas à exercer préférentiellement dans cette race. Avant la fin de ce projet, la sélection génétique a connu une révolution avec l'arrivée des puces SNP haute densité. En quelques années, cet outil s'est développé de manière considérable avec la mise en place, principalement dans les schémas bovins laitiers, de la sélection génomique. De ce fait, les projets de sélection assistée par marqueurs sont partiellement tombés en désuétude au profit des approches de sélection génomique. L'étude des odeurs de verrat s'est donc développée dans ce nouveau contexte, en privilégiant la constitution de nouvelles populations ressources.

3.5. La sélection génomique dans les schémas de sélection pyramidaux

Le dernier aspect que j'aborderai ici est l'implication dans la thématique amélioration génétique du porc. Avec l'évolution des informations génomiques, l'adaptation des schémas de sélection porcins doit tenir compte de l'utilisation des informations moléculaires. Un travail de thèse (réalisé par un IR actuellement dans l'équipe), que je co-encadre avec F. Phocas, a été initié pour étudier l'optimisation des schémas de sélection porcins avec l'utilisation d'informations moléculaires issues de puces SNP haute densité, en traitant le nombre et la nature des animaux à mesurer (en station, en ferme) et à génotyper. Les premiers résultats, issus de simulations stochastiques, montrent que même avec des tailles de population de référence limitées à quelques milliers d'individus, la sélection génomique permet d'accroître le progrès génétique par rapport à la sélection actuellement pratiquée dans une population de type lignée mâle (Tribout et al., 2012). L'étude a ensuite porté sur les

possibilités de diminuer les coûts de mise en œuvre de la sélection génomique dans le même type de population porcine en diminuant le coût de génotypage. Ce coût peut être réduit en utilisant des puces de moindre densité avec un nombre plus limité de marqueurs ou bien en génotypant moins d'individus. Dans les deux cas, il est possible de réduire le coût de la mise en œuvre de la sélection génomique tout en restant plus efficace que la sélection classique (Tribout et al., 2013). Pour achever cette partie, il reste à étudier le rapport coût/bénéfice pour l'ensemble de la filière, sachant que l'effort de sélection réalisé dans les lignées (grand)-parentales a un résultat démultiplié au niveau de la production.

Cette thématique intéressant également les volailles, nous avons lancé en janvier 2011 le programme ANR Utopige. Ce projet vise à construire des populations de référence à la fois chez le porc et les poules pondeuses pour étudier plus précisément les problématiques de la sélection génomique dans le cadre des espèces à schéma de sélection pyramidal. Ces problématiques sont l'utilisation du croisement et la différence entre les milieux de sélection et de production. Ce programme, qui va durer quatre ans, est en partenariat avec des organismes de sélection porcins et un sélectionneur avicole. Il met l'accent sur les caractères de santé, bien-être et qualité des produits. Pour la partie porcine, l'élevage de mâles entiers a donc été prioritairement pris en compte dans ce programme en contrôlant, en station, 1000 Piétrain, 1000 piétrain croisés Large White issus des mêmes pères que les Piétrain pur. Cette population, génotypée, permettra d'établir des équations de prédiction de la valeur génomique des individus, en affinant le modèle pour tenir compte (ou pas) des performances mesurées sur les croisés. Dans un deuxième temps, des animaux croisés issus de plusieurs types génétiques maternels seront phénotypés selon les mêmes modalités pour valider les valeurs génomiques dans une descendance croisées hétérogène.

Chapitre 4

Perspectives : nouveaux caractères et analyse des données haut débit

Dans les années à venir, l'enjeu de l'étude des caractères va être d'intégrer des informations de plus en plus complexes, d'origines et de formes variées, que ce soit au niveau génétique (marqueurs de plus en plus nombreux voire séquençage des individus) ou au niveau phénotypique (métabolome, protéome, imagerie...) tout au long de la vie de l'individu. La

dynamique est donc triple : se donner les moyens d'acquérir ces données de manière cohérente pour en extraire une information pertinente, utiliser les modèles d'analyse adéquats pour traiter ces multiples informations, donner du sens à cette masse de résultats pour améliorer notre connaissance (et notre maîtrise) des caractères d'intérêt.

4.1. Les caractères de comportement et d'adaptation

A partir de 2002, j'ai été amenée à étendre mes activités de recherches à l'étude du déterminisme génétique du comportement, pour compléter les travaux précédents engagés par la Station de Recherches Avicoles. Le premier problème soulevé par rapport au comportement des canards mulards a été l'augmentation de la nervosité des animaux, qui se traduit par des mouvements de panique pouvant entraîner la mort d'animaux. Ces problèmes étaient attribués à la sélection pour le blanchiment du plumage des canards. Une première étude a permis de montrer, dans une souche expérimentale hétérogène pour la couleur des mulards qu'il n'existe pas de relation claire entre l'émotivité et la couleur du plumage. Elle a également permis de réaliser une première estimation de paramètres génétiques pour les caractères de comportement telle que l'immobilité tonique, la réactivité à l'homme et le niveau de corticostéronémie, avec la mise en évidence d'un caractère potentiellement sélectionnable : le niveau de corticostéronémie après une mise en filet. Le deuxième volet de l'expérience était l'estimation des paramètres génétiques du croisement, à partir d'animaux d'un croisement factoriel fournis par un sélectionneur privé. Les premiers résultats ont montré qu'il existait de forts effets d'hétérosis (Arnaud et al. 2008) pour le comportement. D'une manière générale, ces deux expériences ont montré que le canard est un animal peureux et sociable, *a priori* deux difficultés pour l'élevage en grand groupe tel qu'il est pratiqué actuellement dans l'élevage standard.

Plus récemment, la thématique stress/robustesse/adaptation a repris de l'importance dans les productions animales, dans l'optique du développement durable. Cependant, cette thématique étant particulièrement complexe et englobant des aspects très diversifiés, il a été choisi, pour ce qui concerne la génétique du porc, d'étudier la réponse au stress en se focalisant dans un premier temps sur l'axe cortico-surrénalien. Une étude pilote, proposée par P. Mormède (INRA LGC, Toulouse), a été réalisée en 2010 pour estimer les paramètres génétiques de la teneur en cortisol en réponse à l'injection d'ACTH sur quelques centaines de Large white à 6 semaines d'âge (Larzul et al., 2010). L'estimation des paramètres génétiques a montré que ce

caractère est très héritable ($h^2=0,68$) dans cette race. Quelques verrats divergents pour ce caractère ont été conservés (semence congelée) en vue de prolonger cette étude par une expérience de sélection sur ce caractère. Cette expérience a débuté cette année avec une première génération de sélection. Les premiers résultats ont confirmé la valeur élevée de l'héritabilité du caractère ($h^2=0,77$) et une différence significative a été observée entre la descendance des verrats précédemment retenus (0,73 écart-type phénotypique). Les conditions sont donc très favorables pour obtenir, en 2 générations, une divergence importante sur la réponse à l'ACTH. Cette expérience servira de support à des études approfondies sur le comportement des animaux, leur résistance au stress et leur robustesse. Ce sera également un dispositif intéressant pour éclairer les relations entre réactivité des animaux au stress et qualité de la viande, l'abattage étant, par définition, un stress important.

Dans la problématique d'abandon de la castration, si la qualité de la viande avec l'absence de défaut d'odeur de verrot est l'enjeu majeur, le comportement des mâles entiers ne doit pas être occulté. En effet, le développement de la puberté des animaux avant leur abattage conduit à l'augmentation du nombre de comportements sexuels (ex : de monte) voire de comportements agressifs. Dans le programme Utopige, le comportement n'a pas été mesuré en tant que tel mais les lésions corporelles ont été notées sur l'ensemble des animaux à différents stades (après le premier mélange en case d'engraissement, avant le premier départ à l'abattoir, sur les carcasses). Par ailleurs, il est prévu d'étudier de manière plus approfondie le comportement alimentaire, mesuré dans ce dispositif avec des distributeurs d'aliment concentré pour comprendre les liens ce comportement, la hiérarchie dans le groupe et les comportements agressifs. Des études ciblées sur quelques groupes d'individus seront inmanquablement nécessaires pour valider, par des mesures visuelles de comportement, pour valider et compléter cette approche, sachant que l'étude fine du comportement sur quelques milliers d'individus ne nous est pas, à l'heure actuelle, accessible.

