



HAL
open science

Évaluation génétique et génomique de nouveaux caractères en bovins laitiers

Iola Croué

► **To cite this version:**

Iola Croué. Évaluation génétique et génomique de nouveaux caractères en bovins laitiers. Génétique animale. Université Paris Saclay (COMUE), 2017. Français. NNT : 2017SACLA033 . tel-01792318

HAL Id: tel-01792318

<https://theses.hal.science/tel-01792318>

Submitted on 15 May 2018

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.

Évaluation génétique et génomique de nouveaux caractères en bovins laitiers

Thèse de doctorat de l'Université Paris-Saclay
préparée à AgroParisTech (Institut des Sciences et Industries du Vivant et
de l'Environnement)

École doctorale n°581 Agriculture, alimentation, biologie, environnement et
santé (ABIES)

Spécialité de doctorat : Génétique Animale

Thèse présentée et soutenue à Paris, le 14/11/2017, par

Iola Croué

Composition du Jury :

Xavier Rognon Professeur, AgroParisTech, Jouy-en-Josas	Président
Roger Cue Associate Professor, McGill University, Québec	Rapporteur
Tom Druet Maître de Recherches, Université de Liège, Liège	Rapporteur
Christèle Robert-Granié Directrice de recherche, INRA, Castanet-Tolosan	Examineur
Raphaël Guatteo Professeur, Oniris, Nantes	Examineur
Laurent Journaux Chef du département génétique et phénotypes, Idele, Paris	Examineur
Vincent Ducrocq Directeur de recherche, INRA, Jouy-en-Josas	Directeur de thèse

À Carole,

Remerciements

Trois ans de thèse représentent un long et parfois tortueux chemin que l'on parcourt, fort heureusement, rarement seul. J'aimerais donc, à l'approche du terme de ce périple, remercier ceux qui m'ont tour à tour accompagnée, tenu la main, soutenue, fait la courte échelle et parfois carrément portée.

Vincent... Par quoi commencer ? Peut-être tout simplement par te remercier de m'avoir conseillée et convaincue de me lancer dans ce voyage et d'avoir accepté d'en être le guide. J'ai souvent entendu parler de directeurs de thèse affreux et de relations thésard-directeur de thèse qui devenaient franchement conflictuelles, alors merci d'avoir été à des années lumières des caricatures dont j'ai pu avoir vent : d'avoir corrigé tout ce que j'ai soumis à ton attention à une vitesse folle, d'avoir toujours été présent quand j'avais besoin de tes lumières. Merci également d'avoir trouvé l'équilibre entre autonomie et encadrement qui m'a permis d'avancer à mon rythme et de m'épanouir. J'ai beaucoup appris au cours de ces trois ans et je suis ravie et honorée d'avoir fait partie de tes thésards. Merci d'avoir répondu à mes milliers de questions, d'avoir été l'éternel calme dans mes tempêtes. Enfin, merci de ne pas avoir abandonné l'idée de m'encadrer après ce fameux devoir !

Sophie, merci d'avoir été l'une des premières à me proposer de me lancer dans une thèse, de m'avoir fait confiance, de m'avoir donné l'opportunité de rester dans le domaine de l'évaluation génétique bovine, au sein d'Idele. Merci de m'avoir laissé m'organiser et d'avoir répondu présente quand j'avais besoin de retours. Merci également à Laurent Journaux et Joël Merceron de m'avoir recrutée à Idele pour cette thèse.

Didier, merci de m'avoir accueillie au sein de l'équipe G2B, d'avoir toujours été une oreille attentive, de m'avoir conseillée quand j'hésitais à me lancer dans une thèse.

Merci à tous ceux qui ont répondu à mes nombreuses questions, en programmation, sur la sélection en général et sur le fonctionnement de divers logiciels. Romain, merci d'avoir sauvé, à de multiples reprises, la vie de mon ordinateur quand Wombat refusait de coopérer. Éric, Sébastien, Pascal, Alexis, Armelle, merci pour votre aide et votre patience.

Hélène, merci de m'avoir aidée avec Genekit, d'avoir participé à encadrer ma thèse, mais aussi de toutes nos discussions, qui m'ont beaucoup apporté.

Gilles, merci de m'avoir aidé à prendre en mains le sujet des lésions podales, de n'avoir jamais été avare d'explications et de temps.

Merci aux membres de mon comité de thèse de m'avoir accordé du temps pour me faire profiter d'un œil extérieur sur mes travaux de thèse.

Je remercie également NORMABEV et les membres de GENOSANTE pour m'avoir donné accès aux données traitées dans le cadre de ma thèse.

Freddy, Emma and Kjell, although you probably won't read this, I would like to thank you all for your time and your insight on the claw health project. Freddy, thank you so much for your encouragements!

Merci aussi à ceux qui, il y a un peu plus de trois ans, m'ont suggéré de faire une thèse, m'ont parlé de leur propre parcours, m'ont rassurée puis convaincue. Vous avez fait preuve d'une remarquable (et louche) coordination en m'en parlant tous à quelques jours d'intervalle et je vous suis vraiment reconnaissante d'avoir trouvé les mots pour me convaincre.

Un grand merci à tous les occupants du bâtiment 211 pour nos échanges et la bonne humeur générale.

Romain, Chris, Alexis, Mathieu, Clémentine, Laure, Roxane, Gabriel, Marie, Seb, Thierry, merci de m'avoir (presque) toujours fait revenir de week-end et de vacances à Jouy avec le sourire, ce qui n'a pas de prix. Merci pour les goûters (ces chocolats chauds ! *_*), les soirées, les échanges de musiques et de livres, les longues discussions et, bien évidemment, les licornes. Mention spéciale à Clémentine, sans doute possible la meilleure collègue de bureau de tous les temps, pour ton enthousiasme, tous nos échanges, ton soutien. Et bien sûr à Mathieu, mon « jumeau de thèse », pour les thés de 14h, nos nombreuses discussions, ton soutien moral (le plan peau de banane n'aura finalement pas été mis en place, mais ce n'est que partie remise). Bon courage à ceux d'entre vous qui sont en plein dans leur thèse ; vous verrez, parfois on a l'impression qu'on ne s'en sortira jamais mais on finit par y arriver. Faut gratter et y croire !

Un très grand merci aux anciens membres du club jeu de rôles d'APT et ceux qui s'y sont greffés depuis d'avoir supporté mes pseudo-crisis de nerf chaque fois qu'une œuvre de fiction utilisait « la génétique » ou « les mutations » à tort et à travers, mes craquages – souvent aux abords des murders – et surtout merci pour tous ces bons moments ! Merci aux Runners et aux Exaltés pour ces séances inoubliables, qui m'ont permis de m'évader et d'avoir des points de vue... différents (la thèse c'est qu'un truc de mages t'façon et puis qu'est-ce qu'une soutenance de thèse quand on a dû expliquer à Deled qu'on a des copains Anathèmes ?).

Maman, papa, merci d'avoir toujours été présents, chacun à votre façon bien à vous : maman pour avoir été un soutien sans faille à chaque fois que j'en avais besoin, papa pour avoir fait preuve de cet incroyable mélange d'absence de surprise et de fierté sans borne à chacun de mes succès. Baptou, Lilou, promis, cette fois, j'arrête les études. J'imagine que ça n'a pas toujours été évident pour vous, je m'en excuse, mais sachez qu'en contrepartie je ne me suis jamais donné le droit de vous décevoir.

Enfin, et surtout, merci à Toi. Pour tout.

Table des matières

Liste des tableaux.....	10
Liste des figures.....	10
Liste des annexes.....	12
Liste des abréviations.....	13
Introduction générale.....	15
Chapitre 1. Pourquoi et comment évaluer de nouveaux caractères ?.....	17
I. De la sélection génétique à la sélection génomique.....	17
A. Testage sur descendance versus évaluation génomique.....	17
B. Conséquences sur les schémas de sélection.....	22
C. De nouvelles opportunités d'évaluation.....	25
D. Des objectifs de sélection en voie de diversification.....	27
II. Des attentes envers les évaluations génétiques en constante évolution.....	28
A. L'élevage face aux attentes sociétales.....	28
B. Les caractères disposant d'une évaluation génétique, aujourd'hui et demain, chez les bovins laitiers.....	29
1. La production laitière.....	31
2. Santé de la mamelle.....	32
3. La conformation.....	33
4. Longévité et fertilité.....	33
5. Les caractères relatifs au vêlage.....	34
6. Facilité d'usage (« workability ») des animaux.....	35
7. Les caractères de santé.....	35
8. Les caractères de production de viande.....	36
9. La composition fine du lait.....	37
10. L'efficacité alimentaire, les émissions de méthane et l'adaptation au changement climatique.....	37
11. Les spectres MIR, panacée des nouveaux caractères ?.....	37
C. La volonté de diversification des organismes de la sélection.....	38
D. Les nouveaux caractères, au cœur de ces évolutions.....	39
III. Description simple de l'évaluation génétique.....	41
A. La définition du modèle polygénique et l'estimation des paramètres génétiques.....	41
1. L'intérêt de l'évaluation génétique à l'heure de la génomique et l'importance des paramètres génétiques.....	41
2. La théorie de l'évaluation polygénique.....	42

3.	Définition des effets du modèle d'évaluation.....	43
4.	Autres développements du modèle d'évaluation.....	44
B.	Le choix de la méthode d'évaluation génomique.....	47
1.	Les méthodes utilisées	48
2.	Les détectons de QTL et leur intérêt dans l'évaluation génomique officielle française	51
3.	La comparaison des méthodes : les études de validation	52
Chapitre 2. L'évaluation de nouveaux caractères en pratique : deux exemples concrets		54
I.	Un premier projet « simple » : l'évaluation des caractères de carcasse des jeunes bovins en races mixtes	54
A.	Les enjeux de cette évaluation.....	54
1.	Pour la filière.....	54
2.	Scientifiques.....	57
B.	Les caractères concernés et les données disponibles	58
C.	L'évaluation polygénique	59
1.	Étude : Carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle: genetic parameters and genetic correlations with veal calf, type and production traits	59
2.	Discussion	69
D.	L'évaluation génomique.....	72
1.	Etude : Genomic and single-step evaluations of carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle.....	72
2.	Discussion	81
E.	Conclusions	83
II.	Une étude plus délicate : l'évaluation des caractères de résistance aux lésions podales en race Holstein	85
A.	Les enjeux de cette évaluation.....	85
1.	Enjeux pour la filière	85
2.	Enjeux scientifiques	87
3.	Le projet GENOSANTE	88
B.	Les caractères concernés et les données disponibles	89
C.	L'évaluation polygénique	93
1.	Etude : Genetic evaluation of claw health traits accounting for potential preselection of cows to be trimmed.....	93
2.	Discussion	102
D.	L'évaluation génomique.....	108

1. Etude	108
2. Discussion	117
E. Conclusions	120
Chapitre 3. Retour d'expérience : comment évaluer un nouveau caractère ?	121
I. La gestion des données.....	121
A. La définition des caractères.....	121
B. Qualité	123
C. Exhaustivité et représentativité de la population	127
D. Homogénéité	128
E. Quantité.....	129
F. Communication et coordination.....	129
II. Développer un modèle d'évaluation.....	132
A. « Fouiller » les données.....	132
B. Définir les effets du modèle	132
C. Adapter le modèle aux spécificités du jeu de données.....	134
D. Approfondir ses connaissances sur les caractères et l'évaluation considérés.....	138
III. Développer une évaluation génomique.....	142
A. Définition de la population de référence	142
B. Définition de la population de validation	142
C. Remarques sur l'approche Single-Step.....	144
D. Choix de l'approche la plus appropriée.....	144
E. Intérêt d'une détection de QTL.....	146
IV. Transformer une étude en évaluation officielle	149
Conclusion.....	151
Bibliographie.....	154
Liste des publications.....	166
Communications en congrès internationaux	166
Articles scientifiques	166
Annexes.....	168
Résumé/Abstract.....	182

Liste des tableaux

Table 1. Paramètres génétiques estimés avec le modèle final, sur un jeu de données mis à jour, héritabilités sur la diagonale, corrélations génétiques au-dessus. Ecart-types d'erreur entre parenthèses.....	104
Table 2. Coefficients associés à chaque caractère dans les trois premiers vecteurs propres des matrices de (co)variances génétiques estimées pour les animaux issus des troupeaux ayant un taux de parage faible, moyen ou fort.....	105

Liste des figures

Figure 1. Transmission de l'association entre marqueurs et allèles d'intérêt au cours des générations. En vert, portions du génome issues du fondateur, en orange, portions issues d'autres individus, associées au chromosome d'origine au fur et à mesure des générations.	20
Figure 2. Détermination de la contribution de chaque allèle de SNP à la performance.....	21
Figure 3. Evolution de la précision de la valeur génétique d'un taureau au cours de sa vie, en sélection polygénique ou génomique pour un caractère moyennement héritable, comme la production laitière (d'après FGE, 2011a)	22
Figure 4. D'après Berry (2014) : progrès génétique attendu sur un caractère A en sélectionnant sur le caractère A et un caractère B (auquel on donne accordé le même poids, en triangles, ou auquel on donne deux fois le poids du caractère A, en carrés) simultanément, en proportion du progrès attendu en sélectionnant sur le caractère A uniquement	24
Figure 5. Réponses à la sélection en sélectionnant les 10% meilleurs taureaux Normands sur l'indice de synthèse global actuel (40% du poids sur la production laitière, 42% sur les caractères fonctionnels, 18% sur les caractères de morphologie), en vert, ou sur un indice de synthèse incluant les caractères de production de viande (26% du poids sur la production laitière, 40,25% sur les caractères fonctionnels, 21,25% sur les caractères de morphologie, 12,5% sur les caractères de production de viande), en bleu (d'après Roxane Vallée, communication personnelle).....	25
Figure 6. D'après Miglior et al., 2005. Importance relative donnée aux différents groupes de caractères dans les indices de synthèse de plusieurs pays en 2003 (caractères de production en gris, de durabilité en blanc et de santé et reproduction en noir).....	30
Figure 7. D'après Egger-Danner et al., 2015. Importance relative donnée à différents groupes de caractères dans les indices de synthèse de plusieurs pays en 2015.....	31

Figure 8. Fonctionnement schématique d'une évaluation génomique	47
Figure 9. Fonctionnement schématique d'une évaluation utilisant la méthode SSGBLUP	50
Figure 10. Valeur génétique moyenne (en écart-type génétique) des taureaux Montbéliards pour les caractères de carcasse des jeunes bovins , selon leur année de naissance. D'après Amandine Launay, communication personnelle.....	56
Figure 11. Valeur génétique moyenne (en écart-type génétique) des taureaux Montbéliards pour les caractères de carcasse des veaux de boucherie , selon leur année de naissance. D'après Amandine Launay, communication personnelle.	56
Figure 12. Evolution de la pente de la régression des DYD sur les valeurs génétiques estimées, selon le nombre de générations remontées, en prenant en compte la consanguinité dans la matrice parenté généalogique ou non, en race Montbéliarde. PC : poids de carcasse, AA : âge à l'abattage, CF : conformation de carcasse.....	83
Figure 13. Evolution de la collecte des données GENOSANTE, en nombre total de bovins parés (d'après Gilles Thomas, communication personnelle).....	90
Figure 14. Lésions des pieds des bovins, d'après l'Atlas ICAR 2015 (Atlas ICAR) ; de gauche à droite et de haut en bas : 1. bleime (circonscrite), 2. dermatite digitée, 3. décollement de la sole, 4. érosion de la corne du talon, 5. limace, 6. nécrose de la pince, 7. ouverture de ligne blanche, 8. rotation de l'onglon, 9. seime longitudinale, 10. ulcère de la sole.	92
Figure 15. Evolution de la moyenne des performances corrigées (en ordonnée) avec la moyenne des valeurs génétiques prédites (en abscisse) des cinq classes d'animaux réalisées pour le caractère avec la plus faible corrélation entre moyennes des valeurs génétiques et moyennes performances corrigées (la bleime diffuse), lorsqu'une approche SSGBLUP est utilisée.....	118
Figure 16. Evolution de la moyenne des performances corrigées (en ordonnée) avec la moyenne des valeurs génétiques prédites (en abscisse) des cinq classes d'animaux réalisées pour le caractère avec la plus haute corrélation entre moyennes des valeurs génétiques et moyennes performances corrigées (la dermatite digitée), lorsqu'une approche SSGBLUP est utilisée.....	119
Figure 17. Démarche pour la définition d'un nouveau caractère.....	123
Figure 18. Tri et contrôle qualité des données.....	127
Figure 19. La gestion des données lors du développement d'une évaluation pour un nouveau caractère.	131
Figure 20. Le développement du modèle polygénique lors du développement d'une évaluation pour un nouveau caractère.....	141

Figure 21. Choix de la méthode d'évaluation génomique.....	145
Figure 22. L'étude génomique lors du développement d'une évaluation pour un nouveau caractère. En bleu : points nécessitant une attention particulière ; en orange : critères de choix possibles.	148

Liste des annexes

Annexe 1 : Mode d'emploi pour l'enregistrement des données de parage chez les bovins.....	169
Annexe 2 : Liste des QTL détectés pour les caractères de résistance aux lésions podales.....	177

Liste des abréviations

3G - Gestion Génétique et Génomique des populations bovines

3R - Rencontres autour de la Recherche sur les Ruminants

BLC - Bleime circonscrite

BLD - Bleime diffuse

BLUP - Best Linear Unbiased Prediction

CD - Coefficient de Détermination

DER - Dermatite digitée

DYD - Daughter Yield Deviation

EAAP - European Association for Animal Productions

ER - Erosion de la corne du talon

FGE - France Génétique Élevage

FUI - Fonds Unique Interministériel

GBLUP - Genomic Best Linear Unbiased Prediction

GWAS - Genome Wide Association Study

ICAR - International Committee for Animal Recording

Idele - Institut de l'Élevage

INRA - Institut National de Recherche Agronomique

INTERBEV - Interprofession Bétail et Viandes

ISU - Indice de Synthèse UPRA

LI - Limace

MABLUP - Marker-Assisted Best Linear Unbiased Prediction

MIR - Moyen Infrarouge

NORMABEV - Association Technique Interprofessionnelle du Bétail et des Viandes

OBL - Ouverture de ligne blanche

OS - Organisme de Sélection

QTL - Quantitative Trait Loci

SNP - Single Nucleotide Polymorphism

SSGBLUP - Single-Step Genomic Best Linear Unbiased Prediction

UMT - Unité Mixte Technologique

US - Ulcère de la sole

YD - Yield Deviation

Introduction générale

La sélection génétique a pour objectif d'obtenir des individus plus performants, génération après génération, via le choix des meilleurs reproducteurs. Cependant, la définition d'individus plus performants dépend beaucoup du contexte dans lequel la sélection est réalisée. En races bovines laitières, la sélection s'est tout d'abord focalisée sur l'obtention d'animaux meilleurs producteurs de lait, avant que d'autres considérations soient prises en compte. Aujourd'hui, les caractères d'intérêt sont nombreux (UMT 3G (Unité Mixte Technologique Gestion Génétique et Génomique des populations bovines), 2012) : longévité, fertilité, santé des animaux, conformation, sont autant de priorités en France. Face aux controverses fortes à l'encontre de l'élevage bovin (Delanoue *et al.*, 2014) et aux attentes des éleveurs, la sphère des caractères d'intérêt ne cesse de s'étendre, intégrant des considérations de bien-être animal, de diminution de la pénibilité du travail, de robustesse et de protection de l'environnement (Dockès *et al.*, 2011).