4.2. Sélection contre l'odeur de verrot

Comme mentionné précédemment, l'arrêt de la castration pose un fort enjeu pour la qualité de la viande de porc. D'un point de vu conceptuel, il est a priori facile de contre sélectionner l'occurrence d'odeurs de verrot en diminuant les teneurs en gras des deux principaux composants responsables de ces défauts : l'androsténone et le scatol. Depuis de nombreuses années déjà, le déterminisme génétique de ces caractères est connu, l'héritabilité

étant plutôt élevée voire très élevée, avec une corrélation génétique positive entre les deux (pour revue, voir Robic et al., 2008). Cependant, la mise en œuvre effective est compliquée d'une part par la difficulté (ou le coût) de la mesure elle-même, d'autre part par les effets corrélés de la sélection qui sont eux plutôt mal connus. Il est en effet probable, compte tenu des liaisons métaboliques entre androsténone et hormones stéroïdiennes qu'une sélection contre la teneur en androsténone puisse avoir des impacts défavorables sur les caractères de reproduction mâles voire femelle, même si ce dernier lien semble plus ténu (Strathe et al., 2013). Il s'agit donc maintenant de mieux comprendre les relations entre apparition de la puberté et accumulation d'androsténone dans le gras. Jusqu'à présent, dans le programme Utopige, nous n'avons accès qu'à une information ponctuelle, juste avant l'abattage, qui se situe aux alentours de l'apparition de la puberté, à travers une mesure de la testostérone plasmatique. Obtenir des cinétiques plus exhaustives nécessiterait de recourir à des prélèvements sanguins réguliers, ce qui ne peut être raisonnablement fait sur un grand nombre d'individus. L'idée est donc d'obtenir cette information sur un fluide plus accessible : la salive. La première voie envisagée, plus simple et sans doute plus sûre, est de doser les composants (hormones stéroïdiennes, telle que testostérone, l'oestradiol voire l'androsténone même si cette dernière mesure semble encore assez lourde à mettre en œuvre même sur la salive) pour un suivi individuel des mâles au moment de l'apparition de la puberté. Le suivi pourrait se faire à intervalles réguliers sur plusieurs semaines (voire plusieurs mois pour des verrats de service si nécessaire). Comme il s'agit pour nous d'une voie exploratoire, l'étude porte sur peu d'individus, mais si elle s'avère fructueuse, il sera possible de la mettre en œuvre sur un nombre plus important d'animaux pour explorer les relations génétiques entre puberté et androsténone. Par ailleurs, ce type de mesures peut permettre de sélectionner précocement des individus extrêmes pour des études physiologiques sur les caractéristiques de la semence en lien avec la fertilité. La seconde voie envisagée s'aventure davantage du côté du phénotypage haut débit avec l'étude de profils salivaires obtenus sur la salive totale. Pour l'instant, cet aspect reste extrêmement préliminaire : il est techniquement faisable, mais nous n'avons pour l'instant rien à quoi relier ces profils ; tout reste à faire, en collaboration avec les personnes compétentes, en terme de validation des mesures, de choix des protocoles expérimentaux pour comprendre l'information fournie par ce genre de mesures et pour l'exploiter afin d'approfondir la relation entre apparition de la puberté et accumulation d'androsténone dans le gras, l'espoir sous-jacent étant de trouver, à terme, pour la sélection, des mesures plus accessibles que la mesure directe de la teneur en androsténone dans le gras par une extraction chimique longue et onéreuse.

4.3. **Prise en compte de l'information du microbiote intestinal**

Le dernier point que j'aborderai est l'étude du métagénome intestinal. Sur ce thème, je participe, dans le cadre du projet ANR SusFlora porté par C. Rogel-Gaillard (GABI) à l'analyse du déterminisme génétique du génome porcine par l'estimation des paramètres génétiques et, dans un deuxième temps à la détection de QTL en utilisant des données SNP de la puce 64k Illumina. Jusqu'à présent, il s'agit surtout d'appliquer les modèles de la génétique quantitative classique à des nouveaux types de données que sont la caractérisation des populations bactériennes de l'intestin à travers le séquençage des ARN16s. Cependant, il sera judicieux d'approfondir la manière d'estimer les paramètres génétiques, le modèle standard, pour robuste qu'il soit, pouvant s'avérer inadéquat. En effet, ces données sont le résultat d'un comptage de séquences, ce qui ramène vers les modèles proposés sur les données de RNAseq. Comme il s'agit d'un champ nouveau, peu exploré du point de vue de la génétique quantitative, il faut envisager les études de manière progressive. Ainsi, dans un premier temps, il est recevable d'utiliser des données simplifiées telles que les pourcentages de « genres » bactériens, qui sont des données synthétiques, relativement peu nombreuses puisque limitées à une ou deux centaines par individus et pour lesquelles il est possible d'appliquer une modélisation standard pour estimer les paramètres génétiques. Il en découle une estimation de l'héritabilité pour chacun des genres, une estimation des corrélations génétiques entre genres, mais aussi avec d'autres critères comme la richesse en genres bactériens ou bien l'entérotype (en gros, estimé à partir d'un profil bactérien). Cette approche permet également d'estimer aisément des relations avec d'autres caractéristiques de l'individu, notamment avec les paramètres de la réponse immunitaire. Cependant, cette première phase accomplie, il sera nécessaire d'explorer les mesures « brutes », pour mieux comprendre les relations génétiques entre l'hôte et le microbiote.

Cette partie est pour l'instant un peu détachée des études qui me sont propres, puisque je participe uniquement à une partie de l'analyse des données, sans avoir d'intervention sur la conduite de l'étude proprement dite, que ce soit sur la mise en œuvre des mesures, l'acquisition des données ou même sur des analyses qui relèvent plus spécifiquement de la métagénomique. Toutefois, il est enrichissant de participer à des projets différents de cette ampleur, en terme de nouvelles collaborations, de renouvellement des méthodes statistiques pour l'analyse des données, de nouveaux champs de connaissances à explorer. Ceci dit, en terme d'appropriation, il sera peut-être nécessaire, dans quelques années, pour mieux

comprendre le déterminisme génétique de certains caractères, de tenir compte non seulement du génome de l'hôte mais aussi de connaître les caractéristiques de son microbiote.

Conclusion

Dans les études auxquelles j'ai participées au cours de toutes ces années, le fil conducteur aura été l'analyse du déterminisme génétique des caractères de qualité des produits dans diverses espèces animales. Il faut avouer que ce fil a été plus ou moins épais selon les circonstances, les projets ayant parfois tendance à s'accumuler, les collaborations conduisant à explorer d'autres voies également instructives, les opportunités permettant de mettre en œuvre des projets multiformes pour remplir plusieurs objectifs, les responsabilités supposant d'avancer sur plusieurs fronts. Par ailleurs, il est plus aisé de décrire les études qui ont permis d'apporter de nouvelles connaissances, de ne retenir que les résultats majeurs. Cependant, certains sujets restent en plan, faute de temps, de motivation quand les résultats sont décevants, de continuité quand de nouveaux projets sont mis en place, avec des questionnements différents, quand de nouveaux outils sont disponibles pour ré-explore et approfondir ce qui semblait déjà connu. Et sur le plan des outils, la génétique n'a cessé d'évoluer, apportant toujours plus d'informations disponibles sur le génome au fil du temps.

Un autre point à souligner est l'importance de la place des expérimentations dans l'étude des caractères, sous des formes variées : expériences de sélection (divergentes, de longue ou de courte durée), dispositifs familiaux pour la détection de QTL, production de populations expérimentales (comparaison de génotypes ou croisements de lignées), en profitant des cycles relativement courts des espèces étudiées. Ces nombreuses expérimentations ont été réalisées essentiellement sur les unités expérimentales de l'INRA qui ont offert un cadre idéal pour mener toutes ces études. L'intérêt majeur était également de réunir des collaborations autour de ces dispositifs expérimentaux pour les valoriser au mieux, l'enjeu étant généralement de pouvoir mettre en œuvre un maximum de données susceptibles d'apporter de réponses aux questions posées. C'est sans doute la partie la plus passionnante : chercher à répondre à une question, construire le dispositif qui permettra d'y répondre et l'enrichir et le mettre en œuvre avec différents partenaires, et veiller à ce qu'il soit conduit dans les meilleures conditions pour assurer la qualité des analyses. L'effet parfois

pervers est de trop accumuler sur un seul dispositif et de ne pas le valoriser rapidement au mieux.