Il devient donc nécessaire de disposer d'évaluations génétiques pour ces nouveaux caractères et, à terme, de les intégrer dans les objectifs de sélection raciaux, tout en maintenant un progrès génétique satisfaisant sur les caractères jusqu'alors soumis à sélection. Pour ce faire, des collectes de données spécifiques doivent être organisées, les modèles d'évaluation génétique développés et les méthodes d'évaluation permettre l'obtention d'une précision satisfaisante relativement tôt dans la vie des reproducteurs.

Le développement des méthodes d'évaluations génomiques (Meuwissen *et al.*, 2001 ; VanRaden, 2008 ; Misztal *et al.*, 2009 ; Christensen et Lund, 2010 ; Habier, 2011), qui consistent à estimer la valeur génétique d'un animal à partir de son génotype, et la mise en place de la sélection génomique en routine (Boichard, 2012) sont les principaux facteurs rendant possible le développement d'évaluations pour de nouveaux caractères. En effet, la mise en place de la sélection génomique permet d'importants gains de progrès génétiques (Schaeffer, 2006 ; Lillehammer *et al.*, 2011 ; Pryce *et al.*, 2010), induisant un progrès équivalent à celui réalisé en testage sur descendance sur les caractères de production, avec un coût de sélection moindre. Ainsi, une part de l'effort de sélection peut être reportée sur de nouveaux caractères, sans perte de progrès sur les caractères historiques. Par ailleurs, les méthodes d'évaluation génomique permettent l'obtention de précisions plus élevées que les évaluations polygéniques, rendant notamment possible d'évaluer des caractères peu héréditaires avec une précision suffisante

(Boichard, 2013), y compris pour des animaux ne disposant pas de performances propres ou sur descendance, si on dispose de leur génotype (Meuwissen *et al.*, 2001). Il devient donc envisageable de mettre en place une sélection sur des caractères pour lesquels on aurait obtenu des précisions trop faibles pour tous les jeunes animaux.

Dans ce contexte, les nouveaux caractères à étudier sont nombreux. Cette thèse a pour objectif le développement des évaluations génétiques et génomiques de deux groupes de caractères, les caractères de carcasse de jeunes bovins en races Montbéliarde, Normande et Simmental et les caractères de résistance aux lésions podales (lésions des pieds) en race Holstein, dans l'optique que ces caractères soient utilisés en sélection, afin d'améliorer les performances bouchères des races mixtes françaises et la santé des vaches laitières. Elle vise également à clarifier la démarche générale du développement de l'évaluation d'un nouveau caractère.

Dans le premier chapitre, nous détaillerons les raisons qui mènent au développement d'évaluations pour de nouveaux caractères ainsi que les méthodes utilisées. Dans le deuxième chapitre, nous détaillerons la définition du modèle d'évaluation génétique et l'estimation des paramètres génétiques puis le choix de la méthode d'évaluation génomique pour les deux groupes de caractères et nous présenterons une détection de QTL (Quantitative Trait Loci) pour les caractères de résistance aux lésions podales. Dans le troisième chapitre, nous retracerons la démarche générale de l'évaluation d'un nouveau caractère.

Chapitre 1. Pourquoi et comment évaluer de nouveaux caractères ?

Au cours de ma thèse, on m'a souvent demandé pourquoi on s'intéresse à l'évaluation de nouveaux caractères. Ma réponse a invariablement été « parce qu'on peut », ce qui signifiait pour moi que la question de l'intérêt scientifique ne se posait même pas, qu'il s'agissait d'un sujet d'intérêt indéniable pour les filières bovines laitières et que l'état actuel des connaissances et des méthodes disponibles était suffisant pour qu'il soit possible de s'y atteler pleinement. En effet, qui ne voudrait pas contribuer à produire la vache du futur ? Celle qui est en excellente santé, ne rejette pas de méthane et, ne l'oublions pas, produit beaucoup de lait ? Quel éleveur ne souhaiterait pas voir arriver une nouvelle génération d'animaux plus faciles à élever, consommant peu d'aliments et dont il soit assuré du bien-être ?

Les pages qui suivent ont pour vocation de présenter les différents points de ce « parce qu'on peut », qui ont été le moteur de cette thèse au long de ces trois années, ainsi que d'explicitier la démarche sous-jacente d'une évaluation génétique. Tout d'abord, je détaillerai comment les récentes avancées dans les méthodes d'évaluation rendent possible le fait de s'intéresser aux nouveaux caractères, puis l'évolution des attentes de la société, des organismes de la sélection et des éleveurs envers l'évaluation génétique, avant de décrire les méthodes d'évaluation génétique existantes.

I. De la sélection génétique à la sélection génomique

Dans les grandes races bovines laitières françaises, la sélection génomique (sélection génétique utilisant des informations issues du génome des animaux) est utilisée en routine depuis 2009 (Boichard *et al.*, 2012), remplaçant une sélection reposant sur le testage sur descendance. Elle offre de nouveaux outils aux entreprises de sélection (pour gérer leurs schémas de sélection) et aux éleveurs (pour orienter leur sélection), un progrès génétique accru et l'opportunité d'intégrer de nouveaux caractères à l'objectif de sélection.

A. Testage sur descendance versus évaluation génomique

Lorsqu'on réalise une évaluation polygénique « conventionnelle », on s'intéresse à l'animal en tant qu'individu, à ses liens de parenté avec les autres animaux dans la population et on prédit sa

valeur génétique via un modèle statistique dans lequel on analyse ses performances (c'est-à-dire les mesures d'un animal pour un caractère donné : quantité de lait produite ou poids à l'abattage, par exemple), qu'on appelle également le phénotype. On ne prend alors pas en compte d'information au niveau de l'ADN en tant que tel. La valeur génétique d'un animal est en quelque sorte sa performance « intrinsèque » : ce qui reste de sa performance une fois que l'on en a retiré tout ce qui était dû à l' « environnement » (Henderson, 1984). On distingue l'évaluation génétique, réalisée à partir d'informations de phénotypes et des liens d'apparentement et l'évaluation génomique, qui y ajoute des informations du génome.

Pour prédire la valeur génétique d'un animal dans une évaluation polygénique, il faut disposer du phénotype de cet animal et/ou d'individus apparentés proches. Plus on dispose de mesures de performances pour un animal donné, mieux on pourra prédire (c'est-à-dire avec plus de précision) sa valeur génétique. On mesure cette précision au moyen d'un Coefficient de Détermination (CD), dont la valeur est comprise entre 0 et 1 (Harris et Johnson, 1998). Prenons un exemple classique : l'évaluation d'un bovin pour la quantité de lait. A la naissance d'un taureau, on ne connaît que l'information issue de ses parents, qui donne une estimation peu précise de sa propre valeur génétique. Pour affiner cette estimation de la valeur génétique, il faut attendre que le taureau atteigne sa maturité sexuelle, qu'il soit accouplé à un grand nombre de femelles, produise des filles, que ces filles atteignent leur maturité sexuelle, mettent bas et finissent une première lactation. Plus le taureau produit de filles, mieux on estime sa valeur génétique. Si ce taureau a été utilisé largement, son CD peut atteindre plus de 0,99, une valeur arbitraire de 0,95 étant préférée en France pour les publications (Idele (Institut de l'Élevage), 2015a) ; sa valeur génétique est alors connue avec une forte précision. A ce moment, il n'y a cependant plus d'enjeu lié à la sélection ou non de ce taureau pour une mise sur le marché des reproducteurs : il a déjà été utilisé en tant que reproducteur régulièrement. Certains taureaux d'insémination animale sont utilisés pour réaliser plusieurs milliers d'accouplements ; il y a d'importants enjeux, tant économiques qu'en termes de progrès génétique, derrière le choix des animaux qui seront retenus pour la reproduction. Il est donc crucial de disposer d'une valeur génétique précise aussi tôt que possible dans la vie d'un reproducteur potentiel, afin de décider si cet animal va être retenu pour la reproduction. Pour ce faire, une étape de testage sur descendance était utilisée pour les taureaux de race laitière jusqu'à la mise en place de la sélection génomique (INRA (Institut National de Recherche Agronomique) et Idele, 2001). Elle consistait à faire engendrer plusieurs dizaines de filles à chaque jeune taureau « candidat » puis à se baser

sur les informations issues des performances de ces filles afin de choisir quels taureaux seraient ensuite utilisés largement dans la population. Le principal désavantage de ce procédé, outre la durée avant de connaître plus précisément la valeur génétique d'un taureau (généralement 6 ou 7 ans), est son coût important pour les programmes de sélection. Ce coût est principalement constitué des coûts d'élevages des taureaux, des primes versées aux éleveurs dont les vaches sont utilisées pour le testage sur descendance et du coût du phénotypage des descendants des taureaux. Qui plus est, ces montants représentent un investissement à long terme et donc une immobilisation de fonds pour une longue durée. Ainsi, relativement peu de taureaux étaient mis en testage chaque année : uniquement les descendants des accouplements entre les pères et mères à taureaux les plus prometteurs entraient dans ce système, amenant à une pression de sélection (ratio entre le nombre d'animaux sélectionnés et le nombre de candidats) assez faible à l'issue du testage sur descendance. De plus, l'essentiel du choix des futurs reproducteurs reposant sur leurs informations sur ascendance, plusieurs taureaux issus de mêmes familles étaient mis en testage. Dans ce système, peu de taureaux étaient choisis pour bénéficier du testage sur descendance, peu de taureaux étaient « diffusés », mais ils étaient diffusés très largement, contrainte nécessaire pour compenser les coûts importants de mise en testage. Ceci menait à l'utilisation massive de certains taureaux « star ». Dans l'ensemble, ce système conduisait à une forte réduction de la diversité génétique au sein de la population.

En évaluation génomique, grâce à l'utilisation de puces à ADN, on sait quels allèles (versions alternatives d'une paire de bases existant à un endroit donné du génome) sont portés par un animal à un certain nombre de points du génome pour lesquels on dispose de marqueurs sur la puce, les SNP (Single-Nucleotide Polymorphism). C'est ce qu'on appelle le génotype. Cette information permet de déduire, grâce au déséquilibre de liaison, si un animal est porteur ou non d'un allèle favorable aux QTL, qui sont des endroits du génome (pour lesquels on ne dispose pas nécessairement de marqueurs sur les puces à ADN), où l'allèle présent a une influence sur une performance donnée (Robert-Granié *et al.*, 2011). On appelle déséquilibre de liaison le fait qu'en deux endroits du génome certaines associations d'allèles soient plus probables que d'autres. Le déséquilibre de liaison est généralement d'autant plus élevé que les deux locus d'intérêt sont proches (Idele, 2015b). En effet, un parent transmet tel quel un brin de chacun de ses chromosomes à ses descendants, l'association d'allèles présentes sur ce brin est donc préférentiellement conservée au cours des générations. Des recombinaisons (coupure d'un brin de chromosome, remplacé en partie par l'autre brin) peuvent cependant se produire de façon

aléatoire et les chances qu'une recombinaison intervienne entre deux locus au cours des générations sont d'autant plus faibles que les locus sont proches. A de faibles distances, certaines associations d'allèles entre deux locus se retrouvent donc chez de nombreux individus dans la population. Ainsi, on peut déduire avec plus ou moins de précision si généralement les animaux porteurs d'un allèle à un marqueur sont, ou non, porteurs d'un allèle favorable à un QTL proche. Deux animaux ayant hérité d'un même allèle au SNP auront probablement hérité le même allèle au QTL (Boichard, 2013). Ceci est encore plus probable si on dispose de deux (ou plus) SNP proches, de part et d'autre du QTL (figure 1).

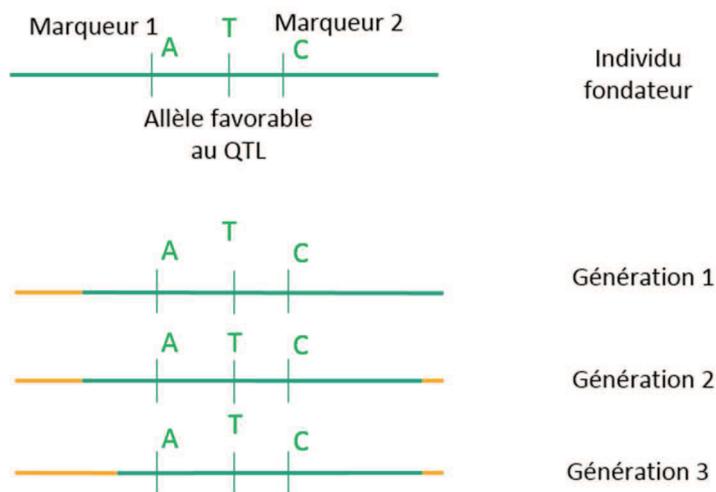


Figure 1. Transmission de l'association entre marqueurs et allèles d'intérêt au cours des générations. En vert, portions du génome issues du fondateur, en orange, portions issues d'autres individus, associées au chromosome d'origine au fur et à mesure des générations.

Si on dispose d'une population de référence (pour laquelle on connaît précisément les performances et le génotype des individus), on peut déduire la contribution « apparente » (due à son déséquilibre de liaison avec un QTL proche) de chaque allèle de chaque SNP de la puce à la performance à laquelle on s'intéresse (Robert-Granié *et al.*, 2011). On peut ainsi prédire ensuite la valeur génétique d'un animal pour lequel on ne connaît que le génotype (figure 2).

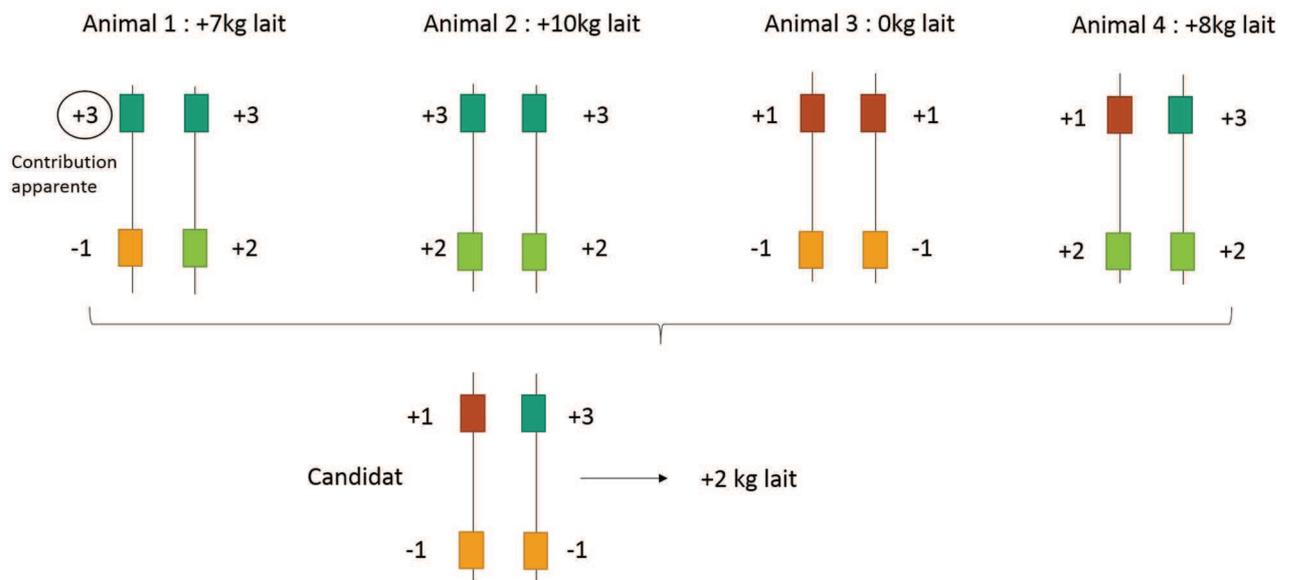


Figure 2. Détermination de la contribution de chaque allèle de SNP à la performance

En sélection génomique, l'étape de testage sur descendance devient donc obsolète dans les grandes races : on peut connaître dès la naissance d'un veau sa valeur génétique de façon relativement précise (la précision obtenue à la naissance est souvent proche de celle obtenue en sortie de testage sur descendance, FGE (France Génétique Élevage), 2011a), grâce à l'estimation au préalable des liens entre allèles de SNP et performances. La valeur génétique estimée à la naissance reste cependant moins précise que celle d'un taureau largement utilisé pour lequel on connaît les performances de nombreuses filles. Ces informations sont combinées à celles issues du génotype de l'animal tout au long de sa vie productive. En sélection génomique, le choix des taureaux peut donc se faire dès la naissance et un taureau peut être diffusé dès sa maturité sexuelle (figure 3). Cette précision précoce est largement dépendante de la précision avec laquelle on a estimé les liens entre allèles et performances et il est donc nécessaire de continuer à entretenir une population de référence, constituée d'animaux dont le phénotype est connu avec une forte précision et dont on connaît le génotype, afin d'estimer au mieux ces liens. Ceci est d'autant plus vrai que la précision de l'évaluation génomique dépend en partie du niveau d'apparentement entre les candidats à la sélection et les animaux de la population de référence : il faut éviter une déconnection entre la population de référence et les candidats (Robert-Granié *et al.*, 2011).

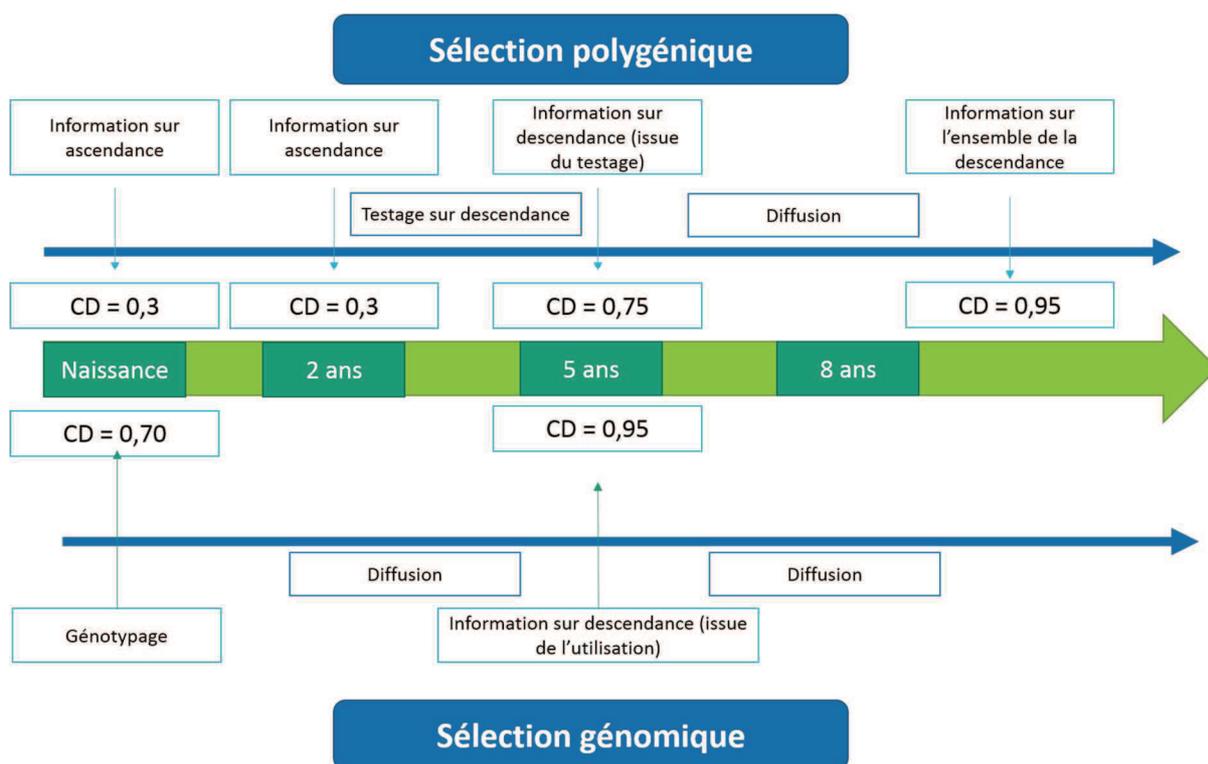


Figure 3. Evolution de la précision de la valeur génétique d'un taureau au cours de sa vie, en sélection polygénique ou génomique pour un caractère moyennement héritable, comme la production laitière (d'après FGE, 2011a)

B. Conséquences sur les schémas de sélection

La mise en place de la sélection génomique a mis un terme au processus de testage sur descendance, avec des conséquences drastiques sur les schémas de sélection. Cela a causé une réduction massive des coûts de mise sur le marché des taureaux, estimée jusqu'à plus de 90% du coût de l'entretien du schéma (Schaeffer, 2006). Cette estimation théorique s'est traduite en pratique par le réinvestissement d'une part importante des montants ainsi économisés, dans le génotypage et le phénotypage des animaux. D'autre part, la sélection des futurs reproducteurs reposant désormais sur une information génomique propre et non plus une information sur ascendance, l'aléa de méiose (différence entre la valeur génétique d'un individu et la moyenne de celles de ses parents) peut être estimé, ce qui permet de repérer de très bons animaux dans des familles de niveau génétique moins exceptionnel et donc de diversifier l'offre de taureaux proposée. Enfin, l'intervalle de génération est fortement diminué, puisque les taureaux peuvent être diffusés bien plus jeunes qu'après testage sur descendance.

Par ailleurs, la sélection génomique permet d'augmenter très fortement la précision des valeurs génétiques des femelles (puisque'il n'est pas possible de cumuler pour ces dernières un nombre

important de descendants pour augmenter la précision de leur estimation), ce qui est particulièrement intéressant dans le cas des mères à taureaux. Qui plus est, le choix des candidats à la reproduction n'étant plus limité par les coûts du testage, une pression de sélection nettement plus importante peut être appliquée avant leur mise en marché. Ceci, couplé à la diminution forte de l'intervalle de génération moyen, permet d'augmenter nettement le progrès génétique possible sur les caractères sélectionnés (Schaeffer, 2006; Lillehammer *et al.*, 2011; Pryce *et al.*, 2010).

En effet, le progrès génétique annuel théorique se définit comme suit (De Rochambeau, 1992) :

$$E(\Delta Ga) = \frac{i\sqrt{CD}\sigma_A}{T}$$

avec i l'intensité de sélection, σ_a l'écart-type génétique du caractère et T l'intervalle de génération en années. On voit donc clairement qu'en augmentant l'intensité de sélection et la précision des évaluations et en réduisant l'intervalle de génération, on augmente le progrès génétique annuel attendu.

Etant donné les gains possibles de progrès génétique permis par la sélection génomique et la volonté des organismes de la sélection de ne pas plus augmenter le progrès génétique sur la production laitière, il est devenu envisageable d'introduire des caractères autres que les caractères classiques dans les objectifs de sélection. En effet, les gains de progrès génétiques permis par la sélection génomique incitent à rechercher un progrès génétique équivalent à celui obtenu en sélection génétique avec un effort de sélection moindre ; une part de l'effort de sélection peut donc être « reportée » sur de nouveaux caractères. Pourquoi est-il important de sélectionner sur d'autres caractères que la seule production ? Tout d'abord, parce que cela permet de générer un progrès génétique sur ces caractères économiquement importants, bien évidemment. D'autre part, il existe des liens génétiques entre les caractères : certaines performances ont une part de variabilité génétique commune. Par exemple, les vaches fortes productives de lait sont généralement moins bien conformées et moins fertiles que la moyenne. En conséquence, sélectionner pour l'amélioration d'un caractère revient à sélectionner (ou contre sélectionner, suivant le signe de la corrélation), indirectement, tous les autres caractères auxquels ce caractère est lié. Ces liens génétiques sont reflétés par les corrélations génétiques, qui mesurent la part de variance génétique commune aux caractères concernés. Ces corrélations peuvent être favorables : en sélectionnant pour obtenir des animaux plus lourds à l'abattage, on sélectionne indirectement

pour obtenir des animaux avec une musculature plus développée (Croué *et al.*, 2016). Elles peuvent également être défavorables : en sélectionnant sur la production laitière, on sélectionne indirectement pour des animaux moins fertiles (Boichard *et al.*, 2000). Cela ne signifie pas qu'il soit impossible d'obtenir un progrès génétique à la fois sur la production laitière et sur la fertilité dans une même race : en comparant une sélection suivant un objectif de sélection contenant un seul caractère ou deux caractères négativement corrélés, Berry (2014) montre à partir de données simulées qu'on peut toujours obtenir un progrès génétique sur le premier caractère lorsque l'objectif intègre les deux caractères, mais qu'il sera moindre que si on sélectionne uniquement sur le premier caractère (figure 4). Ces corrélations génétiques négatives indiquent cependant que si la fertilité ne fait pas partie des caractères intégrés dans la démarche de sélection, elle aura tendance à se dégrader au fur et à mesure qu'un progrès génétique est réalisé sur la production laitière (Jorjani *et al.*, 2007). Il est donc important d'intégrer dans l'objectif de sélection (direction globale de progrès génétique, définie pour une race) l'ensemble des caractères d'intérêt, afin de sélectionner pour tous ces caractères simultanément, sans risquer d'en dégrader certains. La figure 5 illustre les conséquences de l'intégration ou non des caractères de production de viande au sein de l'objectif de sélection en race Normande, en termes de réponses attendues à la sélection (différence entre la moyenne des valeurs génétiques des animaux retenus et la moyenne de l'ensemble des candidats) : s'ils ne sont pas intégrés, on observe une dégradation de ces caractères, alors qu'on observe un progrès lorsqu'ils le sont.

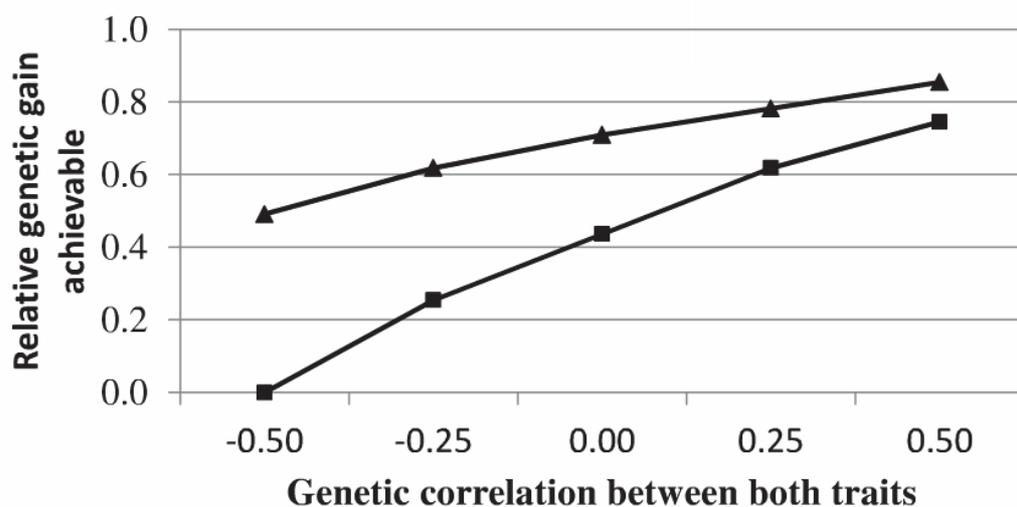


Figure 4. D'après Berry (2014) : progrès génétique attendu sur un caractère A en sélectionnant sur le caractère A et un caractère B (auquel on donne accordé le même poids, en triangles, ou auquel on donne deux fois le poids du caractère A, en carrés) simultanément, en proportion du progrès attendu en sélectionnant sur le caractère A uniquement

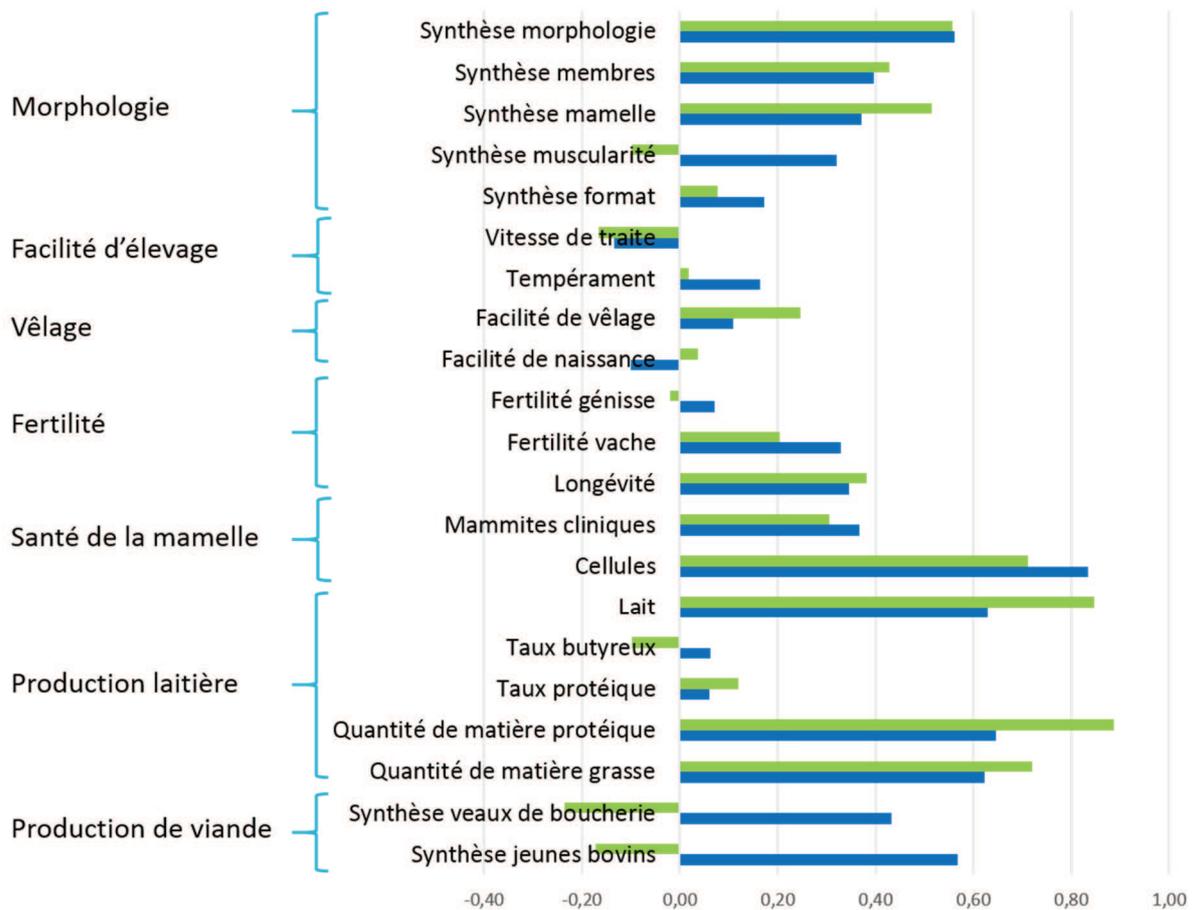


Figure 5. Réponses à la sélection en sélectionnant les 10% meilleurs taureaux Normands sur l'indice de synthèse global actuel (40% du poids sur la production laitière, 42% sur les caractères fonctionnels, 18% sur les caractères de morphologie), en vert, ou sur un indice de synthèse incluant les caractères de production de viande (26% du poids sur la production laitière, 40,25% sur les caractères fonctionnels, 21,25% sur les caractères de morphologie, 12,5% sur les caractères de production de viande), en bleu (d'après Roxane Vallée, communication personnelle)

C. De nouvelles opportunités d'évaluation

Au-delà des avantages présentés ci-dessus, la sélection génomique offre également la possibilité de développer des évaluations génétiques pour des caractères qu'il était jusqu'alors inenvisageable (ou difficile) de sélectionner.

Tout d'abord, la sélection génomique apporte beaucoup pour l'ensemble des caractères ne pouvant être mesurés sur les candidats à la sélection directement (production laitière, caractères nécessitant d'abattre l'animal, se mesurant tard dans la vie d'un animal ou demandant de placer l'animal dans un environnement particulier), puisqu'elle permet d'obtenir des précisions intéressantes sans qu'une étape de testage sur descendance soit nécessaire (Meuwissen *et al.*, 2001 ; Hayes *et al.*, 2009). Ceci permet notamment de rendre possible l'évaluation génétique sur

des caractères de santé. En effet, il n'est par exemple pas concevable de placer des candidats à la reproduction dans des conditions d'exposition à un risque sanitaire. Ils ne peuvent donc que rarement exprimer certaines maladies. A condition de s'assurer que les animaux de la population de référence soient, eux, exposés au risque, une évaluation génomique peut être développée pour ces caractères (Boichard, 2013).

La sélection génomique est également très intéressante pour les caractères pour lesquels obtenir des performances est particulièrement coûteux ou délicat, tels que la mesure de la quantité d'aliment ingérée ou de la quantité de méthane émise, par exemple (Boichard, 2013 ; Calus *et al.*, 2013, Chesnais *et al.*, 2016) : seule la population de référence doit disposer de performances, ce qui réduit le nombre d'animaux pour lesquels on doit collecter des phénotypes (de quelques centaines de milliers à quelques milliers en grandes races laitières).

Les caractères sont plus ou moins faciles à sélectionner, ce qui est reflété notamment par leur héritabilité (ratio entre la part de variabilité due à la génétique et la variabilité totale) : plus elle est faible, plus un volume de données important est nécessaire pour évaluer un caractère avec précision. Les caractères avec une héritabilité relativement forte (production laitière, caractères bouchers) peuvent être évalués avec une précision acceptable même sur la base d'une seule mesure. Sur des caractères plus difficiles, une performance seule peut ne pas être suffisante et il peut être trop coûteux ou même impossible (caractères après l'abattage) de récupérer plus d'une mesure par animal. L'évaluation génomique est donc d'autant plus intéressante, relativement à l'évaluation polygénique, que l'héritabilité des caractères d'intérêt est faible et les phénotypes coûteux ou difficiles à obtenir : elle permet d'estimer avec une précision suffisante la valeur génétique non seulement de femelles ne disposant que d'une performance propre mais également de mâles pour lesquels un grand nombre de descendants avec performances connues est nécessaire auparavant.