D'une manière générale, dans le contexte des productions animales, la qualité de la viande devra être maîtrisée, et dans cet objectif, la génétique fournit un outil adéquat. Pour les prochaines années, l'enjeu est maintenant clairement l'intégration des données, que ce soit de génotypage avec une information sur les marqueurs génétiques de plus en plus dense, voire l'accès à la séquence complète du génome, ou de phénotypage avec l'utilisation au choix d'automates d'enregistrement, d'images, de spectres, de profils protéique/métabolomique/.... L'acquisition de ce type de données dans un objectif d'amélioration génétique ou de compréhension du déterminisme génétique des caractères de qualité de viande, pour le porc notamment, reste à mettre en œuvre.

Publications

A. Articles dans des revues scientifiques à comité de lecture

- A1. Salmi B., Larzul C., Damon M., Lefaucheur L., Mourot J., Laville E., Gatellier P., Méteau K., Laloë D., Lebret B. Multivariate analysis to compare pig meat quality traits according to breed and rearing system. *Animal* (soumis).
- A2. Chen Y.C., Lebret B., Larzul C. A partial correlation-based network construction of pork quality traits collected on French Large White and Basque pigs. *Meat Sci.* (soumis)
- A3. Tribout T., Larzul C. Phocas F. Economic interest of implementing genomic evaluations in a pig male line breeding scheme. *Genet. Sel. Evol.* (en révision)
- A4. Drouilhet L., Gilbert H., Balmisse E., Ruesche J., Tircazes A., Larzul C., Garreau H. (2013) Genetic parameters for two selection criteria for feed efficiency in rabbits. *J. Anim. Sci.* (sous presse)
- A5. Tribout T., Larzul C. Phocas F. (2012) Efficiency of genomic selection in a purebred pig male line. *J. Anim. Sci.* 90, 4164-417.
- A6. Robic A., Larzul C., Grindflek E., Fève K., Chevillon P., Hofer A., Iannuccelli N., Milan D., Prunier A., Riquet J. (2012) Molecular characterization of the porcine TEAD3 (TEF-5): Examination of a promoter mutation as the causal mutation of a QTL affecting androstenone level in boar fat. *J. Anim. Breed. Genet.* 129, 325-335.
- A7. Salmi B., Trefan L., Bünger L., Doeschl-Wilson A., Bidanel J.P., Terlouw C., Larzul C. (2012) Bayesian meta-analysis of the effect of fasting, transport and lairage time on four attributes of pork meat quality. *Meat Science* 90, 584-598.
- A8. Robic A., Le Mignon G., Fève K., Larzul C., Riquet J. (2011) New investigations around CYP11A1 and its possible involvement in an androstenone QTL characterised in Large White pigs. *Genetics Selection Evolution*, 43:15.
- A9. Robic A., Fève K., Larzul C., Billon Y., van Son M., Liaubet L., Sarry J., Milan D., Grindflek E., Bidanel J.P., Riquet J. (2011) Expression levels of 25 genes in liver and testis located in a QTL region for androstenone on SSC7q1.2. *Animal Genetics* 42, 662-665.
- A10. Trefan L., Bünger L., Bloom-Hansen J., Rooke J., Salmi B., Larzul C., Terlouw C., Doeschl-Wilson A. (2011) Meta-analysis of the effects of dietary vitamin E supplementation on α -tocopherol concentration and lipid oxidation in pork. *Meat sci.* 87, 305-314.
- A11. Sanchez M.P., Iannuccelli N., Basso B., Foury A., Billon Y., Gandemer G., Gilbert H., Mormède P., Bidanel J.P., Larzul C., Riquet J., Milan D., Le Roy P. (2011) Genome scan in an F2 Duroc x Large White population: QTL for meat quality, stress hormones and production traits. *Animal* 5, 167-174.
- A12. Trefan L., Bünger L., Rooke J., Bloom-Hansen J., Salmi B., Larzul C., Terlouw C., Doeschl-Wilson A. (2010) Meta-analysis of effects of dietary vitamin E and post slaughter storage conditions on changes of redness (a^*) of pork. *Archiv Tierzucht* 53, 564-577.
- A13. Bodin L., Bolet G., Garcia M., Garreau H., Larzul C., David I. (2010) Robustesse et canalisation : vision de généticiens. *INRA Prod. Anim.* 23, 11-22.
- A14. Salmi B., Trefan L., Bloom-Hansen J., Bidanel J.P., Doeschl-Wilson A., Larzul C. (2010) Meta-analysis of the halothane gene effect on six parameters of pig meat quality traits and on carcass leanness. *J. Anim. Sci.* 88, 2841-2855.
- A15. Arnaud I., Mignon-Grasteau S., Larzul C., Guy G., Faure J-M., Guémené D. (2008) Behavioural and physiological fear responses in ducks: genetic cross effects. *Animal* 10, 1518-1525.
- A16. Combes S., Gonzalez I., Jehl N., Cauquil L., Darce B., Lebas F., Baccini A., Larzul C. (2008) Relationship between sensorial and physicochemical measurements in meat of rabbit from three different breeding systems using canonical correlation analysis. *Meat Sci.* 80, 835-841.
- A17. Garreau H., Bolet G., Larzul C., Robert-Granié C., Saleil G., SanCristobal M., Bodin L. (2008) Results of four generations of a canalising selection for rabbit birth weight. *Livest. Sci.* 119, 55-62.
- A18. Marie-Etancelin C., Chapuis H., Brun J.M., Larzul C., Mialon-Richard M.M., Rouvier R. (2008) Genetics and selection of mule ducks in France: a review. *World's Poultry Sci. J.* 64, 187-208.