Il est d'ailleurs intéressant de noter qu'aujourd'hui, grâce à l'intérêt des éleveurs pour la sélection génomique et à la diminution du coût de génotypage, de plus en plus de femelles sont génotypées. Ainsi, dans la perspective de développer des évaluations pour de nouveaux caractères, le facteur limitant n'est généralement plus le nombre de génotypages mais bien la récupération de performances de qualité, en quantité. Ceci est particulièrement marqué pour les caractères de santé, pour lesquels on doit disposer d'animaux exposés à des facteurs de risque et finement caractérisés (Boichard, 2013).

D. Des objectifs de sélection en voie de diversification

Que ce soit par une accélération du progrès génétique ou la possibilité de développer des évaluations pour des caractères jusqu'à présent considérés comme délicats à sélectionner, la sélection génomique ouvre la porte à de nombreuses possibilités de diversification des objectifs de sélection. Ces objectifs, définis à l'échelle d'une race, déterminent la direction dans laquelle on oriente l'effort de sélection d'une population (FGE, 2011b). Ils fixent l'importance relative de l'ensemble des caractères d'intérêt, offrant une échelle sur laquelle classer les taureaux, au moyen d'indices de synthèse (moyenne pondérée des index des différents caractères, Idele 2015a). Cette échelle permet d'avoir un classement des taureaux sur un critère global, sans pour autant mener à une homogénéisation : les taureaux peuvent avoir des profils très diversifiés, offrant une large gamme de reproducteurs possibles, et ce d'autant plus que l'objectif de sélection inclue de nouveaux caractères. Ainsi, inclure de nouveaux caractères dans les objectifs de sélection permet d'apporter plus de choix aux éleveurs (en accentuant certaines forces dans leur troupeau ou en compensant certaines faiblesses) et aux entreprises de sélection, sans pour autant que l'objectif général de la race soit perdu de vue.

A l'heure actuelle, les outils disponibles permettent donc le développement d'évaluations pour de nouveaux caractères en bovins laitiers et rendent possible leur inclusion dans les objectifs de sélection dans de bonnes conditions. Tout ceci serait inutile s'il n'y avait pas d'intérêt de la part des filières bovines laitières pour le sujet des nouveaux caractères. Heureusement – et assez naturellement –, il y en a !

II. Des attentes envers les évaluations génétiques en constante évolution

Le domaine de l'évaluation génétique est en perpétuelle mutation, tant en termes de méthodes que de caractères d'intérêt. Ces derniers dépendent d'une part des possibilités offertes par les méthodes, comme explicité ci-dessus, mais aussi et surtout des priorités définies par les filières. Ces priorités sont liées à de multiples facteurs : des attentes sociétales, des considérations économiques, la prise en compte croissante du bien-être animal.

A. L'élevage face aux attentes sociétales

Les attentes de la société envers l'élevage ont profondément changé au cours des 70 dernières années. Si au sortir de la seconde guerre mondiale, il était uniquement attendu que l'élevage produise suffisamment pour « nourrir la France », de nombreux objectifs se sont aujourd'hui ajoutés à cette mission initiale. L'élevage fait en effet face à de virulentes controverses. Une partie d'entre elles touche à ses conséquences sur la santé humaine, en lien avec la consommation animale d'antibiotiques et le risque de maladies, la crise de la vache folle ayant causé une importante perte de confiance envers l'élevage bovin (Delanoue *et al.*, 2014, Delanoue et Roguet, 2015).

Une grande part des critiques touche à l'effet de l'élevage sur l'environnement (Delanoue *et al.*, 2014, Delanoue et Roguet, 2015). L'élevage est en effet au cœur de préoccupations concernant ses émissions de gaz à effet de serre (principalement de méthane), de consommation d'eau et d'aliment pouvant être utilisé pour l'alimentation humaine, de qualité de l'eau et d'utilisation des terres. Enfin, un intérêt de plus en plus vif est porté au bien-être animal, au fait que les animaux soient en bonne santé, exempts de souffrance et dans de bonnes conditions de vie. En plus de ces controverses fortes envers l'élevage, les attentes sociétales s'orientent de plus en plus vers des productions de meilleure qualité plutôt qu'une importante quantité (Dockès *et al.*, 2011), tant pour les produits laitiers (composition en acides gras, en protéines et en minéraux) que carnés (tendreté, jutosité, flaveur de la viande). L'élevage doit donc s'orienter de plus en plus vers des objectifs de bien-être animal, de qualité et de durabilité.

L'évaluation génétique ne peut certes pas à elle seule répondre à l'ensemble de ces problématiques. Le développement d'évaluations génétiques sur des caractères pouvant contribuer à améliorer les bovins laitiers dans une direction plus favorable sur ces points est cependant absolument nécessaire, car l'élevage se doit de répondre à ces attentes s'il veut conserver une image positive aux yeux de la société. Le développement de nouvelles évaluations

génétiques est également un atout-clé dans le développement de l'agro-écologie et la recherche d'une triple performance économique, environnementale et sociale des élevages, en améliorant la santé animale, diminuant les intrants, réduisant l'influence négative de l'élevage sur l'environnement et renforçant la résilience des animaux (INRA *et al.*, 2015). Au-delà des attentes sociétales, il est bien évident que ces sujets sont, en tant que tels, au cœur des préoccupations des acteurs de la filière bovine laitière. Ainsi, des caractères tels que les émissions de méthane, l'efficacité alimentaire (ratio entre la quantité de matière produite et la quantité de matière consommée), la résistance aux maladies ou la composition fine du lait trouvent de plus en plus leur place dans des travaux de recherche, voire les évaluations génétiques officielles, dans de nombreux pays (Johansson *et al.*, 2008 ; Chesnais *et al.*, 2015 ; Egger-Danner *et al.*, 2015).

B. Les caractères disposant d'une évaluation génétique, aujourd'hui et demain, chez les bovins laitiers

La notion de « nouveau » caractère est assez subjective : un caractère peut être nouveau dans un pays ou une race donnée, mais pas dans une autre. Cette notion dépend des projets d'intérêt dans une filière, des données remontées, des moyens disponibles. Ceci est illustré assez clairement par Miglior *et al.* (2005) (figure 6), lorsqu'ils présentent les objectifs de sélection existant dans différents pays en 2003 : non seulement certains groupes de caractères (durabilité ou santé et reproduction) ne sont pas présents dans les objectifs de sélection de certains pays, mais l'importance relative donnée aux différents groupes de caractères varie très largement (le poids de la part des caractères de production varie par exemple de 34% à 80%). Cette variation existe bien évidemment également aussi dans le temps, de nouveaux caractères étant régulièrement inclus dans les objectifs de sélection, l'importance relative de chaque groupe de caractères s'en trouvant affectée (figure 7).

Ces caractères (la longévité ou la fertilité par exemple) peuvent avoir des définitions variées, rendant la comparaison parfois difficile entre pays ; à l'inverse, certaines définitions sont relativement homogènes. L'échange d'informations génétiques au niveau international devenant courant et important (pour la constitution de populations de références au niveau international ou pour des considérations économiques sur le marché des reproducteurs), l'un des enjeux actuels du développement d'évaluations de nouveaux caractères est l'existence d'une certaine homogénéité de l'information collectée entre pays et de nombreux organismes s'impliquent dans cette démarche. L'ONGI ICAR (International Committee for Animal Recording,

<http://www.icar.org/>), est un des acteurs majeurs de cette homogénéisation. Ses missions sont notamment de définir et maintenir des standards et des consignes de bonnes pratiques pour l'enregistrement des filiations et des performances des animaux et de fournir des services facilitant la collaboration internationale en évaluation et identification. Un autre acteur majeur de collaboration internationale autour des évaluations génétiques est l'organisme Interbull (<http://www.interbull.org/index>), un sous-comité d'ICAR, qui réalise des évaluations internationales regroupant les informations des évaluations nationales de tous les pays participants, permettant l'obtention d'un classement des reproducteurs sur une échelle commune à l'ensemble des pays.

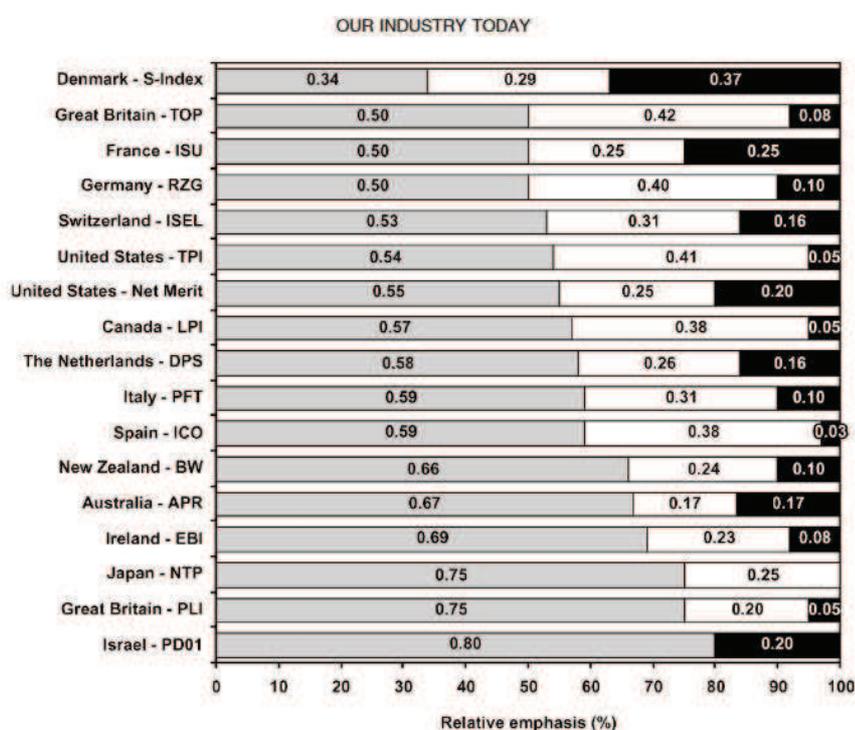


Figure 6. D'après Miglior et al., 2005. Importance relative donnée aux différents groupes de caractères dans les indices de synthèse de plusieurs pays en 2003 (caractères de production en gris, de durabilité en blanc et de santé et reproduction en noir).

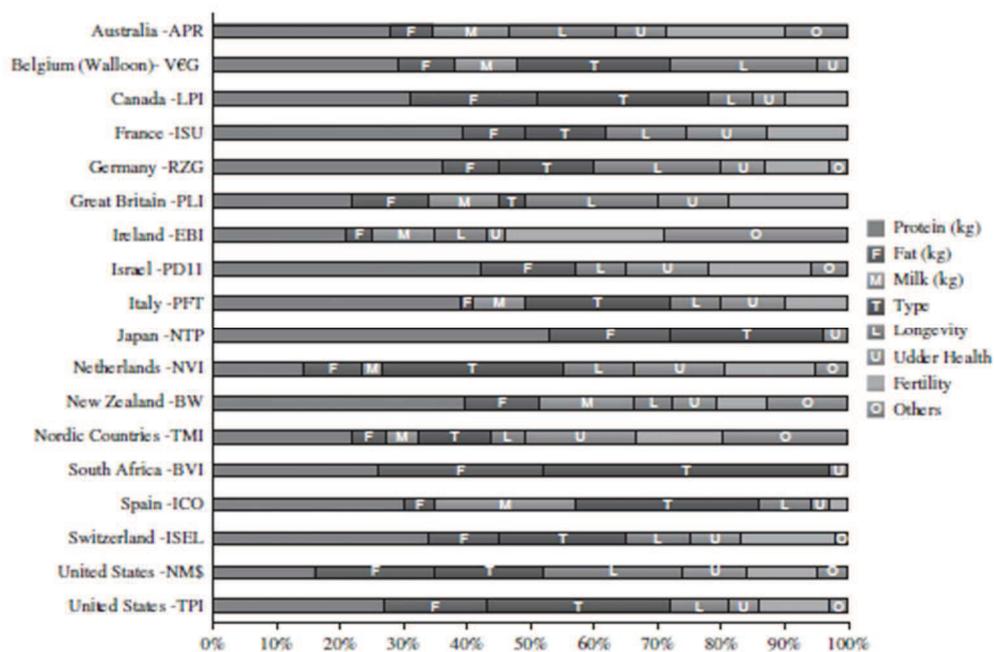


Figure 7. D'après Egger-Danner et al., 2015. Importance relative donnée à différents groupes de caractères dans les indices de synthèse de plusieurs pays en 2015.

Nous allons donc présenter ici un rapide tour d'horizon des caractères qui ont leur place en sélection, ou qui sont actuellement à l'étude, en France et dans le monde dans les grandes races laitières, en les classant autant que possible des plus courants aux plus novateurs, afin de mieux situer l'état actuel de l'évaluation des nouveaux caractères et l'intérêt de cette thèse dans le vaste chantier du développement de nouvelles évaluations. Une majorité des informations présentées ci-dessous sur les évaluations génétiques officielles de différents pays provient d'Interbull (<http://www.interbull.org/ib/geforms>), mais la plupart des pays concernés dispose de plus d'évaluations officielles que ce qu'elle transmet à Interbull. Nous nous intéresserons ici aux seules évaluations polygéniques.

1. La production laitière

Les quantités de lait, de matière grasse et de matière protéique produites sont les caractères principaux de ce groupe de caractères, mais même au sein de ce noyau dur de l'évaluation génétique laitière, des différences de définition existent, notamment entre une définition de production à la journée (en France, l'utilisation des contrôles élémentaires est à l'étude depuis plusieurs années : Leclerc et al., 2008, Huquet et al., 2012) et une définition à la lactation (ramenée à une lactation de durée fixe de 305 jours). Certains pays, la France notamment, évaluent séparément les taux butyreux et protéique (ratio entre la quantité de matière grasse ou protéique et la quantité de lait produite). Des études s'intéressent également à la possibilité

d'utiliser la persistance de la lactation (maintien d'une forte production laitière après le pic de lactation) comme un caractère (Cole et Null, 2009 ; Weller *et al.*, 2006), afin d'augmenter la rentabilité des troupeaux. Par ailleurs, l'utilisation de plus en plus répandue des robots de traite rend possible de mesurer ces caractères de façon automatique lors de la traite (Lazenby *et al.*, 2002), ce qui ouvre la voie à une nouvelle façon de collecter des phénotypes (lait, quantités de matière protéique et de matière grasse produits en une journée, mais aussi vitesse de traite). Ces mesures quotidiennes pourraient également apporter des informations supplémentaires pour l'étude des caractères de santé, des diminutions de production laitière étant liées à certains évènements de santé (King *et al.*, 2017).

Selon les modèles d'analyse des pays, chaque caractère est considéré comme unique ou comme des caractères différents selon le rang de lactation. Dans la plupart des pays développés, la sélection pour ces caractères est mise en place depuis longtemps et n'est le plus souvent plus sujette à des développements. Nef de la guerre de l'économie en bovins laitiers, la production laitière est le groupe de caractères incontournable, sans pour autant qu'il existe une définition et un modèle unique pour les caractères concernés.

2. Santé de la mamelle

Le principal caractère de santé de la mamelle est le niveau de cellules somatiques dans le lait, permettant de révéler l'existence de mammites subcliniques. Quelques pays y ajoutent la susceptibilité aux mammites cliniques, dont la définition varie (au moins un évènement de mammite clinique durant la lactation ou dans les premiers mois de lactation).

En fonction des modèles d'analyse des pays, chaque caractère est considéré comme identique (mais répétable) au cours de la vie de la vache ou comme des caractères différents selon le rang de lactation.

L'amélioration de la santé de la mamelle a pour objectifs de préserver la santé des animaux, de limiter l'occurrence de mammites (coûteuses en traitement et en lait perdu, le lait issu d'animaux traités ne pouvant être dédié à la consommation humaine) et de diminuer le taux de cellules somatiques dans le lait, les cellules étant l'un des facteurs influant fortement sur le prix du lait payé au producteur.

3. La conformation

Les caractères de conformation des vaches rassemblent tous les caractères décrivant l'aspect extérieur des animaux. Leurs définitions sont généralement assez similaires d'un pays à l'autre, couvrant trois groupes de caractères : le format (hauteur, largeur, profondeur de corps...), les aplombs (angle du pied, locomotion...) et la morphologie de la mamelle. En France, on retrouve une majorité des caractères évalués par les autres pays, mais de nombreux caractères sont spécifiques et varient même d'une race à l'autre.

Parfois, les caractères d'aplombs sont utilisés comme prédicteurs (caractère évalué dans le but d'obtenir une information sur un autre caractère d'intérêt, pour lequel on n'a pas ou peu d'information) des caractères de santé des pieds, malgré des corrélations génétiques modestes entre les deux types de caractères (Chapinal *et al.*, 2013 ; Van der Linde *et al.*, 2010).

L'amélioration de la conformation permet d'améliorer la longévité des animaux (Sewalem *et al.*, 2004), et de réduire la pénibilité du travail des éleveurs, par exemple par le contrôle de la morphologie de la mamelle, assurant une compatibilité des animaux avec leur traite par des robots de traite (Veysset *et al.*, 2001).

4. Longévité et fertilité

A l'inverse des caractères précédents, ayant dans l'ensemble des définitions relativement homogènes, ces deux caractères disposent de presque autant de définitions que d'évaluations. La longévité peut se définir comme l'aptitude d'une vache à rester fonctionnelle le plus longtemps possible quel que soit son niveau de production (longévité fonctionnelle) ou l'aptitude à rester compétitive économiquement dans le troupeau (longévité vraie) (Ducrocq, 1987). Elle se mesure selon les cas en jours de survie à chaque lactation, en durée de vie totale (du premier vêlage à la réforme), en survie d'une lactation à l'autre, en risque d'être réformée... La fertilité, quant à elle, est souvent appréciée à travers plusieurs caractères dans chaque pays. Généralement au moins un est relatif à la réussite de l'insémination, c'est-à-dire à l'obtention d'une fécondation ou d'une naissance après une insémination (taux de non-retour en chaleur après un certain délai, taux de conception suite à une insémination) et est souvent décliné en un caractère pour les génisses et un pour les vaches, le contexte physiologique (animal en croissance ou en lactation) étant très différent entre ces deux groupes d'animaux. Le plus souvent, il existe également un ou plusieurs caractères relatifs à la durée pour obtenir une nouvelle gestation (durée entre le vêlage et la première insémination, reflétant la reprise de cyclicité, entre la première insémination et la

conception, indiquant la réussite de l'insémination et l'expression des chaleurs, entre le vêlage et la conception...). Des études existent aussi sur d'autres caractères de fertilité, comme la capacité à superovuler (Chesnais *et al.*, 2016).

En France et au Canada, l'évaluation de la longévité intègre des informations sur d'autres caractères comme prédicteurs précoces de la longévité, notamment des caractères de santé de la mamelle, fertilité et morphologie (Idele, 2015a et Sewalem *et al.*, 2007).

L'évaluation de ces deux caractères est très importante en bovins laitiers et leur amélioration a des conséquences économiques importantes (Pinar *et al.*, 2013). Mettre en place une sélection sur la fertilité et la longévité des vaches laitières évite leur dégradation en parallèle du progrès sur la production laitière (Jorjani *et al.*, 2007, Boichard, 2000). La fertilité est un caractère fondamental : elle permet de relancer avec régularité un cycle de reproduction et donc un cycle de production. Améliorer la fertilité permet donc des gains économiques importants et limite les risques de réforme pour cause d'infertilité. La durée entre deux mises-bas est particulièrement critique dans les élevages en pâturage intégral, dans lesquels les mises-bas doivent être coordonnées, durant une période cible. Améliorer la longévité permet d'augmenter la durabilité d'un animal dans une exploitation, d'allonger sa carrière et donc de rentabiliser les coûts d'élevages des génisses sur une plus longue période, ainsi que de conserver plus longtemps les meilleurs animaux.

5. Les caractères relatifs au vêlage

Le principal caractère lié au vêlage est la facilité du vêlage (est-ce qu'il a fallu une intervention humaine et à quel degré lors de la mise-bas ?), auquel s'ajoute souvent la survie du veau à la naissance, dont la définition varie (survie à 24 ou 48 heures) et, plus rarement chez les bovins laitiers, la taille du veau, la durée de la gestation ou le poids du veau à la naissance.

Dans certains pays uniquement (dont la France), les évaluations de la facilité au vêlage et de survie du veau distinguent un effet direct et un effet maternel (Idele, 2015a). En France, on fera alors mention de facilité de naissance (effet direct) et de facilité de vêlage (effet maternel).

La mise en place d'une sélection sur ces caractères a plusieurs intérêts : réduire les coûts et la pénibilité du travail liés au vêlage, limiter les risques de réformes pour vêlage difficile, éviter des pertes économiques non négligeables en cas de perte du veau. La prise en compte de l'information

de facilité de vêlage est particulièrement importante lors du choix des taureaux pour l'accouplement des génisses, le premier vêlage étant souvent le plus difficile.

6. Facilité d'usage (« *workability* ») des animaux

La facilité d'usage des animaux regroupe les caractères comme la vitesse de traite et le tempérament des animaux, appréciés selon des définitions et des échelles variables (notés par l'éleveur ou un technicien « pointeur », tempérament lors de la traite ou non...). Relevés manuellement suivant une notation subjective, ces caractères pourraient bénéficier d'informations plus précises et être relevés plus régulièrement, par la prise en compte d'informations issues des robots de traite (Egger-Danner *et al.*, 2015). L'utilisation des robots de traite pourrait permettre d'avoir accès à d'autres caractères de facilité d'usage également, comme l'efficacité de traite, d'autres mesures du tempérament ou encore l'adaptation à la conduite en robots (Byskov *et al.*, 2012, Carlström *et al.*, 2013).

L'amélioration de ces caractères représente un enjeu conséquent pour réduire la pénibilité du travail en élevage. Cependant, les informations issues de robots de traite n'étant pas encore utilisables en routine pour l'évaluation génétique, la mise en place de la collecte de données pour ces caractères est lourde et leur évaluation présente des difficultés du fait de la notation subjective de ces caractères (précisions faibles à prévoir).

7. Les caractères de santé

Les caractères de santé sont couverts par les recommandations ICAR, ce qui permet en théorie de disposer d'une base commune pour l'évaluation de ces nouveaux caractères. Elles ne sont cependant pas toujours suivies et il existe de nombreuses définitions différentes des caractères de santé.

Si l'évaluation pour la santé de la mamelle est assez répandue, ce n'est pas le cas des autres troubles de santé, qui sont évalués de façon très hétérogène. Les pays Nordiques (Suède, Finlande, Danemark) sont très largement précurseurs dans le domaine et disposent déjà en routine d'évaluations génétiques pour de nombreux caractères de santé : plusieurs problèmes liés à la reproduction (rétention placentaire, prolapsus utérin), pour plusieurs maladies métaboliques (acétonémie, fièvres de lait) et des lésions podales, depuis plus de dix ans (Johansson *et al.*, 2008). Dans les autres pays, les évolutions sont plus lentes. Des évaluations pour les lésions podales existent aussi aux Pays-Bas (Stoop *et al.*, 2010) et en Norvège (Ødegard *et al.* 2013) et sont à l'étude au Canada (Machioldi *et al.*, 2017), en Allemagne (Koenig *et al.*, 2005 ; Gernand *et al.*, 2013) et

en Espagne (Perez-Cabel et Charfeddine, 2015). Des évaluations pour certaines maladies métaboliques ont également été développées ces dernières années à des niveaux nationaux ou privés, notamment au Canada (Jamrozic *et al.*, 2016a et 2016b), aux Pays-Bas (Vosman *et al.*, 2015), aux États-Unis (Vukasinovic *et al.*, 2016) et en France (Leclerc *et al.*, 2016). Ces caractères sont à l'étude dans d'autres pays et les travaux dans le but de développer de telles évaluations couvrent de plus en plus de caractères de santé : paratuberculose, déplacement de caillette, fièvre de lait, métrite, caractères de santé liés à la reproduction notamment (par exemple : Sanchez *et al.*, 2016 ; Raphaka *et al.*, 2016 ; Parker Gaddis *et al.*, 2017).

Les caractères de santé ont fortement le vent en poupe actuellement : ils sont d'une grande importance tant d'un point de vue économique que du bien-être animal et de la santé humaine (Enting *et al.*, 1997 ; Van der Waaij *et al.*, 2005 ; Charfeddine et Pérez-Cabal, 2017). La mise en place d'évaluations génétiques puis d'une sélection sur ces caractères devraient permettre de réduire l'utilisation d'antibiotiques dans les élevages. La difficulté dans la mise en place d'évaluations sur ces caractères vient en partie du vaste panel d'acteurs potentiellement impliqués dans la collecte des données (éleveurs, pareurs, entreprises de contrôles de performance, vétérinaires), ce qui mène à une possible hétérogénéité des données. Par ailleurs ces données ne sont généralement pas exhaustives (on ne dispose parfois d'informations que pour les animaux atteints, ou uniquement pour un échantillon d'un troupeau vu par la personne chargée de la collecte) et peuvent manquer de précision si leur notation est sujette à interprétation (cas d'une lésion pour laquelle un degré de sévérité doit être estimé, par exemple).

8. *Les caractères de production de viande*

Plusieurs groupes de caractères peuvent être concernés : croissance et performances de carcasse des jeunes animaux destinés à l'abattage, musculation des vaches pour les réformes.

Peu d'évaluations des caractères bouchers existent en races laitières ou mixtes car, bien souvent, ils ne sont pas considérés comme des caractères d'intérêt suffisant pour être sélectionnés : ils sont considérés comme importants mais leur niveau actuel est relativement satisfaisant. Quelques pays seulement disposent donc d'évaluations officielles pour ces caractères ; en races Holstein, Red Dairy Cattle et Jersiaise dans les pays Nordiques (Johansson *et al.*, 2009), en Normande et Montbéliarde en France (Croué *et al.*, 2016), en Simmental en Allemagne (Engelland *et al.*, 1999) et pour toutes races, en Irlande (Hickey *et al.*, 2007) ou, dans le but d'améliorer le potentiel boucher des races mixtes, aux Pays-Bas (Stoop *et al.*, 2012).

Coproduit majeur de la production laitière, la production de viande représente une part importante du revenu des éleveurs laitiers, l'amélioration des caractères de production de viande est donc intéressante en bovins laitiers, avec une portée bien moindre qu'en bovins allaitants. Ces caractères sont par ailleurs généralement évalués en routine en races allaitantes (Idele, 2017), leur évaluation peut donc, techniquement, être aisément mise en place en bovins laitiers.

9. La composition fine du lait

Les caractères de composition fine du lait sont nombreux (teneur en acides gras, calcium, caséine...). S'il n'existe pas encore d'évaluation génétique de routine pour ces caractères, des projets visant à les développer ont vu le jour et sont bien avancés (Esvan *et al.*, 2010, Rossoni *et al.*, 2008, Gengler *et al.*, 2010, Penasa *et al.*, 2015).

Sélectionner sur les caractères de composition fine du lait pourrait permettre de produire des produits laitiers de meilleure qualité nutritionnelle ou du lait avec une meilleure fromageabilité (aptitude du lait à être transformé en fromage).

10. L'efficacité alimentaire, les émissions de méthane et l'adaptation au changement climatique

Les caractères d'efficacité alimentaire et d'émissions de méthane sont très difficiles à mesurer à grande échelle et, pour l'heure, les études se portent plutôt sur les façons de parvenir à collecter d'importants volumes de données ou de prédire ces performances que sur le développement d'évaluations génétiques les concernant, même si de premières études génomiques voient le jour (de Haas *et al.*, 2016 ; Lassen *et al.*, 2016 ; Butty *et al.*, 2016). De même, des études s'intéressent à l'adaptation des animaux au changement climatique, notamment aux réponses à un stress thermique (Nguyen *et al.*, 2016), mais il n'existe pas, à notre connaissance, à l'heure actuelle de programme de sélection à grande échelle sur ces caractères (Egger-Danner *et al.*, 2015).

La mise en place d'une sélection sur ces caractères pourrait permettre de réduire l'effet négatif de l'élevage sur l'environnement et les coûts d'élevage. A l'inverse, face aux changements subis par l'environnement des animaux d'élevage, il devient important de s'assurer de leur adaptabilité.

11. Les spectres MIR, panacée des nouveaux caractères ?

La spectrométrie moyen infrarouge (MIR) permet de visualiser en détail les différences de composition fine du lait. Les spectres MIR ne sont pas des caractères en tant que tels mais leur analyse pourrait servir de prédicteur pour une très grande gamme de caractères : la composition fine du lait (Soyeurt *et al.*, 2011), la mobilisation des ressources énergétiques (McParland *et al.*,

2011), la quantité de matière ingérée et l'efficacité alimentaire (McParland *et al.*, 2014), les émissions de méthane (Dehareng *et al.*, 2012)... Leur utilisation en tant que prédicteurs repose sur l'analyse de mesures précises de certaines caractéristiques d'un groupe d'animaux pour lesquels on dispose de spectres MIR associés. Une analyse de calibration permet le développement d'équations de prédiction permettant par la suite de prédire facilement les performances d'autres animaux à partir de leurs spectres MIR. Qui plus est, les échantillons de lait étant relativement faciles à obtenir, grâce à l'utilisation de plus en plus fréquente des robots de traite, les spectres MIR sont entrain de devenir une source relativement facile d'accès à des phénotypes variés.

C. La volonté de diversification des organismes de la sélection

De très nombreux caractères entrent dans la sphère d'intérêt des sélectionneurs et incitent à l'étude de la faisabilité d'une évaluation génétique, comme nous venons de le voir. Généralement, les plus usuels, ceux qui sont utilisés depuis longtemps, sont gérés au niveau national car ils ne représentent plus d'enjeu particulier en-dehors de la constitution d'un classement de l'ensemble des reproducteurs sur une échelle commune. Ce classement permet de connaître le niveau relatif des taureaux au niveau national, mais aussi mondial (pour les races internationales), grâce aux évaluations internationales réalisées par Interbull. Cette généralité n'est plus absolue lorsqu'on s'intéresse aux nouveaux caractères. En effet, les organismes et entreprises de sélection et plus généralement les structures pouvant tirer un bénéfice financier ou un avantage compétitif d'évaluations génétiques nouvelles cherchent à se diversifier et à proposer une offre de service originale. De plus en plus de démarches raciales ou privées voient le jour dans le but de développer un axe particulier d'évaluation et de sélection génétique, sans forcément qu'il existe une démarche nationale ou collective associée.

En France, les organismes et entreprises de sélection ainsi que les entreprises de contrôle de performances souhaitent apporter aux éleveurs une valeur ajoutée particulière, un service différent de leurs concurrents. Cette volonté a commencé à voir le jour il y a plusieurs années et s'accélère d'autant plus que la mise en place du nouveau Règlement Zootechnique Européen (qui rendra, entre autres, les organismes de sélection responsables du choix de l'organisme qui réalise les évaluations pour leurs adhérents) est imminente. Du côté des organismes de contrôle de performances, les services proposés vont actuellement de l'adhésion au contrôle de performances officiel à la détection des chaleurs, en passant par un conseil personnalisé en nutrition ou la réalisation de parages des pieds. Les entreprises de sélection proposent souvent des technologies

de la maîtrise de la reproduction, du conseil pour le renouvellement du troupeau ou le développement d'indicateurs génétiques pour de nouveaux caractères. Parmi ces projets, les caractères de santé sont encore une fois au cœur des avancées, on peut citer notamment le développement d'indicateurs de résistance aux lésions podales par l'entreprise de sélection Gènes Diffusion (<http://www.genesdiffusion.com/>) (Gènes Diffusion, nd) ou de résistance à l'acétonémie, aux problèmes de santé des pieds et à d'autres maladies par l'entreprise de sélection EVOLUTION (<https://www.evolution-xy.fr/>) (EVOLUTION, nd a). Les entreprises proposent également la détection de gènes d'intérêt (comme le gène sans cornes, par exemple) ou de défauts génétiques.

Cette volonté de différenciation a des implications à deux niveaux. Au niveau français, elle permet aux organismes de se démarquer les uns des autres dans une démarche de compétitivité au niveau national. Au niveau mondial, elle permet également à ces organismes de proposer des taureaux intéressants car évalués sur des caractères innovants. Elle est enfin nécessaire pour éviter une perte de compétitivité des taureaux français, si des index intéressants venaient à être publiés de façon régulière dans d'autres pays mais n'étaient pas disponibles pour les taureaux français.

Au niveau international, on peut noter l'apparition d'entreprises dédiant une part de leur activité à l'évaluation génétique, sans pour autant posséder de taureaux. Ces entreprises ont une offre de service variée, proposant du conseil en renouvellement du troupeau, de la détection de gènes d'intérêt et de la réalisation d'évaluations génétiques à la demande, sur simple envoi d'échantillons biologiques. A titre d'exemple, Zoetis (<https://www.zoetis.com/>) est une entreprise multinationale de santé animale pour de nombreuses espèces qui propose, en ce qui concerne les bovins laitiers, un très vaste choix de produits concernant la santé animale, ainsi qu'une activité d'évaluation génétique, concernant notamment les caractères de santé (Zoetis, nd).

D. Les nouveaux caractères, au cœur de ces évolutions

L'intégration de nouveaux caractères fait partie des enjeux d'une compétitivité nationale et internationale des organismes d'évaluation génétique. Elle présente des opportunités d'un point de vue économique, tant au niveau des organismes de sélection que des élevages. Elle est également un levier pour améliorer le bien-être animal et les conditions de travail des éleveurs ainsi que pour réduire les effets négatifs de l'élevage sur l'environnement. Enfin, elle représente d'intéressantes perspectives de recherche puisque si les outils et la théorie des évaluations

génétique permettent aujourd'hui de s'y intéresser, l'évaluation génétique d'une grande partie d'entre eux reste difficile, principalement à cause de difficultés à collecter des phénotypes.

Le développement d'évaluations génétiques et génomiques pour de nouveaux caractères est donc un enjeu d'importance dans la filière bovine laitière (ainsi que dans d'autres filières animales, par ailleurs). Nous allons maintenant aborder les bases théoriques de ces évaluations génétiques et génomiques.

III. Description simple de l'évaluation génétique

L'évaluation d'un nouveau caractère s'insère dans une démarche globale, allant de la collecte des données à l'intégration de ce caractère au sein d'un objectif de sélection. Elle passe par la construction d'un estimateur de la valeur génétique des individus (index) et son inclusion au sein d'un index de synthèse, utilisé par les éleveurs et les entreprises de sélection dans les schémas de sélection. L'étape de l'intégration du caractère dans un objectif de sélection n'est pas en soi impérative pour que ce caractère puisse être utilisé en sélection mais permet de l'insérer dans un effort de sélection général en lui donnant plus de visibilité. Les grandes étapes de l'évaluation d'un nouveau caractère sont donc : la collecte des données, leur tri, le développement d'un modèle d'évaluation génétique et la réalisation de l'évaluation génétique, le choix et la mise en place de l'évaluation génomique et l'intégration dans l'objectif de sélection. Aujourd'hui, en grandes races laitières, la sélection génomique étant utilisée en routine, développer une évaluation génétique sans évaluation génomique n'aurait pas de sens. Dans le cadre de ma thèse, je n'ai traité que les parties allant du tri des données au choix de l'évaluation génomique, tout en travaillant étroitement avec les personnes en charge de la collecte de données et de la mise en place des objectifs de sélection et indices de synthèse.