- A19. Robic A., Larzul C., Bonneau M. (2008) Genetic and metabolic aspects of androstenone and skatole deposition in pig adipose tissue: a review. *Genet. Sel. Evol.* 40, 129-143.
- A20. Robic A., Larzul C., Bonneau M. (2008) Genetic and metabolic aspects of androstenone and skatole deposition in pig adipose tissue: a review. Erratum. *Genet. Sel. Evol.* 40, 581-582.
- A21. Sanchez M.P., Iannuccelli N., Basso B., Bidanel J.P., Billon Y., Gandemer G., Gilbert H., Larzul C., Legault C., Riquet J., Milan D., Le Roy P. (2007) Identification of QTL with effects on intramuscular fat content and fatty acid composition in a Duroc x Large White cross. *BMC Genetics* 8, 55.
- A22. Laville E., Sayd T., Terlouw C., Chambon C., Damon M., Larzul C., Le Roy P., Glénisson J., Chérel P., (2007). Comparison of sarcoplasmic proteomes between two groups of pig muscles selected for shear force of cooked meat. *J. Agri. and Food Chem.* 55, 5834-5841.
- A23. Combes S., Larzul C., Jehl N., Cauquil L., Gabinaud B., Lebas F. (2007) Ability of physicochemical measurements to discriminate rabbit meat from three different breeding systems. *J. Sci. Food Agric.* 87, 2302-2309.
- A24. Brun J.M., Theau-Clément M., Falières F., Saleil G., Larzul C. (2006) Semen production in two rabbit lines divergently selected for 63-d body weight. *Theriogenology* 66, 2165-2172.
- A25. Chantry-Darmon C., Urien C., de Rochambeau H., Allain D., Pena B., Hayes H., Bertaud M., Grohs C., Cribiu E. P., Deretz-Picoulet S., Larzul C., Save J.C., Neau A., Chardon P., Rogel-Gaillard C. (2006) A first microsatellite-based integrated genetic and cytogenetic map for the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): application to the localization of angora and albino characters. *Anim. Genet.* 37, 335-341.
- A26. Chartrin P., Bordeau T., Méteau K., Juin H., Bernadet M.D., Guy G., Larzul C., Mourot J., Duclos M.J., Baéza E. (2006) Foie gras de canards : Canards de Barbarie, mulard et hinny : quelles sont les particularités sensorielles de leur foie gras? *Viandes et Produits Carnés* 25, 13-17.
- A27. Chartrin P., Méteau K., Juin H., Bernadet M.D., Guy G., Larzul C., Rémignon H., Mourot J., Duclos M.J., Baéza E. (2006) Effect of Intramuscular Fat Level on Sensory Characteristics of Duck Breast Meat. *Poultry Sci.* 85, 914-922.
- A28. Clop A., Marcq F., Takeda H., Pirottin D., Tobin J., Bibé B., Bouix J., Caiment F., Elsen J.M., Eychenne F., Larzul C., Laville E., Meish F., Milenkovic D., Tordoir X., Charlier C., Georges M. (2006). A mutation creating a potential illegitimate miRNA target site in the myostatin gene affects muscularity in sheep. *Nature Genetics* 38, 813-818.
- A29. Larzul C., Imbert B., Bernadet M.D., Guy G., Rémignon H. (2006) Meat quality in an intergeneric factorial crossbreeding between Muscovy (*Cairina moschata*) and Pekin (*Anas platyrhynchos*) ducks. *Anim. Res.* 55, 219-229.
- A30. Piles M., Garreau H., Rafel O., Larzul C., Ramon J., Ducrocq V. (2006) Survival analysis in two lines of rabbits selected for reproductive traits. *J. Anim. Sci.* 84, 1658-1665.
- A31. Sayd T., Morzel M., Chambon C., Franck M., Larzul C., Le Roy P., Monin G., Chérel P., Laville E. (2006) Proteome analysis of the sarcoplasmic fraction of pig semimembranosus muscle: implications on meat colour development. *J. Agri. and Food Chem.* 54, 2732-2737.
- A32. Brun J.M., Richard M.M., Marie-Etancelin C., Rouvier R., Larzul C. (2005) Le canard mulard : déterminisme génétique d'un hybride intergénérique. *INRA Prod. Anim.* 18, 295-308.
- A33. Gondret F., Combes S., Larzul C., Rochambeau H. de (2005) The influence of divergent selection for body weight at 63 days of age in rabbits on muscle characteristics at a same age or at similar weight. COST Action 925, "The importance of prenatal events for postnatal muscle growth in relation to the quality of muscle based foods". 1st working group meeting, Porto, Portugal. 4th-5th October, 2004. *Arch. Tierz.* 48 (Special issue), 98-104.
- A34. Gondret F., Larzul C., Combes S., Rochambeau H. de (2005) Carcass composition, meat quality traits and bone mechanical properties according to growth rate in rabbits. *J. Anim. Sci.* 83, 1526-1535.
- A35. Larzul C., Gondret F. (2005) Aspects génétiques de la croissance et de la qualité de la viande chez le lapin. *INRA Prod. Anim.* 18, 119-129.
- A36. Larzul C., Gondret F., Combes S., Rochambeau H. de (2005) Divergent selection on 63-day body weight in the rabbit: response on growth, carcass and muscle traits. *Genet. Sel. Evol.* 37, 105-122.
- A37. Larzul C., Rochambeau H. de (2005) Selection for residual feed consumption in the rabbit. *Livest. Prod. Sci.* 95, 67-72.

- A38. Larzul C., Rochambeau H. de (2004) Comparison of ten commercial strains of terminal bucks for growth, feed efficiency, and carcass traits. *Anim. Res.* 53, 535-545.
- A39. Larzul C., Guy G., Bernadet M.D. (2004) Feed efficiency, growth and carcass traits in female mule ducks. *Archiv für Geflügelkunde* 68, 265-268.
- A40. Larzul C., Thébault R.G., Allain D. (2004) Effect of feed restriction on rabbit meat quality of Rex du Poitou[®]. *Meat Sci.* 67, 479-484.
- A41. Laville E., Bouix J., Sayd T., Bibé B., Elsen J.M., Larzul C., Eychenne F., Marcq F., Georges M. (2004) Effects on carcass conformation and muscularity of the quantitative trait locus of muscle hypertrophy in Belgian Texel sheep. *J. Anim. Sci.* 82, 3128-3137.
- A42. Brun J.M., Larzul C. (2003) Inheritance of reproductive traits of female common ducks (*Anas platyrhynchos*) in pure breeding and in inter-generic crossbreeding with Muscovy ducks (*Cairina moschata*). *Br. Poult. Sci.* 44, 40-45.
- A43. Genet C., Vignal A., Larzul C. (2003) Isolation and characterisation of microsatellite genetic markers from Peking and Muscovy ducks, *Br. Poult. Sci.* 44, 794-795. (résumé)
- A44. Renand G., Larzul C., Le Bihan-Duval E., Le Roy P. (2003) L'amélioration génétique de la qualité de la viande dans les différentes espèces : situation actuelle et perspectives à court et moyen terme. *INRA Prod. Anim.* 16, 159-173.
- A45. Gondret F., Combes S., Larzul C., Rochambeau H. de (2002) Effects of divergent selection for body weight at a fixed age on histological, chemical and rheological characteristics of rabbit muscles. *Livest. Prod. Sci.* 81-89.
- A46. Larzul C., Rouvier R., Rousselot-Pailley D., Guy G. (2000) Estimation of genetic parameters in a white plumage "polish" geese strain for growth and carcass traits in non overfed animals, and for growth and overfeeding traits in overfed animals. *Genet. Sel. Evol.* 32, 415-427.
- A47. Larzul C., Le Roy P., Gogué J., Talmant A., Jacquet B., Lefaucheur L., Ecolan P., Sellier P., Monin G. (1999) Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. II. Correlated responses in meat quality and muscle compositional traits. *Genet. Sel. Evol.* 31, 61-76.
- A48. Larzul C., Le Roy P., Gogué J., Talmant A., Monin G., Sellier P. (1999) Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. III. Correlated responses in growth rate, carcass composition and reproductive traits. *Genet. Sel. Evol.* 31, 149-161.
- A49. Monin G., Larzul C., Le Roy P., Culioli J., Mourot J., Rousset-Akrim S., Talmant A., Touraille C., Sellier P. (1999) Effects of the halothane genotype and slaughter weight on texture of pork. *J. Anim. Sci.* 77, 408-415.
- A50. Larzul C., Le Roy P., Monin G., Sellier P. (1998) Variabilité génétique du potentiel glycolytique du muscle chez le porc. *INRA Prod. Anim.* 11(3), 183-197.
- A51. Le Roy P., Larzul C., Gogué J., Talmant A., Monin G., Sellier P. (1998) Selection for reduced muscle glycolytic potential in Large White pigs. I. Direct responses. *Genet. Sel. Evol.* 30, 469-480.
- A52. Larzul C., Lefaucheur L., Ecolan P., Gogué J., Talmant A., Vernin P., Sellier P., Le Roy P., Monin G. (1997) Phenotypic and genetic parameters of longissimus muscle fiber characteristics in Large White pigs. *J. Anim. Sci.* 75, 3126-3137.
- A53. Larzul C., Le Roy P., Guéblez R., Talmant A., Gogué J., Sellier P., Monin G. (1997) Effect of halothane genotype (NN, Nn, nn) on growth, carcass and meat quality traits of pigs slaughtered at 95 kg or 125 kg live weight. *J. Anim. Breed. Genet.* 114, 309-320.
- A54. Larzul C., Manfredi E., Elsen J.M. (1997) Potential gain from including major gene information in breeding value estimation. *Genet. Sel. Evol.* 29, 161-184.

B. Mémoires d'obtention de diplômes

- B1. Larzul C. (1997) Variabilité génétique d'une mesure in vivo du potentiel glycolytique musculaire chez le porc. Relations avec les performances, les caractéristiques du muscle et la qualité technologique des viandes, Thèse de Doctorat de l'INA-PG, 139p + annexes.
- B2. Larzul C. (1993) Propositions pour l'amélioration de la sélection caprine. Définition de nouvelles grilles de qualification, propositions d'index combinés, prise en compte du génotype de la caséine α -s1. Mémoire de Diplôme d'Agronomie Approfondie de l'INA-PG, 39p + annexes.