A. La définition du modèle polygénique et l'estimation des paramètres génétiques

1. *L'intérêt de l'évaluation génétique à l'heure de la génomique et l'importance des paramètres génétiques*

J'ai présenté au début de ce chapitre les intérêts offerts par la sélection génomique. Si l'évaluation génomique dispose de nombreux avantages, elle n'en reste pas moins dépendante de l'évaluation polygénique : elle repose sur la nécessité de disposer de performances aussi précises que possible pour la constitution d'une population de référence, performances qui doivent avoir été corrigées des effets de l'environnement (Robert-Granié *et al.*, 2011). Cette étape est permise par l'évaluation polygénique, qui reste donc absolument nécessaire à l'heure de l'évaluation génomique en tant qu'étape de préparation des performances. Par ailleurs, la définition du modèle d'évaluation polygénique permet également d'estimer les paramètres génétiques, qui sont nécessaires pour l'évaluation polygénique et l'évaluation génomique. Ils constituent également une mesure de la faisabilité de l'évaluation (via l'estimation de l'héritabilité) et des liens génétiques entre les différents caractères étudiés (via l'estimation des corrélations génétiques). L'exception à cette règle

générale est une méthode en une étape, que je décrirai ci-dessous, qui consiste en une évaluation polygénique incluant l'information génomique disponible.

2. *La théorie de l'évaluation polygénique*

L'évaluation génétique repose sur un modèle statistique liant performance, valeur génétique, effets d'environnement et résiduelle.

La difficulté de ce modèle est d'estimer en même temps l'effet génétique et l'effet lié à l'environnement, afin de pouvoir connaître avec précision l'effet génétique d'animaux provenant de milieux différents. Pour ce faire, Henderson (1963, 1976) a développé la méthode du BLUP (Best Linear Unbiased Prediction), littéralement la « meilleure prédiction linéaire non biaisée », ce qui décrit parfaitement la méthode employée : on y estime des solutions issues d'un modèle linéaire, non biaisées (dont l'espérance est égale à l'espérance de la valeur vraie), qui soient les meilleures possibles (on minimise le carré des erreurs d'estimation).

Avant toutes choses, le BLUP repose sur un certain nombre d'hypothèses fondamentales : les caractères étudiés sont quantitatifs (par opposition à « qualitatifs »), ils dépendent d'une multitude de gènes ayant chacun de petits effets (d'où le terme d'évaluation polygénique), ces gènes sont transmis de génération en génération, à raison d'une copie sur deux par parent, les liens de parenté entre les animaux sont connus et les erreurs résiduelles sont distribuées selon une loi normale. Il nécessite également que les variances et covariances génétiques et résiduelles soient connues et donc aient été estimées auparavant (Henderson, 1984).

En pratique, trois types d'information sont nécessaires : les performances, une description de l'environnement (dans la suite, je rassemblerai souvent ces deux types d'informations sous le terme « les données ») et le pédigrée, c'est-à-dire les liens de parenté entre les individus, qu'on construit simplement à partir de la connaissance du père et de la mère de chaque individu. L'ensemble des informations de pédigrée est synthétisé au sein d'une « matrice de parenté » (Henderson, 1984). Ensuite, à partir de ces informations, on construit un modèle mixte (comprenant à la fois des effets fixes, représentant principalement l'environnement, et des effets aléatoires, génétiques ou non) afin d'expliquer les performances. A partir de ces informations, on construit un système d'équations (appelées « équations du modèle mixte ») dont la construction et la résolution sont relativement aisées (au moins en théorie).

En modélisant les performances animales comme suit (Henderson, 1984) :

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \mathbf{e}$$

Avec \mathbf{y} le vecteur des performances pour l'ensemble des animaux, $\boldsymbol{\beta}$ le vecteur des effets d'environnement considérés dans le modèle, \mathbf{u} le vecteur des valeurs génétiques, \mathbf{X} et \mathbf{Z} des matrices d'incidence reliant une performance aux effets fixes et valeur(s) génétique(s) associée(s), \mathbf{e} le vecteur des erreurs résiduelles, écart entre la valeur prédite par le modèle et la valeur mesurée.

Alors les estimées des inconnues de ce modèle sont obtenues en résolvant le « système des équations du modèle mixte », qui s'écrivent comme suit (Henderson, 1963, 1973):

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{X} & \mathbf{Z}\mathbf{Z}' + \frac{\sigma_e^2}{\sigma_u^2}\mathbf{A}^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \boldsymbol{\beta} \\ \mathbf{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{y} \end{bmatrix}$$

Avec \mathbf{A}^{-1} l'inverse de la matrice de parenté, σ_e^2 la variance résiduelle et σ_u^2 la variance génétique.

3. Définition des effets du modèle d'évaluation

Pour développer un modèle d'évaluation génétique la première étape est de définir les effets d'environnement à prendre en compte dans le modèle. Les possibilités à ce niveau sont bien sûr limitées par les données dont on dispose. Les effets d'environnement peuvent être définis comme des effets fixes ou aléatoires. Généralement, s'il y a un nombre relativement limité de niveaux possibles d'un effet, on le définira comme un effet fixe, découpé en classes. Par contre, s'il y en a un très grand nombre, on préférera le considérer comme un effet aléatoire. On distingue parmi les effets fixes ayant un effet sur les performances ceux qu'on peut décrire à travers une fonction, linéaire ou non, les covariables, et les facteurs (définis en classes) (Schaeffer, nd). On définira par exemple l'effet de l'élevage d'un animal sur sa production laitière comme un facteur mais on définira plutôt l'effet de l'âge sur le poids d'un animal comme une fonction paramétrique de l'âge (la covariable étant l'âge). Cette étape ne doit absolument pas être négligée : ignorer un effet important créerait un biais et causerait une surestimation de la précision des estimations et, à l'inverse, ajouter des effets inutiles ne causerait pas de biais mais réduirait la précision des estimations : plus on ajoute d'effets, plus il est difficile de tous les estimer avec précision puisqu'il y a de moins en moins d'observations disponibles pour chaque combinaison possible d'effets.

Cette interprétation des effets d'un modèle mixte, qui suit la définition d'Henderson (1963, 1973) n'est pas la seule façon de concevoir ces effets. L'« école » Bayésienne, en référence aux

travaux de Bayes (1763) ne considère qu'un seul type d'effets et on s'intéresse à la distribution conjointe de ces effets et des performances. On note alors :

$$p(\mathbf{y}, \boldsymbol{\theta}) = p(\mathbf{y}|\boldsymbol{\theta})p(\boldsymbol{\theta}) = p(\boldsymbol{\theta}|\mathbf{y})p(\mathbf{y})$$

Avec \mathbf{y} le vecteur des performances pour tous les animaux, $\boldsymbol{\theta}$ le vecteur des effets (paramètres d'intérêt décrivant les parties environnementales ou génétiques de la performance) pour tous les animaux.

Dans la définition Bayésienne d'une analyse statistique, on considère qu'avant d'avoir accès aux performances, on a une information *a priori* sur $\boldsymbol{\theta}$: $p(\boldsymbol{\theta})$, par exemple sur la forme de la distribution de $\boldsymbol{\theta}$ et/ou sa variabilité. Une fois les performances accessibles, on a de nouvelles informations, qu'on décrit à travers la densité de probabilité des performances sachant $\boldsymbol{\theta}$, c'est-à-dire la fonction de vraisemblance : $p(\mathbf{y}|\boldsymbol{\theta})$. On combine ensuite ces deux sources d'informations en les multipliant pour obtenir une expression de la distribution *a posteriori* de $\boldsymbol{\theta}$ ($p(\boldsymbol{\theta}|\mathbf{y})$) (à un terme près, qui ne dépend pas de $\boldsymbol{\theta}$), c'est-à-dire la distribution décrivant l'ensemble des connaissances obtenues sur $\boldsymbol{\theta}$ à partir des performances. En pratique, considérer que la distribution *a priori* de $\boldsymbol{\theta}$ a une variance tendant vers l'infini revient à considérer $\boldsymbol{\theta}$ comme un effet fixe (l'information *a priori* est « vague », c'est-à-dire que toutes les valeurs sont possibles avec la même probabilité) pour estimer les effets correspondants.

4. Autres développements du modèle d'évaluation

Le BLUP est très flexible et permet, avec des modifications mineures des équations du modèle mixte, de calculer les solutions pour une grande variété de modèles complexes, intégrant par exemple des groupes de parents inconnus (Quaas, 1988) quand les animaux les plus anciens proviennent de populations hétérogènes, un effet d'« environnement permanent » qui représente ce qui est propre à l'animal sans être d'origine génétique et qui affecte toutes les performances pour un même caractère, quand celles-ci sont répétées, des effets maternels ou encore des performances sur plusieurs caractères corrélés.

Parmi les adaptations relativement classiques du BLUP, la plus intéressante est sans doute le développement d'évaluations multicaractères (Henderson, 1984). L'idée est d'évaluer au sein du même modèle plusieurs caractères corrélés, afin de tirer parti de l'ensemble des informations qu'ils apportent, conduisant ainsi à une évaluation plus précise (Schaeffer, nd). Les évaluations multicaractères sont particulièrement intéressantes dans les cas où les corrélations génétiques

sont modérées et de sens opposé aux corrélations résiduelles (Thompson et Meyer, 1986) ainsi que lorsque les caractères étudiés sont mesurés à différentes étapes de la vie des individus, avec des étapes de sélection entre chaque mesure (Schaeffer, nd). Elles sont également utiles lorsque les caractères considérés ont des héritabilités faibles, pour lesquels il sera impossible d'obtenir des valeurs génétiques précises sur la base de l'information apportée par ces caractères uniquement. Plusieurs caractères peuvent être rassemblés au sein d'une même évaluation sans pour autant qu'ils aient nécessairement le même modèle d'évaluation : des spécificités propres d'un caractère donné peuvent être prises en compte. L'utilisation d'une évaluation multicaractères présente cependant des désavantages : intégrer un caractère supplémentaire rend l'évaluation beaucoup plus gourmande en mémoire et temps de calcul et, si l'un des caractères présente des erreurs ou que le modèle le décrivant est incorrect, il peut biaiser l'évaluation des autres caractères considérés.

Le BLUP permet également de prendre en compte des données répétées, c'est-à-dire plusieurs performances pour le même caractère sur un même animal (Henderson, 1984), par exemple des mesures de facilité de vêlage à chaque vêlage. Cette adaptation n'a aucun intérêt dans le cas d'une donnée qui serait toujours identique (le nombre de trayons, par exemple) : elle n'a de sens que dans le cas où les nouvelles mesures apportent une information supplémentaire et, dans ce cas, elle permet de préciser la valeur génétique d'un individu (Schaeffer, nd). Elle ne serait pas intéressante dans un cas où trop peu d'animaux présenteraient des informations répétées, puisqu'il serait alors difficile d'isoler la part de répétabilité due à l'environnement et celle due à l'animal. Encore une fois, cette adaptation représente un investissement conséquent en termes de temps de calcul et de mémoire et elle ne doit être considérée que si elle apporte un véritable gain de précision.

Nous avons évoqué un peu plus tôt la possibilité de considérer un effet génétique maternel en plus d'un effet de l'individu. Cette distinction n'intervient que dans des cas où la performance est mesurée sur un animal très jeune et qu'on la considère en partie liée à l'animal lui-même et en partie à sa mère. C'est souvent le cas pour des caractères intervenant à la naissance (survie du veau, facilité de vêlage, poids à la naissance) ou de croissance avant le sevrage. Plus tard dans la vie d'un animal, l'effet de la mère s'estompe et il ne devient plus nécessaire de le prendre en compte (Henderson, 1984). Une fois encore, ceci n'est intéressant que si cet effet maternel est important, cette inclusion dans les modèles n'étant pas négligeable en termes de complexité.

Le BLUP peut également permettre d'inclure des interactions génotype-milieu dans le modèle d'évaluation génétique (Kang *et al.*, 2004). Prendre en compte ces interactions génotype-milieu signifie qu'on considère que l'effet d'un même génotype diffère selon l'environnement : un animal peut alors disposer de plusieurs valeurs génétiques différentes selon l'environnement considéré. On pourrait par exemple considérer que les conditions d'exposition au risque de développer une lésion podale sont suffisamment différentes entre des étables à l'attache et des étables en stabulation libre pour que la valeur génétique de résistance aux lésions podales soit évaluée par deux valeurs dans ces deux environnements (Johansson, 2012). Le plus souvent, ceci est réalisé en considérant un caractère comme plusieurs caractères différents selon l'environnement dans lequel la performance a été relevée. On utilise alors un modèle multicaractères, comme présenté un peu plus haut.

Dans le cas où on serait confronté à une variance résiduelle variable selon l'environnement, mais qu'on considère toujours les caractères étudiés comme uniques quel que soit l'environnement, le BLUP permet également de prendre en compte des variances résiduelles hétérogènes : la variance résiduelle considérée est différente selon l'environnement (Gianola, 1986). Cette modification est relativement négligeable en termes de temps de calcul : elle nécessite simplement d'estimer ces variances hétérogènes en amont de ou en même temps que l'évaluation mais ne représente pas un coût marqué pour la réalisation de l'évaluation génétique en elle-même.

Toutes ces variations permettent, en somme, de décrire au mieux les données utilisées sous une forme mathématique qui permette de les expliquer et de distinguer la part due à l'environnement et la part due au génotype. La tentation est grande de détailler au maximum le modèle statistique utilisé et d'incorporer autant de ces variations que possible, afin de définir un modèle aussi précis que possible. Dans le cas de l'évaluation génétique, cependant, il est important de garder à l'esprit que la théorie n'est jamais bien éloignée de la pratique et que tout développement de modèle a pour vocation à servir à la mise en place d'une évaluation en routine par la suite. Un modèle parfait mais qui nécessiterait le meilleur ordinateur de la NASA pour estimer les effets qui le composent et une année pour estimer les valeurs génétiques ne serait d'aucun intérêt. Pas plus, d'ailleurs, qu'un modèle qui négligerait d'importants effets d'environnement et produirait des valeurs génétiques fausses. Un modèle d'évaluation doit être cohérent à la fois avec la réalité (bien décrire l'environnement) et l'utilisation qu'on en a (temps et infrastructure de calcul nécessaires).

En matière d'évaluation génétique, le développement d'un modèle est un constant compromis entre précision et faisabilité pratique et technique.

B. Le choix de la méthode d'évaluation génomique

Quelle que soit la méthode d'évaluation génomique choisie, le concept de l'évaluation reste le même, tel qu'il a été présenté un peu plus haut. Sur la base de la connaissance précise des performances et des génotypes d'une population de référence, les effets apparents des allèles de SNP sur les performances sont estimés (Meuwissen *et al.*, 2001). On dispose alors d'équations de prédiction que l'on peut utiliser pour n'importe quel animal disposant d'un génotype et ainsi déduire sa valeur génétique même s'il ne dispose pas de performance, en sommant les effets estimés des allèles dont il est porteur. Sauf dans le cas particulier où les animaux génotypés ou non sont tous évalués ensemble en une seule étape (voir plus bas), les performances utilisées en évaluations génomiques sont supposées être déjà corrigées des effets d'environnement (Robert-Granié *et al.*, 2011) : une évaluation polygénique doit donc être réalisée en amont, afin d'obtenir ces performances corrigées, nommées YD (Yield Deviation) pour les animaux avec performances propres et DYD (Daughter Yield Deviation) pour les taureaux (voir figure 8). Les DYD sont des moyennes pondérées (corrigées pour la contribution génétique des mères) des YD des descendants d'un taureau.

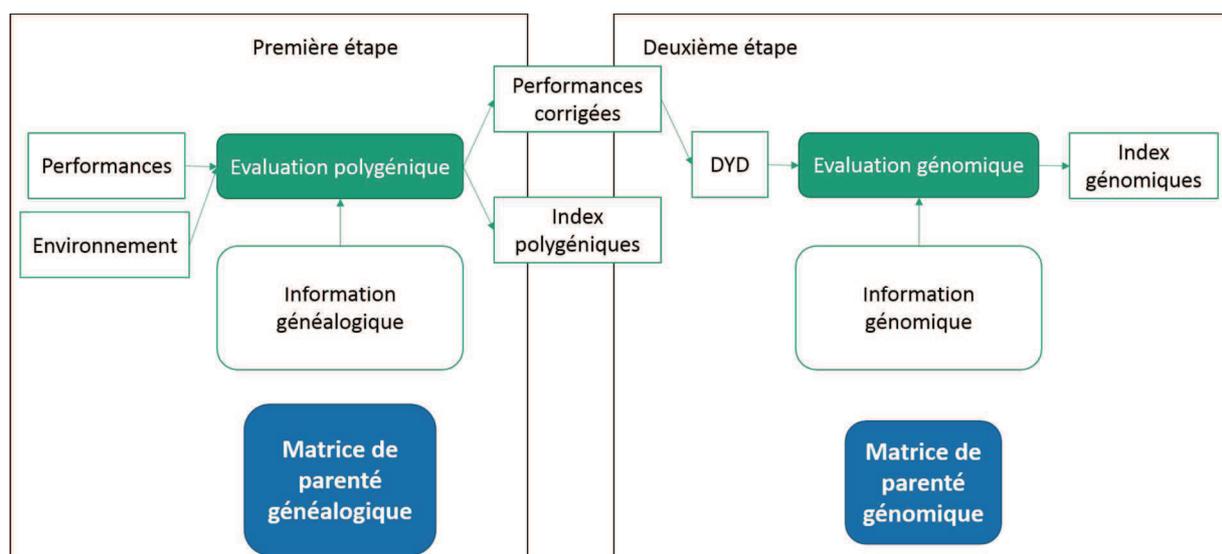


Figure 8. Fonctionnement schématique d'une évaluation génomique

Il existe plusieurs approches pour formaliser ces calculs, plus ou moins adaptées selon les caractéristiques du caractère et de la race d'intérêt, parmi lesquelles on distingue deux catégories. D'une part les évaluations génomiques en deux étapes, incluant les méthodes de sélection génomique au sens strict (tous les SNP, ou les plus significatifs uniquement, choisis pendant l'évaluation, sont considérés) et les méthodes de sélection assistée par marqueur (les SNP associés à des QTL pour le caractère d'intérêt, dont la liste est déterminée en amont, sont considérés). D'autre part une méthode d'évaluation en une étape, regroupant les évaluations polygénique et génomique. Voici une présentation plus détaillée des méthodes utilisées au cours de la thèse.

1. Les méthodes utilisées

a. Le GBLUP

Le GBLUP (Genomic Best Linear Unbiased Prediction) est une application directe de la théorie du BLUP à l'utilisation d'informations génomiques. Il peut se trouver sous deux formes principales : 1. en remplaçant la matrice de parenté calculée à partir de la généalogie par une matrice de parenté « génomique », les coefficients de parenté entre animaux étant alors calculés à partir de la proportion d'allèles qu'ils ont en commun (modèle animal) ou 2. en considérant les différents effets de marqueurs comme des effets aléatoires (modèle SNP), puis en les sommant pour obtenir les valeurs génétiques (VanRaden, 2008). En pratique, ces deux options mènent aux mêmes valeurs génomiques estimées (VanRaden 2008), le choix entre les deux formes dépend le plus souvent de raisons pratiques : si on a plus d'individus que de marqueurs, le système d'équations est moins grand et plus rapide à résoudre en utilisant une matrice de parenté génomique. On utilisera le modèle basé sur les SNP dans le cas contraire. De fait, les effets de SNP peuvent être déduits du GBLUP basé sur un modèle animal (Legarra, 2015). Le GBLUP peut également intégrer le fait qu'une part de la variance génétique n'est pas expliquée par les SNP (comme c'est le plus souvent le cas) et est dépendante d'une composante polygénique dite « résiduelle » (Legarra, 2015).

Cette méthode reposant sur des hypothèses similaires à celle du BLUP, on suppose que l'ensemble des SNP contribue à l'expression du caractère, que chaque marqueur a un faible effet provenant d'une distribution normale avec une variance commune. Cette méthode a l'avantage d'être facile à mettre en pratique et elle est largement utilisée. Elle donne de bons résultats pour des caractères reposant effectivement sur un grand nombre de gènes et sur lesquels aucun gène n'a un effet majeur et est assez robuste dans les autres cas (Robert-Granié *et al.*, 2011).

b. Le BayesC(π)

Plusieurs méthodes Bayésiennes ont été proposées (BayesA, BayesB, BayesC, BayesR...), reposant donc sur le théorème de Bayes (1763). Elles supposent que l'on dispose d'une information *a priori* sur la variance des marqueurs, qui varie selon la méthode Bayésienne choisie. Les méthodes Bayésiennes peuvent par exemple prendre en compte une distribution t plutôt que normale pour les effets des marqueurs, ce qui permet de laisser la possibilité que certains SNP aient des effets importants. Dans cette thèse, nous avons utilisé les BayesC et BayesC π (Habier *et al.*, 2011), qui permettent de considérer que seule une proportion π (fixe dans le cas du BayesC, estimée dans le cas du BayesC π) des SNP a un effet sur le caractère et que les effets de ces SNP sont issus d'une distribution normale avec une variance commune qui peut être estimée simultanément au cours de l'évaluation génomique. Ces méthodes peuvent également inclure un effet polygénique « résiduel » (Habier *et al.*, 2011).

Les méthodes Bayésiennes sont principalement utilisées lorsqu'on ne connaît pas le déterminisme génétique d'un caractère (s'il repose sur un grand nombre de QTL avec de petits effets ou sur quelques QTL avec de gros effets) ou pour réaliser des détections de QTL. En routine, elles peuvent être assez lourdes sur les grandes populations.

c. Le Single-Step GBLUP

L'un des inconvénients des méthodes d'évaluation génomique est la nécessité des deux étapes consécutives d'évaluation polygénique puis génomique. L'évaluation génomique est réalisée sur des données corrigées, pouvant être assez peu précises si les animaux de la population de référence ne sont pas assez bien connus (peu nombreux ou avec des phénotypes peu précis) (Legarra *et al.*, 2014). L'évaluation génomique n'est réalisée que pour les animaux génotypés, sans prendre en compte l'information des animaux non génotypés s'ils ne sont pas des descendants directs des animaux génotypés. Cette information est donc perdue, ce qui peut représenter une perte de précision ainsi qu'un risque de biais, les animaux génotypés n'étant généralement pas choisis aléatoirement dans la population (Patry et Ducrocq, 2011). Misztal *et al.*, (2009) et Christensen et Lund (2010) ont proposé une méthode réalisant l'évaluation polygénique et génomique en une étape, nommée fort à propos le Single-Step GBLUP (SSGBLUP), littéralement le BLUP génomique en une seule étape, éliminant ces problèmes. L'idée derrière cette méthode est très simple : on réalise une évaluation de type BLUP, pour laquelle on conserve exactement le même modèle que le modèle d'évaluation polygénique, mais on remplace la matrice de parenté

généalogique par une matrice de parenté « mixte », dans laquelle on combine information de parenté généalogique et génomique (voir figure 9). Or, l'inverse de cette matrice, dont on a besoin dans le SSGBLUP, a une structure simple, définie comme suit par Aguilar *et al.*, (2010) :

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{pmatrix} \mathbf{0} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{pmatrix}$$

Avec A^{-1} l'inverse de la matrice de parenté généalogique, G^{-1} l'inverse de la matrice de parenté génomique, définie par VanRaden (2008) et A_{22}^{-1} l'inverse de la matrice de parenté généalogique des animaux génotypés. Ce qui revient, pour le présenter simplement, à remplacer l'information de généalogie par l'information génomique pour les animaux génotypés dans l'inverse de la matrice de parenté. L'inclusion de l'information génomique dans la matrice de parenté permet de faire profiter l'ensemble des animaux non génotypés de l'information génomique à travers les relations de parenté. A l'inverse, conserver les animaux génotypés et non génotypés permet que l'information portée par les animaux non génotypés soit prise en compte dans l'évaluation des animaux génotypés même s'ils ne sont pas des apparentés proches (Legarra *et al.*, 2014). Les performances utilisées dans une évaluation SSGBLUP sont les mêmes que celles utilisées pour un BLUP et ne nécessitent donc pas d'étape de correction préalable. Tous les animaux étant conservés, on évite un biais dû à la présélection des animaux génotypés (Legarra *et al.*, 2014).

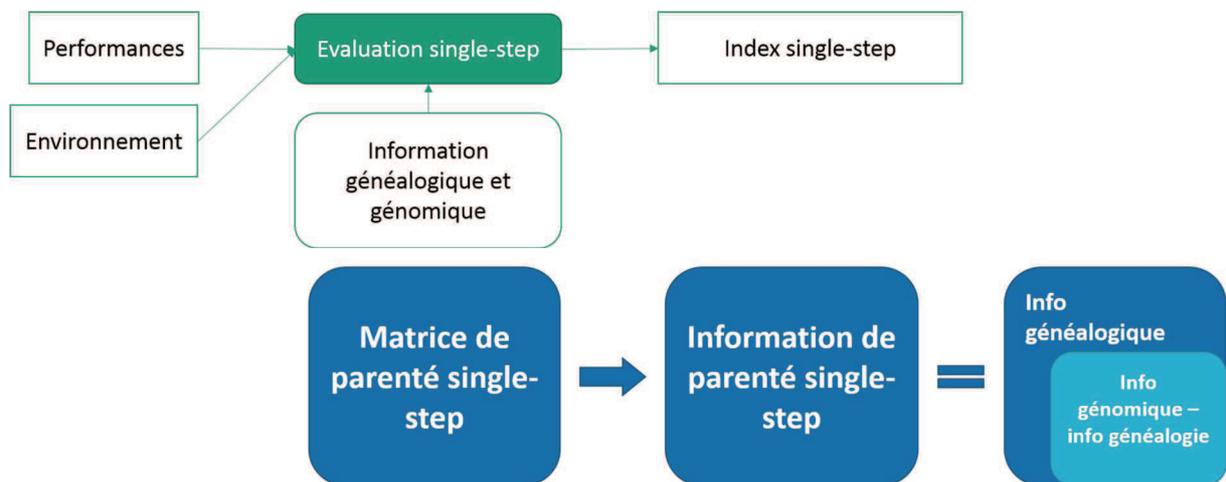


Figure 9. Fonctionnement schématique d'une évaluation utilisant la méthode SSGBLUP

Le SSGBLUP semble donc être la méthode idéale mais, si elle permet de corriger un certain nombre de problèmes rencontrés avec les méthodes génomiques utilisées en routine, elle apporte son lot de contraintes et de difficultés techniques, raison pour laquelle elle est encore largement en développement et est actuellement l'un des sujets phares dans le domaine de l'évaluation

génétique. Tout d'abord, sous sa forme où on construit une matrice de parenté \mathbf{H}^1 , en termes calculatoires, le SSGBLUP demande beaucoup de mémoire et de temps de calcul : il nécessite d'inverser la matrice de parenté \mathbf{G} , qui est une matrice dense (pas de portions de la matrice majoritairement constituée de valeurs nulles) et potentiellement de très grande taille si on travaille en grandes race laitières, ainsi que la matrice \mathbf{A}_{22} . Des développements sont en cours pour créer des algorithmes permettant de réaliser cette inversion à un coût en mémoire raisonnable (Misztal, 2015) ou pour utiliser cette méthode dans le cadre d'un modèle SNP (Fernando *et al.*, 2014 et 2016, Taskinen *et al.*, 2017), ce qui permettrait de limiter la taille du système d'équations. En termes théoriques, ensuite, un certain nombre de points sont encore flous : afin de mettre la matrice de parenté généalogique et génomique sur la même échelle et de pondérer l'importance donnée à l'information génomique par rapport à l'information généalogique, de nombreux ajustements ont été proposés pour la matrice \mathbf{H} (Christensen *et al.*, 2012, Vitezica *et al.*, 2011). Ils permettent d'améliorer la précision des évaluations, sans méthode systématique pour mettre en place ces ajustements. Enfin, si la majorité des modèles d'évaluation polygénique sont directement applicables en SSGBLUP, une partie d'entre eux ne sont toujours pas accessibles (les modèles à seuil par exemple,). Certains développements ont par ailleurs pour but d'intégrer de façon satisfaisante les effets de QTL majeurs dans les modèles utilisés en SSGBLUP (Wang *et al.*, 2012, Zhang *et al.*, 2016), malgré une hypothèse de départ similaire à celle du GBLUP, à savoir que les effets de marqueurs sont issus d'une loi normale et donc ont des effets faibles.

2. Les détections de QTL et leur intérêt dans l'évaluation génomique officielle française

Nous avons évoqué les méthodes de sélection assistée par marqueurs, qui incluent les effets de QTL dans leurs modèles. Pour mettre en place ce type de méthodes, il est d'abord nécessaire d'identifier les QTL des caractères d'intérêt, c'est-à-dire d'identifier des marqueurs des puces à ADN couvrant des régions du génome ayant un effet majeur sur le caractère étudié. De nombreuses méthodes de détection QTL existent (Legarra *et al.*, 2015) mais le principe général reste le même : par une étude statistique, on identifie les régions-clef du génome (ayant un effet significatif sur la performance).

Il existe deux grandes catégories de méthodes de détection de QTL.

Les méthodes GWAS (Genome Wide Association Studies) analysent les performances brutes à l'aide d'un modèle linéaire simple, incluant effets d'environnement et génétique, auxquels on

ajoute l'effet d'un SNP particulier. Chaque marqueur est ainsi testé pour son effet sur la performance et les marqueurs sont sélectionnés sur la base d'un test statistique de significativité, corrigé pour le fait que de multiples tests sont réalisés (Goddard et Hayes, 2009).

Par ailleurs, comme nous l'avons vu, les méthodes d'évaluation génomique analysent les performances corrigées pour tous les effets (on utilise les performances corrigées via l'évaluation polygénique), à l'aide d'un modèle linéaire incluant les effets de l'ensemble des SNP (ou de l'ensemble des SNP sélectionnés dans le cas d'un BayesC, par exemple) ainsi éventuellement qu'un effet polygénique résiduel. Elles permettent ainsi d'analyser chaque SNP en ayant pris en compte les effets des autres SNP dans le modèle, contrairement aux méthodes GWAS. Dans notre cas, nous avons utilisé un BayesC pour réaliser une détection de QTL.

La détection de QTL permet d'affiner la connaissance des mécanismes d'expression et de régulation d'une performance d'intérêt, voire d'identifier certains des gènes impliqués. Comme les développements détaillés pour l'évaluation polygénique, l'inclusion de QTL dans les modèles d'évaluation génomique, dans le cadre d'une sélection assistée par marqueurs, a pour objectif d'adapter le modèle d'évaluation à l'étude d'un caractère donné, en cherchant à maximiser la précision de l'évaluation.

L'évaluation génomique officielle française, notamment, est une évaluation BLUP assistée par marqueurs (MABLUP). En amont de l'évaluation, une analyse de type BayesC π est réalisée sur la base de performances corrigées, afin d'obtenir une liste de QTL pour le caractère évalué. Pour chaque QTL, un haplotype optimal (combinaison des allèles à plusieurs locus proches – 4 dans le cas de l'évaluation française) est déterminé selon une procédure particulière (Jonas *et al.*, 2016). Une analyse MABLUP des phénotypes est ensuite réalisée au sein d'un modèle intégrant les effets (aléatoires) des allèles de chaque haplotype, ainsi qu'un effet polygénique « résiduel » reposant sur une matrice de parenté génomique (Boichard *et al.*, 2012 ; Croiseau *et al.*, 2015).

3. La comparaison des méthodes : les études de validation

Lorsqu'on souhaite développer une évaluation génomique, un vaste panel de méthodes et de modèles est offert. Il convient donc de choisir la méthode la plus adaptée, à partir de critères objectifs. Les évaluations génomiques sont particulièrement intéressantes pour l'information qu'elles apportent sur les jeunes candidats à la reproduction. C'est donc sur la capacité des méthodes à estimer de façon la plus juste possible les valeurs génétiques de ces candidats que l'on va les discriminer (Robert-Granié *et al.*, 2011).

Pour ce faire, on utilise la population de référence à disposition, pour laquelle on a précédemment estimé des performances corrigées au moyen d'une évaluation polygénique. On la sépare en deux groupes, une population « d'apprentissage » et une population « de validation ». La population d'apprentissage joue le rôle de la population de référence et la population de validation celui des candidats que l'on cherche à évaluer. On répartit donc généralement les animaux disposant du plus grand nombre de phénotypes (les plus âgés) dans la population d'apprentissage et les animaux ayant le moins de phénotypes (les plus jeunes) dans la population de validation, mais ces définitions peuvent varier (Robert-Granié *et al.*, 2011). On réalise alors une évaluation génomique avec l'ensemble de la population de référence, en ayant supprimé les performances des animaux de la population de validation, afin qu'ils soient dans la même situation que de vrais candidats. Enfin, on compare les valeurs génétiques estimées pour cette population de validation aux performances corrigées estimées par l'évaluation polygénique.

Souvent, on utilise deux critères pour cette comparaison : 1. la corrélation entre valeurs génomiques estimées et performances corrigées, mesure de la qualité du classement entre candidats, qu'on utilise comme une estimation de la précision de l'évaluation et 2. la pente de la régression des performances corrigées sur les valeurs génétiques prédites, mesure d'un biais éventuel causé par l'évaluation (Gunia *et al.*, 2014, Lourenco *et al.*, 2014, par exemple). La corrélation doit être aussi haute que possible. La pente de la régression aussi proche de 1 que possible : si elle est supérieure à 1, cela signifie que les valeurs génétiques des candidats sont globalement sous-estimées, si elle est inférieure à 1 qu'elles sont surestimées, on parle alors d' « inflation ». Le plus souvent, le critère prépondérant est la précision. On préférera donc généralement la méthode offrant la meilleure précision et, entre deux méthodes offrant des précisions proches, celle avec le biais le plus faible. Ces critères sont bien évidemment, comme en évaluation polygénique, à mettre en perspective des temps de calcul et de la mémoire requis pour le déroulé des évaluations génomiques : une méthode permettant un gain de précision mineur et nécessitant des temps de calcul nettement plus importants sera rarement favorisée.

En conclusion, de nombreux nouveaux caractères sont au cœur des évolutions actuelles de l'élevage bovin laitier. Leur amélioration par la sélection est rendue possible par des développements méthodologiques réguliers des méthodes et modèles d'évaluation génétique, offrant de nombreuses options pour les façonner au mieux pour l'évaluation d'un caractère donné.

Chapitre 2. L'évaluation de nouveaux caractères en pratique : deux exemples concrets

Le cœur de ma thèse a consisté à développer des évaluations polygéniques et génomiques pour deux groupes de caractères. Ceci a inclus d'une part la mise en pratique des différents éléments théoriques exposés un peu plus haut et d'autre part l'identification de spécificités des données étudiées et la recherche des moyens de les prendre en compte au mieux. Les deux groupes de caractères étudiés étaient 1. les caractères de carcasse des jeunes bovins de races mixtes et 2. les caractères de résistance aux lésions podales en race Holstein.

I. Un premier projet « simple » : l'évaluation des caractères de carcasse des jeunes bovins en races mixtes

Les races concernées par cette évaluation sont la Montbéliarde, la Normande et la Simmental. Les deux premières font partie des grandes races nationales françaises et disposent d'effectifs importants et d'évaluations génomiques en routine, ce qui n'est pas le cas de la Simmental.

A. Les enjeux de cette évaluation

1. Pour la filière

Les races pour lesquelles l'évaluation a été développée sont des races mixtes de par l'importance conjointe des revenus liés à la vente de lait et de viande qu'elles permettent (Organisme de Sélection (OS) Normande, nd ; OS Montbéliarde, nd) mais, en France, d'un point de vue strict d'évaluation génétique, elles sont traitées principalement comme des races laitières. Elles disposaient uniquement d'évaluations pour les caractères de production laitière, les caractères fonctionnels et de morphologie. Hormis quelques caractères de développement musculaire notés sur les vaches, aucun caractère lié à la production de viande n'était évalué (Idele, 2015a). Plus récemment, suite à l'émergence d'une volonté des organismes raciaux de mettre en avant et renforcer le caractère mixte de leurs races, une évaluation pour les caractères de carcasse des veaux de boucherie a été développée (Idele, 2015c ; Promp, 2012). L'évaluation pour les caractères de carcasse des jeunes bovins complète le panel des caractères de production de viande pour lesquels il devient possible de sélectionner les animaux de races mixtes.