C. Communications à des congrès :

- C1. Larzul C., Prunier A., Muller N., Jaguelin S., Comte R., Hassenfratz C., Mercat M.J. (2013) Genetic determinism of sexual development and boar taint in Pietrain and Pietrain x Large White pigs. . 64ème EAAP Annual Meeting 2013, Nantes, France.
- C2. Larzul, C., Muller, N., Courboulay, V., Udin, L., Prunier, A. Body lesions in entire male pigs during growth and on the carcass. 64ème EAAP Annual Meeting 2013, Nantes, France.
- C3. Tribout, T., Larzul, C., Phocas, F. (2013) Is there interest in implementing genomic evaluations in a pig male line nucleus? A simulation study. 64ème EAAP Annual Meeting 2013, Nantes, France.
- C4. Mercat, M.J., Feve, K., Muller, N., Larzul, C., Riquet, J. (2013) RN gene polymorphisms effect in a family based-structure scheme in French purebred pig populations. 64ème EAAP Annual Meeting 2013, Nantes, France.
- C5. Prunier A., Muller N., Courboulay V., Udin L., Larzul C. (2013) Lésions corporelles chez les mâles entiers au cours de la croissance et sur la carcasse. Journées de la Recherche Porcine, 45, 63-67.
- C6. Tribout T., Larzul C., Phocas F. (2013) Etude par simulations de l'intérêt de mettre en œuvre des évaluations génomiques dans une population porcine sélectionnée de type mâle. Journées de la Recherche Porcine, 45, 213-218.
- C7. Larzul C., Prunier A., Muller N., Jaguelin S., Comte R., Hassenfratz C., Mercat M.J. (2013) Odeurs de verrat : effets génétiques et non génétiques. Journées de la Recherche Porcine, 45, 207-212.
- C8. Drouilhet L., Garreau H., Tudela F., Ruesche J., Benitez F., Baillet C., Gidenne T., Larzul C. (2012) Genetic determinism of feed efficiency in rabbit. Analysis of a selection experiment for two criteria of feed efficiency. 10th World Rabbit Congress, 3-6 Septembre 2012, Sharm El-Sheikh, Egypt, 217-221.
- C9. Tribout T., Larzul C., Phocas F. (2012) Genomic selection in a purebred pig breeding scheme: a simulation study. 4th ICQG, Edinburgh, 18-22 juin 2012, P186.
- C10. Mercat M.J., Fève K., Muller N., Schwob S., Le Roy P., Bidanel J.P., Larzul C., Riquet J. (2012). Estimation, dans un dispositif familial issu des populations porcines françaises en sélection, de l'effet quantitatif de mutations dans des gènes majeurs et des gènes candidats. Journées de la Recherche Porcine, 44, 1-6.
- C11. Garreau H., Drouilhet L., Tudela F., Ruesche J., Scapin V., Baillet C., Gidenne T., Larzul C. (2011) Déterminisme génétique de l'efficacité alimentaire. Analyse d'une expérience de sélection pour deux critères d'efficacité alimentaire. 14èmes Journées de la Recherche Cunicole, 113-116.
- C12. Dauberlieu, A., Billon, Y., Bailly, J., Launay, I., Lagant, H., Liaubet, L., Riquet, J., Larzul, C. and Canario, L. (2011) Neonatal mortality in piglets: genetics to improve behavioural vitality. 62nd EAAP, Stavanger, Norvège.
- C13. Shumbusho, F., Le Mignon, G., Bidanel, J.-P., Larzul, C. (2011) Genome-wide association study for carcass and meat quality traits in commercial French Large White pigs. 62nd EAAP, Stavanger, Norvège.
- C14. Le Mignon, G., Robic, A., Shumbusho, F., Iannuccelli, N., Billon, Y., Bidanel, J.-P., Larzul, C. (2011) Fine mapping of quantitative trait loci for androstenone and skatole levels in a French commercial Large White pig population. 62nd EAAP, Stavanger, Norvège.
- C15. Riquet J., Mercat M.-J., Iannuccelli N., Servin B., Pailhoux E., Larzul C. (2011) Recherche de causes génétiques des anomalies congénitales majeures chez le porc. Journées de la Recherche Porcine, 43, 7-12.
- C16. Tribout T., Bidanel J.P., Phocas F., Schwob S., Guillaume F., Larzul C. (2011) Synthèse – La sélection génomique : principes et perspectives d'utilisation pour l'amélioration des populations porcines. Journées de la Recherche Porcine, 43, 13-26.
- C17. Salmi B., Larzul C., Damon M., Lefaucheur L., Mourot J., Laville E., Gatellier P., Méteau K., Laloë D., Lebret B. (2011) Analyse multivariée de la variabilité de la qualité de la viande de porc selon la race et le système. Journées de la Recherche Porcine, 43, 51-52.
- C18. Robic A., Fève K., Billon Y., Larzul C., Grindflek E., Riquet J. (2010) Expression profile of 25 genes located in SSC7-q1.2 in regards of androstenone accumulation in backcross animals. ISAG, Edinburgh, UK, P4031.
- C19. Garreau H., Ducrocq V., Ruesche J., Tudela F., Saleil G., Juin H., Debrusse A., Lamothe E., Scapin V., Duzert R., Fortun-Lamothe L., Larzul C. (2010) Divergent selection for longevity in breeding does: Indirect response for energy balance and fat stores. 9th WCGALP, 1-6 Août 2010, Leipzig, Allemagne

- C20. Larzul C., Foury A., Terenina E., Billon Y., Mormède P. (2010) Genetic parameters for ACTH response in pig. 9th WCGALP, 1-6 Août 2010, Leipzig, Allemagne
- C21. Le Mignon G., Iannuccelli N., Robic A., Billon Y., Bidanel J.P., Larzul C. (2010) Fine mapping of quantitative trait loci for androstenone and skatole levels in pig. 9th WCGALP, 1-6 Août 2010, Leipzig, Allemagne.
- C22. Salmi B., Larzul C., Damon M., Lefaucheur L., Mourot J., Laville E., Gatellier P., Méteau K., Laloë D., Lebret B. (2010) Multivariate analysis to compare pig meat quality traits according to breed and rearing system. 9th WCGALP, 1-6 Août 2010, Leipzig, Allemagne.
- C23. Schwob S., Tribout T., Bazin C., Delaunay I., Mercat M.J., Bidanel J., Larzul C. (2010) Genetic evaluation of the French Pietrain purebred population including the Halothane genotype. 9th WCGALP, 1-6 Août 2010, Leipzig, Allemagne
- C24. Larzul C., Iannuccelli N., Billon Y., Tibau J., Bidanel J.P. (2010) Déterminisme génétique de la teneur en androsténone et en scatole dans une population de porc Large White. Journées de la Recherche Porcine, 42, 173-177.
- C25. Schwob S., Tribout T., Bazin C., Delaunay I., Bidanel J., Larzul C. (2010) Prise en compte du génotype halothane dans l'évaluation de la population Piétrain. Journées de la Recherche Porcine, 42, 185-186.
- C26. Damon M., Wyszynska-Koko J., Larzul C., Lebret B., (2009) Recherche de biomarqueurs associés à la qualité de viande chez le porc. Journées du Département PHASE.
- C27. Garreau H., Ducrocq V., Fortun-Lamothe L., Tudela F., Saleil G., Debrusse A., Juin H., Lamothe E., Scapin V., Duzert R., Larzul C. (2009) Sélection divergente pour la longévité de la lapine en reproduction : Réponse indirecte sur le bilan énergétique et les réserves adipeuses. Journées de la Recherche Cunicole.
- C28. Salmi B., Bidanel J.P., Larzul C. (2009) Méta-analyse de l'effet du gène halothane sur les mesures de qualité de la viande porcine. Journées de la Recherche Porcine en France 41, 19-24.
- C29. Larzul C. (2009) Possible methods for changing glycolytic potential. ICoMST, Copenhagen.
- C30. Salmi B., Bidanel J.P., Larzul C. (2009) Meta-analysis of the halothane gene effect on parameters of pig meat quality. Annual conference of the British Society of Animal Science, Southport, UK 30 March - 1 April 2009.
- C31. Salmi B., Bidanel J.P., Larzul C. (2009) Meta-analysis of the halothane gene effect on parameters of pig meat quality. 60th EAAP, Barcelone, Espagne.
- C32. Sanchez M.P., Iannuccelli N., Bidanel J.P., Billon Y., Gandemer G., Gilbert H., Larzul C., Riquet J., Milan D., Le Roy P. (2009) Microsatellite mapping of QTL for meat quality and production traits in Duroc x Large White pigs. 60th EAAP, Barcelone, Espagne, S14-59.
- C33. Arnaud I., Mignon-Grasteau S., Larzul C., Guy G., Faure J.M., Guémené D. (2008) Genetic determinism of fear responses transmission in ducks XXIII World's Poultry Congress, 2008/06/30-2008/07/04 ; Brisbane (AUS). World Poultry Science Association , p 122-126
- C34. Garreau H.; Ducrocq V.; Tudela F.; Saleil G.; Juin H.; Larzul C. (2008) Divergent selection for longevity in breeding does. 9th World Rabbit Congress, 2008/06/10-13; Vérone (ITA), p 97-101.
- C35. Chapuis H., Larzul C. (2008) Comment estimer simultanément les paramètres génétiques des caractères de gavage dans les deux lignées parentales du mulard en vue d'une sélection plus efficace ? 8èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 18-19 Octobre 2008, Arcachon, France,
- C36. Marie-Etancelin C., André J.M., Baéza E., Basso B., Bastianelli D., Bernadet M.D., Brun J.M., Davail S., Dubos F., Fernandez X., Gontier K., Guémené D., Guy G., Manse H., Mialon M.-M., Larzul C. (2008) Dispositif de détection de QTL chez le canard commun. 8èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 18-19 Octobre 2008, Arcachon, France,
- C37. Lebret B., Dourmad J.Y., Larzul C., Laville E., Bonneau M. (2008) Q-Porkchairs : programme intégré européen de recherches. FP6 – 2007 à 2011. 12^{ème} Journées sur le Muscle et les Techniques de la Viande, Tours, 175-176.
- C38. Harlizius B., Bendixen C., Larzul C., Tibau J. (2008) An integrated genomics approach to unravel the genetic basis of variability in boar taint. 59th EAAP 23-26 Août 2008, Vilnius, Lithuanie.
- C39. Larzul C., Billon Y., Tibau J., Bidanel J.P. (2008) Genetic parameters for androstenone and skatole levels in relation with meat quality in a French Large White pig population. 59th EAAP 23-26 Août 2008, Vilnius, Lithuanie

- C40. Larzul C., Bidanel J.P., Iannuccelli N., Gruand J., Mourot J., Milan D. (2008) Détection de QTL pour la teneur en lipides intramusculaires et les activités enzymatiques lipogéniques dans un croisement entre porcs de race Meishan et Large White. Journées de la Recherche Porcine 40, 127-130.
- C41. Larzul C., Delaunay I., Schwob S., Mercat M.J. (2008) Paramètres génétiques des anomalies congénitales porcines. Journées de la Recherche Porcine 40, 141-142.
- C42. Sanchez M.P., Iannuccelli N., Basso B., Bidanel J.P., Billon Y., Gandemer G., Gilbert H., Larzul C., Legault C., Riquet J., Milan D., Le Roy P. (2008) Détection de QTL pour des caractères de qualité de viande et de production dans une population F2 Duroc x Large White. Journées de la Recherche Porcine 40, 119-126.
- C43. Déjean S., Combes S., González I., Larzul C., Cauquil L., Baccini A. (2008) Analyse canonique régularisée pour l'étude de relations entre mesures sensorielles et instrumentales de la qualité de la viande de lapin. Agrostat2008, Janvier, Louvain.
- C44. Marie-Etancelin C., Chapuis H., Brun J.M., Larzul C., Mialon-Richard M.M., Rouvier R. (2007) Genetics and breeding of ducks in France. Symposium "amélioration de la production du canard de structure de petites tailles dans les régions d'Asie et du Pacifique", Septembre, Vietnam.
- C45. Combes S., Larzul C., Cauquil L., Clochard M-C., Gabinaud B., Segura M., Aymard P., Lebas F. (2007) Evaluation de la qualité des carcasses de trois lots de lapins commerciaux (standard, certifié et Label) en abattoir industriel par 41 mesures physico-chimiques simples, rapides et peu coûteuses. 12èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 27-28 Novembre 2007, Le Mans.
- C46. Combes S., Larzul C., Cauquil L., Clochard M-C., Gabinaud B., Segura M., Aymard P., Lebas F. (2007) Mise au point d'un système de discrimination simple et rapide de 3 lots commerciaux de lapins : standard CCP et Label. 12èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 27-28 Novembre 2007, Le Mans.
- C47. Garreau H., Ducrocq V., Tudela F., Saleil G., Juin H., Lamothe E., Larzul C. (2007) Sélection divergente pour la longévité chez la lapine en reproduction. 12èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 27-28 Novembre 2007, Le Mans.
- C48. Theau-Clément M., Brun J.M., Esparbié J., Falières J., Garvanèse J., Lamothe E., Larzul C., Milcent N., Saleil G. (2007) Une sélection sur la vitesse de croissance influence-t-elle la fécondance de la semence de lapin ? 12èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 27-28 Novembre 2007, Le Mans.
- C49. Larzul C., Garreau H., Ducrocq V. (2007) Divergent selection for length of productive life in rabbit. 57th EAAP 26-29 Août 2007, Dublin, Irlande.
- C50. Guémené D., Bernadet M.D., Fournel E., Val-Laillet D., Bouy S., Arnaud I., Gardin E., Larzul C., Grasteau S., Guy G., Faure J.M. (2006) Nervousness or fearfulness and social behaviour in male mule ducks: a update review. Symposium Franco-Taïwanais, 6-10 Novembre 2006, Taïpei, Taïwan.
- C51. Sanchez M.P., Basso B., Billon Y., Gilbert H., Larzul C., Milan D., Riquet J., Bidanel J.P., Le Roy P. (2006) Localisation du gène majeur pour le taux de lipides du muscle longissimus dorsi dans une population F2 Duroc x Large White. 11èmes Journées sur le Muscle et les Techniques de la Viande, 4-5 Octobre 2006, Clermont-Ferrand, France
- C52. Baéza E., Chartrin P., Bordeau T., Méteau K., Juin H., Bernadet M.-D., Guy G., Larzul C., Mourot J., Duclos M.J. Canards de Barbarie, mulard et hinnie : quelles sont les particularités sensorielles de leur foie gras (2006). 7èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 18-19 Octobre 2006, Arcachon, France, 140-143.
- C53. Brun J.M., Larzul C., Marie-Etancelin C., Mialon-Richard M.M. (2006) Génétique du canard mulard : synthèse bibliographique. 1- Effet de l'hybridation entre le canard commun et le canard de barbarie. 7èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 18-19 Octobre 2006, Arcachon, France, 1-8.
- C54. Chartrin P., Bordeau T., Méteau K., Juin H., Bernadet M.-D., Guy G., Larzul C., Rémignon H., Mourot J., Duclos M.J., Baéza E. (2006) Effets de la teneur en lipides intramusculaires sur les caractéristiques sensorielles du filet de canard. 7èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 18-19 Octobre 2006, Arcachon, France, 152-155.
- C55. Guémené D., Bernadet M.D., Richard-Mialon M.M., Val-Laillet D., Bouy S., Arnaud I., Gobin E., Gardin E., Couty M., Garreau-Mills M., Gouraud P., Meyer I., Larzul C., Marie-Etancelin C., Grasteau S., Dubos F., Coudurier B., Faure J.M., Guy G. (2006) Le «nervosisme» chez le canard mulard. Synthèse des acquis de la recherche et perspectives. 7èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 18-19 Octobre 2006, Arcachon, France, 66-73.

- C56. Marie-Etancelin C., Larzul C., Mialon-Richard M.M., Rouvier R., Brun J.M. (2006) Génétique du canard mulard : synthèse bibliographique. 2- Paramètres génétiques dans les populations parentales. 7èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 18-19 Octobre 2006, Arcachon, France, 9-12.
- C57. Larzul C., Le Roy P., Tribout T., Gogué J., SanCristobal M. (2006) Canalizing selection on ultimate pH in pigs: consequences on meat quality. 8th WCGALP, 13-18 Août 2006, Belo Horizonte, Brésil.
- C58. Chapuis H., Larzul C. (2006) How to estimate simultaneously genetic parameters in parental Pekin and Muscovy lines using overfed mule duck performances. 8th WCGALP, 13-18 Août 2006, Belo Horizonte, Brésil.
- C59. Georges M., Clop A., Marcq F., Takeda H., Pirotin D., Hiard S., Tordoix X., Caiment F., Meish F., Bibe B., Bouix J., Elsen J.M., Eychenne F., Laville E., Larzul C., Milenkovic D., Tobin J., Charlier C. (2006) Polymorphic microRNA-target interactions: A novel source of phenotypic variation. 71th Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. Cold Spring, NY, May 31-Jun 05, 2006, 343-350.
- C60. Sayd T., Morzel M., Chambon C., Franck M., Figwer P., Larzul C., Le Roy P., Monin G., Chérel P., Laville E. (2006) Proteome analysis of the sarcoplasmic fraction of pig muscles differing by meat quality traits: colour and tenderness. Pig Genome I An overview of cutting-edge genomics with emphasis on the pig, 20-21 Février 2006, Lodi, Italie.
- C61. Larzul C., Le Roy P., Tribout T., Gogué J., SanCristobal M. (2006) La sélection canalisante sur le pH ultime : conséquences sur la qualité de la viande. Journées de la Recherche Porcine, 38, 105-110.
- C62. Chantry-Darmon C., Urien C., de Rochambeau H., Allain D., Pena B., Bolet G., Garreau H., Hayes H., Bertaud M., Grohs C., Chadi-Taourit S., Deretz-Picoulet S., Larzul C., Save J.C., Cribeu E. P., Chardon P., Rogel-Gaillard C. (2005) Carte génétique du lapin: état des lieux et perspectives. 11èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 29-30 Novembre 2005, Paris.
- C63. Combes S., Larzul C., Jehl N., Juin H., Clochard M-C, Cauquil L., Darche B., Lebas F. (2005) Aptitude des méthodes physico-chimiques à décrire les caractéristiques sensorielles perçues par un jury entraîné à la dégustation de la viande de lapin. 11èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 29-30 Novembre 2005, Paris.
- C64. Larzul C., Le Roy P., Pages M., Gruand J., Meunier C., Liardou M.-H., Fréchou F., Deschodt G., Bonnin P., Thomas J.L., Guillaume C., Legault C. (2005) Peut-on créer un porc adapté à la production sous Label Rouge en utilisant des races locales ? Journées de la Recherche Porcine, 37, 73-80.
- C65. Larzul C., Le Roy P., Tribout T., Gogué J., SanCristobal M. (2005) Canalising selection on ultimate pH in pig muscle: consequences on meat quality. 56th EAAP 5-8 Juin 2005, Uppsala, Suède.
- C66. Morzel M., Sayd T., Chambon C., Franck M., Larzul C., Le Roy P., Monin G., Chérel P., Laville E. (2005) Proteome analysis of the sarcoplasmic fraction of pig semimembranosus muscle: correlation with meat L* value. 51st International Congress of Meat Science and Technology, August 7-12, 2005, Baltimore, Maryland USA, 1586-1593.
- C67. Larzul C. (2004) La génétique moléculaire chez les palmipèdes. Journée nationale des professionnels du canard. ITAVI 13 Mai 2004.
- C68. Brun J.M., Theau-Clément M., Larzul C., Falières J., Saleil G. (2004) Semen production in two rabbit lines divergently selected for 63-d body weight. 8th World Rabbit Congress, 7-10 Septembre 2004, Puebla, Mexique, 238-244.
- C69. Combes S., Larzul C., Gondret F., Rochambeau H. de (2004) Does selection for growth rate impaired bone resistance in rabbit? 8th World Rabbit Congress, 7-10 Septembre 2004, Puebla, Mexique, 1372-1378.
- C70. Garreau H., Piles M., Larzul C., Baselga M., Rochambeau H. de (2004) Selection of maternal lines: last results and prospects, 8th World Rabbit Congress, 7-10 Septembre 2004, Puebla, Mexique, 14-25.
- C71. Larzul C., Baillot C., Peña-Arnaud B., Ruesche J., Tudela F., Rochambeau H. de (2004) Selection for feed efficiency in rabbit. 8th World Rabbit Congress, 7-10 Septembre 2004, Puebla, Mexique, 90-95.
- C72. Garreau H., Bolet G., Hurtaud J., Larzul C., Robert-Granié C., Ros M., Saleil G., SanCristobal M., Bodin L. (2004) Homogeneización genética de un carácter. Resultados preliminares de una selección canalizante sobre el peso al nacimiento de los gazapos. 12èmes Réunion Nacional Mejora Genetica Animal, Arucas, Las Palmas, 7-9 juillet, ITEA Produccion Animal 100A, 172-178.
- C73. Guémené D., Larzul C., Bouy S., Bernadet M.D., Guy G., Faure J.M. (2004) Couleur du plumage et déterminisme génétique des comportements de peur chez le canard mulard. 6èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 7-8 Octobre 2004, Arcachon, France, 99-104.

- C74. Genet C., Vignal A., Larzul C. (2003) Obtention de la carte génétique du canard Barbarie et du canard commun. Journées de la Recherche Avicole, 26-27 Mars 2003, Tours, France, 395-398.
- C75. Gondret F., Combe S., Larzul C. (2003) Effets respectifs du poids et de l'âge à l'abattage sur les caractéristiques musculaires du lapin. 10èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 19-20 Décembre 2003, Paris, 153-156.
- C76. Larzul C., Gondret F., Combe S., Rochambeau H. de (2003) Analyse d'une expérience de sélection sur le poids à 63 jours : I-Déterminisme génétique de la croissance. 10èmes Journ. Rech. Cunicole Fr., 19-20 Décembre 2003, Paris, 145-148.
- C77. Larzul C., Gondret F., Combe S., Rochambeau H. de (2003) Analyse d'une expérience de sélection sur le poids à 63 jours : II-Déterminisme génétique de la composition corporelle. 10èmes Journ. Rech. Cunicole., 19-20 Décembre 2003, Paris, 149-152.
- C78. Larzul C. (2002) Genetic parameters for overfed mule duck traits. 7th WCGALP, 18-23 Août 2002, Montpellier, France, Communication n° 04-08.
- C79. Bodin L., Robert-Granié C., Larzul C., Allain D., Bolet G., Elsen J.M., Garreau H., Rochambeau H. de, Ros M., SanCristobal M. (2002) Twelve remarks on canalisation in livestock production. 7th WCGALP, 18-23 Août 2002, Montpellier, France, Communication n° 19-04.
- C80. Brun J.M., Larzul C. (2002) Inheritance of reproductive traits of female common ducks in pure breeding and in inter-generic crossbreeding with Muscovy ducks. 7th WCGALP, 18-23 Août 2002, Montpellier, France, Communication n° 04-07.
- C81. Gondret F., Larzul C., Combes S., Cauquil L., Darche B., Rochambeau H. de (2002) Effect of selection on body size at fixed age on muscle characteristics in rabbit. 7th WCGALP, 18-23 Août 2002, Montpellier, France, Communication n° 04-39.
- C82. Marcq F., Larzul C., Marot V., Bouix J., Eychenne F., Laville E., Bibé B., Leroy P., Georges M., Elsen J.M. (2002) Preliminary results of a whole genome scan targeting QTL for carcass traits in a Texel x Romanov intercross. 7th WCGALP, 18-23 Août 2002, Montpellier, France, Communication n° 02-14.
- C83. Larzul C. (2002) New tendencies in duck breeding. 11th European Poultry Conference, 6-10 Septembre 2002, Breme, Allemagne.
- C84. Larzul C. (2002) Paramètres génétiques du gavage dans une population de canards communs. 5èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 9-10 Octobre 2002, Pau, France, pp 33-36.
- C85. Larzul C., Imbert B., Bernadet M.D., Guy G., Rémignon H. (2002) Qualité du magret dans un croisement factoriel Barbarie x INRA44. 5èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 9-10 Octobre 2002, Pau, France, pp 29-32.
- C86. Brun J.M., Larzul C. (2002) Etude génétique de caractère de reproduction et leurs relations avec des caractères pondéraux chez la cane commune mère du mulard. 5èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 9-10 Octobre 2002, Pau, France, pp 25-28.
- C87. Guy G., Larzul C., Bernadet M.D. (2002) Efficacité alimentaire chez le mulard. 5èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à Foie Gras, 9-10 Octobre 2002, Pau, France, pp 37-40.
- C88. Larzul C., Gondret F., Combe S., Cauquil L., Rochambeau H. de (2002) Sélection sur le poids à 63 jours : quelles conséquences pour la qualité de viande de lapin? 9èmes Journées sur le Muscle et les Techniques de la Viande, 15-16 Octobre 2002, Clermont-Ferrand, France.
- C89. Renand G., Larzul C., Le Bihan-Duval E., Le Roy P. (2002) L'amélioration génétique de la qualité de la viande dans les différentes espèces : situation actuelle et perspectives à court et moyen terme. 9èmes Journées sur le Muscle et les Techniques de la Viande, 15-16 Octobre 2002, Clermont-Ferrand, France.
- C90. Combes S., Gondret F., Larzul C. (2001) Tendreté mécanique du muscle longissimus dorsi de lapin : étude méthodologique. 9èmes Journées de la Recherche Cunicole, 28-29 Novembre, Paris.
- C91. Garreau H., Larzul C., Ducrocq V. (2001) Analyse de longévité de la souche 1077. 9èmes Journées de la Recherche Cunicole, 28-29 Novembre, Paris.
- C92. Gondret F., Combes S., Larzul C. (2001) Sélection divergente sur le poids à 63 jours chez le lapin : conséquences sur les caractéristiques histologiques et biochimiques du muscle 9èmes Journées de la Recherche Cunicole, 28-29 Novembre, Paris.
- C93. Larzul C., Gondret F., Combes S. (2001). Sélection sur le poids à 63 jours : quelles conséquences pour les caractéristiques bouchères? 9èmes Journées de la Recherche Cunicole, 28-29 Novembre, Paris.

- C94. Larzul C., Juin H., Auvinet G., Thébault R.G., Rochambeau H. de, Allain D. (2001) Effet d'une restriction alimentaire sur la qualité de la viande de lapin Rex du Poitou ? 9èmes Journées de la Recherche Cunicole, 28-29 Novembre, Paris.
- C95. Larzul C., Guy G. (2001) Feed efficiency in mule duck. International workshop on waterfowl, 13-15 Novembre, Wermsdorf.
- C96. Garreau H., Szendrő Zs., Larzul C., Rochambeau H. de (2000) Genetic parameters and genetic trends of growth and litter size traits in the white Pannon breed, 7th World Rabbit Congress, 4-7juillet 2000, Valence, Espagne.
- C97. Larzul C., Gondret F., Combes S., Garreau H., Rochambeau H. de (2000) Divergent selection on 63-day body weight in rabbit preliminary results , 7th World Rabbit Congress, 4-7juillet 2000, Valence, Espagne.
- C98. Gondret F., Combes S., Larzul C., Rochambeau H. de (2000) Caractéristiques musculaires et qualité de la viande chez deux lignées de lapins sélectionnées de manière divergente sur le poids à 63 jours. Viandes et Produits Carnés (Hors série): Comptes-rendus des VIIIè journées des Sciences du Muscle et Technologies de la viande (INRA, CTSCCV eds). Paris, 21-22 nov 2000. p 55-58.
- C99. Larzul C. (2000). La génétique au 7ème congrès mondial de cuniculture. Ombres et lumières. AFRAC.
- C100.Larzul C., Rouvier R., Guy G., Rousselot-Pailley D. (2000) Influence du format de la femelle Pekin sur les performances du mulard. 4èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à foie gras, 4-5 Octobre 2000, Arcachon, p29-32.
- C101.Rouvier R., Brun J.M., Larzul C. (2000) Variabilité génétique de caractères d'intérêt dans la production de mulards pour le gavage : synthèse de résultats et perspectives. 4èmes Journées de la Recherche sur les Palmipèdes à foie gras, 4-5 Octobre 2000, Arcachon, p25-28.
- C102.Laville E., Sayd T., Elsen J.M., Bouix J., Eychennes F., Larzul C., Georges M., Leroy P. (2000) Des mesures objectives de la conformation des carcasses et leurs relations avec des caractéristiques du développement musculaire. Viandes et Produits Carnés (Hors série): Comptes-rendus des VIIIè journées des Sciences du Muscle et Technologies de la viande (INRA, CTSCCV eds). Paris, 21-22 nov 2000. p 267-270.
- C103.Belichon S., Piacère A., Larzul C., Manfredi E. (1999) Définition du nouvel index combiné caprin : introduction des matières grasses du lait dans l'objectif de sélection, 6èmes Rencontres Recherches Ruminants, 235-328.
- C104.Fortun-Lamothe L., Lamboley-Gaüzère B., Lebas F., Larzul C. (1999) Prédiction de la composition corporelle des lapines à l'aide de la méthode TOBEC, 8èmes Journées de la Recherche Cunicole, 81-84.
- C105.Larzul C., Rouvier R., Guy G., Rousselot-Pailley D. (1999) Estimation of genetic parameters for growth, carcass traits and hepatic steatosis in an overfed white plumage "polish" geese strain, *1st World Waterfowl Conference*, 1-4 Décembre, Taichung, Taiwan, pp 83-88.
- C106.Larzul C., Rouvier R., Guy G., Rousselot-Pailley D. (1999) Estimation of genetic for growth, carcass part traits in a strain of white plumage geese slaughtered at 11 weeks of age, *1st World Waterfowl Conference*, 1-4 Décembre, Taichung, Taiwan, pp 108-114.
- C107.Larzul C., Rouvier R., Guy G., Rousselot-Pailley D. (1999) Influence of female Pekin body size on overfed mule ducks performances, *1st World Waterfowl Conference*, 1-4 Décembre, Taichung, Taiwan, pp 122-126.
- C108.Larzul C., Le Roy P., Sellier P., Jacquet B., Gogué J., Talmant A., Vernin P., Monin G. (1998) Le potentiel glycolytique du muscle mesuré sur le porc vivant : un nouveau critère de sélection pour la qualité de la viande ? Journées de la Recherche porcine en France 30, 80-85.
- C109.Larzul C., Rousset-Akrim S., Le Roy P., Gogué J., Talmant A., Vernin P., Touraille T., Monin G., Sellier P. (1996) Effet du génotype halothane sur la texture de la viande de porc. Journées de la Recherche Porcine en France 28, 39-44.
- C110.Larzul C., Le Roy P., Sellier P., Jacquet B., Lefaucheur L., Monin G. (1997) Selection for decreasing muscle glycolytic potential in pigs. 48th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, 25-28 Août 1997, Vienna, Austria.
- C111.Piacère A., Bouloc-Duval N., Sigwald J.P., Larzul C., Manfredi E. (1997) Utilisation de l'Index Combiné Caprin et du polymorphisme de la caséine α -s1 dans le schéma de sélection caprin. Renc. Rech. Ruminants 4, 187-190.

C112. Le Roy P., Caritez J.C., Billon Y., Elsen J.M., Talmant A., Vernin P., Lagant H., Larzul C., Monin G., Sellier P. (1995) Etude de l'effet du locus RN sur les caractères de croissance et de carcasse : premiers résultats. Journées de la Recherche Porcine en France 27, 165-170.

C113. Larzul C., Le Roy P., Gogué J., Talmant A., Vernin P., Lagant H., Monin G., Sellier P. (1995) Résultats de quatre générations de sélection sur le potentiel glycolytique musculaire mesuré in vivo. Journées de la Recherche Porcine en France 27, 171-174.

D. Documents à vocation de transfert :

D1. Mérour I., Schwob S., Hermesch S., Larzul C. (2010) Effet du génotype halothane sur les performances de croissance, qualités de carcasse et de viande. Techniporc

D2. Schwob S., Delaunay I., Larzul C. (2007) Les anomalies congénitales porcines : la génétique au service d'une préoccupation de la filière. Techniporc 30, 13-14.