Ce regain d'intérêt pour le potentiel mixte des races concernées s'explique par plusieurs facteurs. D'une part, en l'absence de sélection génétique sur les caractères bouchers, aucun progrès

génétique n'était activement recherché sur ces caractères jusqu'à présent et aucun progrès génétique n'était observé, hormis sur l'âge à l'abattage des jeunes bovins (figures 10 et 11), l'impression étant même à une tendance à la dégradation de la qualité des carcasses à cause de la sélection sur la production laitière. Il a donc été jugé nécessaire de mettre en place une sélection sur les caractères pour espérer pouvoir observer un progrès génétique. Ceci est d'autant plus vrai que la production de viande est un aspect important des élevages laitiers et que la production de viande bovine française repose en grande partie sur l'élevage laitier : seulement 42% des veaux laitiers sont utilisés pour le renouvellement du troupeau laitier, 35% sont orientés vers la production de veaux de boucherie et 9% vers la production de jeunes bovins (INTERBEV (Interprofession Bétail et viandes), 2016). La production de gros bovins est constituée à 39% d'animaux de type laitier (INTERBEV, 2016). D'autre part, et surtout, aucune des races mixtes n'atteint le niveau de production laitière de la principale race laitière, la Holstein, et leur progrès génétique sur les caractères de production laitière est plus faible (Idele, 2016). Dans un souci de compétitivité, le développement de l'aspect production de viande de ces races est donc un bon levier et même un levier nécessaire. Au-delà d'une rentabilité économique plus importante espérée par une meilleure valorisation des carcasses en élevages de races mixtes, développer des évaluations pour les caractères de production de viande est également une bonne opportunité de proposer une offre génétique plus diversifiée. Il est notamment probable que l'on voie sur le marché des reproducteurs de ces races des taureaux plus spécialisés « production laitière », « production de viande » ou « mixte ». Cette diversité et la perspective d'une plus grande rentabilité offriront plus d'opportunités aux éleveurs pour s'adapter aux aléas inhérents à leur production et permettra ainsi de renforcer la durabilité des élevages en races mixtes.

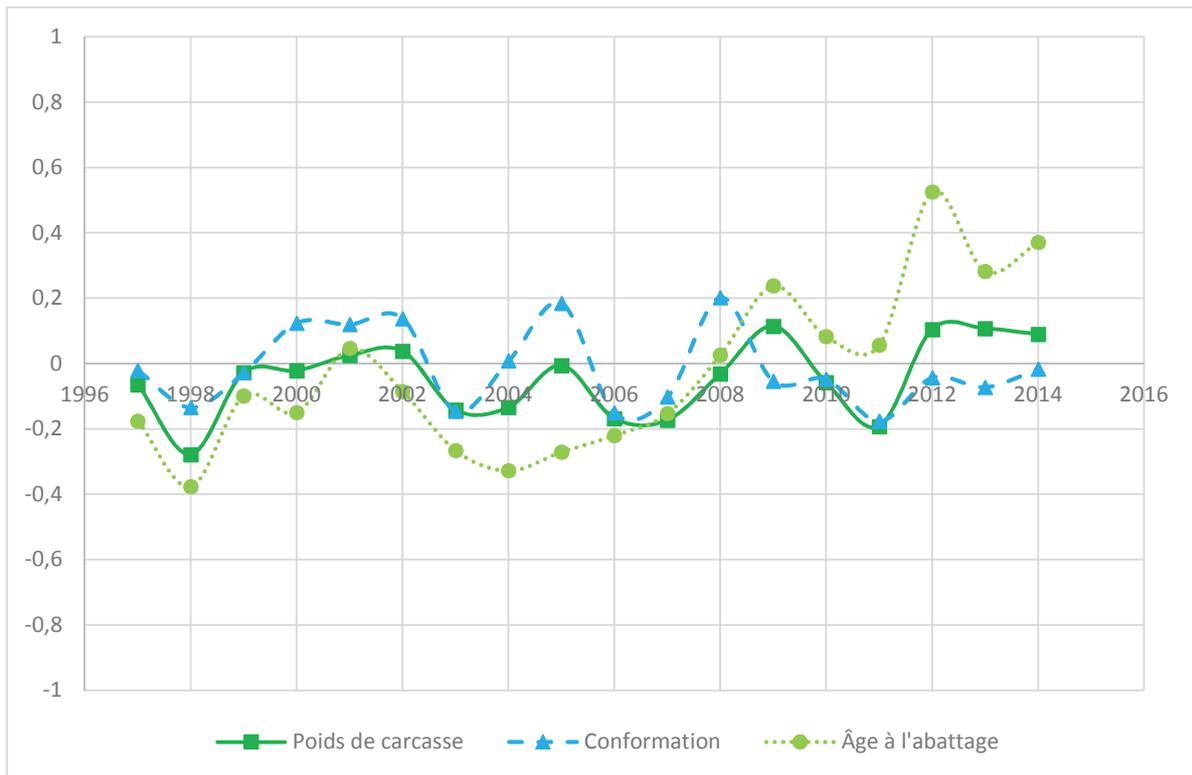


Figure 10. Valeur génétique moyenne (en écart-type génétique) des taureaux Montbéliards pour les caractères de carcasse des jeunes bovins, selon leur année de naissance. D'après Amandine Launay, communication personnelle.

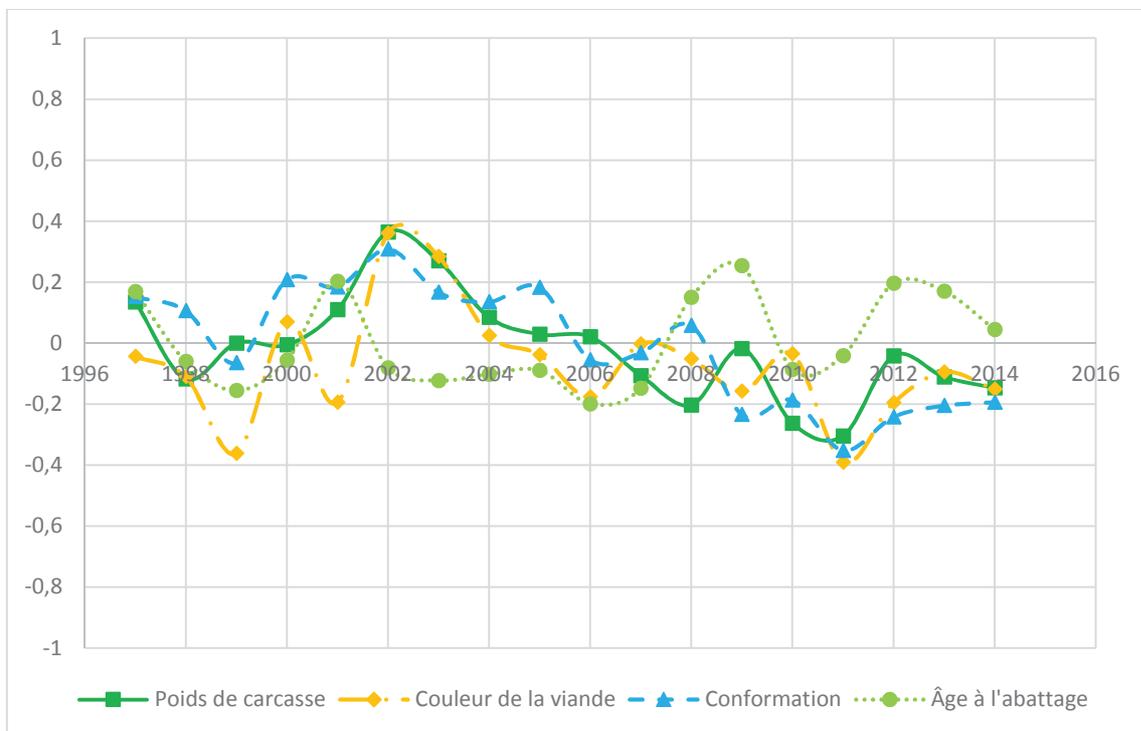


Figure 11. Valeur génétique moyenne (en écart-type génétique) des taureaux Montbéliards pour les caractères de carcasse des veaux de boucherie, selon leur année de naissance. D'après Amandine Launay, communication personnelle.

Enfin, si les évaluations pour les caractères bouchers sont au début de leur développement en races mixtes, des évaluations pour ces mêmes caractères existent en races allaitantes (Idele, 2017) : les outils et les modèles pour ce type d'évaluations sont bien connus, laissant espérer un développement rapide de ces évaluations et leur mise à disposition dans un délai assez court. Il est également important de noter que, les races concernées disposant pour la plupart d'évaluations génomiques en routine, l'enjeu sur le développement des évaluations pour les caractères de carcasse ne s'arrête pas aux évaluations polygéniques, mais est bien de disposer rapidement d'évaluations génomiques pour ces nouveaux caractères. Les taureaux étant sélectionnés dans un schéma reposant sur la sélection génomique (Idele, 2015a), une information polygénique serait disponible après que les principales décisions de sélection aient été prises, c'est-à-dire bien trop tard dans leur vie productive pour qu'elle ait un véritable intérêt.

2. Scientifiques

Présentés ainsi, les caractères bouchers ne sont pas des caractères novateurs en tant que tels : ils sont fréquemment évalués en races allaitantes, en France (Fouilloux *et al.*, 2008) comme dans d'autres pays, et régulièrement évalués en race Simmental dans divers pays (Eriksson *et al.*, 2003, Kause *et al.*, 2014, par exemple). L'évaluation dans des races laitières ou mixtes autres que la race Simmental est nettement moins répandue. Dans l'ensemble, ces caractères répondent à des définitions relativement stables même s'il existe certaines spécificités (considération de l'âge à l'abattage comme un caractère à part, ou comme une covariable, au moyen d'un ratio poids/âge...).

Les enjeux autour de ces caractères ne se situent donc pas au niveau du développement des évaluations génétiques en tant que telles, l'essentiel des questions scientifiques les concernant ayant été résolues précédemment. Ces caractères prennent cependant un intérêt particulier dans le cadre précis de leur évaluation dans des races à fort potentiel laitier : les caractères bouchers n'y sont pas des caractères d'importance majeure et leur sélection ne doit pas avoir d'effet négatif sur la production laitière. Estimer les corrélations génétiques entre les caractères bouchers et les autres caractères actuellement en sélection, dont bien évidemment les caractères de production laitière, permet de préparer l'inclusion de ces nouveaux caractères dans les objectifs de sélection raciaux et de savoir quelles seront les conséquences de cette inclusion sur le progrès génétique des autres caractères. Si les caractères de carcasse sont fréquemment évalués dans d'autres races, il y a assez peu d'études (et surtout d'études récentes) sur leurs corrélations génétiques avec

d'autres caractères alors qu'il s'agit d'une question d'intérêt majeur dans notre cas. Le développement de ces évaluations est également l'opportunité de mettre en place des évaluations génomiques pour les caractères bouchers.

Enfin, dans l'optique d'étudier la méthode Single-Step, les caractères de carcasse en races mixtes présentent une situation assez favorable. Les volumes de données sont relativement modestes, on évite donc les problèmes de temps de calcul trop importants, mais on dispose malgré tout d'une structure de population « laitière » : peu d'animaux ne sont pas apparentés à des animaux génotypés et le pédigrée est bien connu. Ce contexte offre donc une bonne opportunité de réaliser des essais sur cette méthode.

B. Les caractères concernés et les données disponibles

La base de données NORMABEV (Association Technique Interprofessionnelle du Bétail et des Viandes), créée par INTERBEV en 2002 (INTERBEV, 2015), recense l'intégralité des données d'abattage issues des bovins abattus en France. Ces données sont disponibles dans toutes les races et pour tous les caractères relevés, avec un processus de remontée et de contrôle des données déjà établi. Elles sont utilisées par NORMABEV afin d'assurer le suivi des classificateurs de carcasse, de favoriser l'harmonisation de la notation des carcasses, mais aussi d'organiser la circulation des informations d'abattage. Ces données sont mises à disposition d'Idele à des fins d'évaluations génétique et génomique et ce sont elles qui ont été utilisées afin de développer l'évaluation génétique des caractères de carcasse des jeunes bovins de races mixtes.

Les informations qu'elle contient regroupent, entre autres, les divers caractères mesurés à l'abattage (poids de carcasse, âge à l'abattage, conformation de carcasse, couleur de la viande), des informations sur la classification des animaux selon leur catégorie commerciale (veaux de boucherie, jeunes bovins, génisses...) ainsi que différents éléments pouvant avoir une influence sur les performances de carcasse (élevage de naissance et dernier élevage connu, abattoir...). En l'occurrence, les caractères auxquels nous nous sommes intéressés sont le poids de carcasse, l'âge à l'abattage et la conformation de carcasse.

Les génotypes utilisés sont ceux disponibles en routine pour les évaluations génomiques des races concernées.

Le développement d'évaluations génétiques pour ces caractères s'inscrit donc dans un contexte très favorable : la remontée des données est mise en place de façon régulière depuis longtemps, des évaluations génétiques pour ces caractères existent dans d'autres races (races allaitantes).

C. L'évaluation polygénique

1. *Étude : Carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle: genetic parameters and genetic correlations with veal calf, type and production traits*

Carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle: genetic parameters and genetic correlations with veal calf, type and production traits

I. Croué^{1,2†}, M. N. Fouilloux¹, R. Saintilan³ and V. Ducrocq²

¹Institut de l'Élevage, UMR1313 GABI, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France; ²INRA, UMR1313 GABI, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France; ³ALLICE, UMR1313 GABI, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France

(Received 7 April 2016; Accepted 14 September 2016; First published online 7 November 2016)

The profitability of dual-purpose breeding farms can be increased through genetic improvement of carcass traits. To develop a genetic evaluation of carcass traits of young bulls, breed-specific genetic parameters were estimated in three French dual-purpose breeds. Genetic correlations between these traits and veal calf, type and milk production traits were also estimated. Slaughter performances of 156 226 Montbeliarde, 160 361 Normande and 8691 Simmental young bulls were analyzed with a multitrait animal model. In the three breeds, heritabilities were moderate for carcass weight (0.12 to 0.19 ± 0.01 to 0.04) and carcass conformation (0.21 to 0.26 ± 0.01 to 0.04) and slightly lower for age at slaughter (0.08 to 0.17 ± 0.01 to 0.03). For all three breeds, genetic correlations between carcass weight and carcass conformation were moderate and favorable (0.30 to 0.52 ± 0.03 to 0.13). They were strong and favorable (−0.49 to −0.71 ± 0.05 to 0.15) between carcass weight and age at slaughter. Between age at slaughter and carcass conformation, they were low and unfavorable to moderate and favorable (−0.25 to 0.10 ± 0.06 to 0.18). Heavier young bulls tend to be better conformed and slaughtered earlier. Genetic correlations between corresponding young bulls and veal production traits were moderate and favorable (0.32 to 0.70 ± 0.03 to 0.09), implying that selecting sires for veal calf production leads to select sires producing better young bulls. Genetic correlations between young bull carcass weight and cow size were moderately favorable (0.22 to 0.45 ± 0.04 to 0.10). Young bull carcass conformation had moderate and favorable genetic correlations (0.11 to 0.24 ± 0.04 to 0.10) with cow width but moderate and unfavorable genetic correlations (−0.21 to −0.36 ± 0.03 to 0.08) with cow height. Taller cows tended to produce heavier young bulls and thinner cows to produce less conformed ones. Genetic correlations between carcass traits of young bulls and cow muscularity traits were low to moderate and favorable. Finally, genetic correlations between carcass traits of young bulls and milk production traits were low and unfavorable to moderate and favorable. These results indicate the existence for all three breeds of genetic variability for the genetic improvement of carcass traits of young bulls as well as favorable genetic correlations for their simultaneous selection and no strong unfavorable correlation with milk production traits.

Keywords: dual-purpose cattle, carcass traits, heritability, genetic correlations

Implications

French dual-purpose breeds globally represent 29% of the French dairy livestock (Institut de l'Élevage (idele), 2015d). They produce both meat and milk; however, they have until now mainly been selected for milk production. Carcass traits of young bulls can be improved by selection in the Montbeliarde, Normande and Simmental breeds and their selection should not lead to a substantial decrease of genetic trends on milk production. The carcass traits of young bulls will be included in the breeding goals of French dual-purpose

breeds after the study of their relative economic weights compared with those of the other traits under selection.

Introduction

Farms breeding in dual-purpose cattle benefit from two main sources of income: dairy and beef production. Their profitability can be increased through genetic improvement of animal performances. In France, genetic evaluations for milk production traits have been routinely published for four decades. However, evaluations for meat production of dual-purpose breeds (Montbeliarde, Normande and Simmental mainly) have until now exclusively relied on relatively indirect

† E-mail: iola.croue@idele.fr

traits such as muscularity collected on lactating cows at the same time as dairy type traits. The development of genetic evaluations for direct meat production traits for these breeds recently began with an evaluation focusing on veal carcass traits, first released in April 2015 (idele, 2015c).

Breeding objectives should include all traits having an impact on breeders' income. French dual-purpose breeds are conducted mostly as dairy breeds as far as genetic selection is concerned: they widely use genomic selection. The extra genetic gain permitted by the implementation of genomic selection gives the possibility of broadening the scope of breeding goals without compromising existing genetic trends. In order to update the breeding goals in French dual-purpose breeds by including meat production traits, genetic parameters have to be estimated, along with their correlations with other traits already under selection. In our case, the relationship between carcass traits of young bulls and milk production is very important. Previous studies on this topic have been carried out (Suess *et al.*, 1968; Colleau *et al.*, 1982; Gere *et al.*, 1983; Syrstad, 1983; Van Veldhuizen *et al.*, 1991; Liinamo and Van Arendonk, 1999; Liinamo *et al.*, 2001), but in most part these studies were based on small datasets.

The objectives of the present study were to prepare the implementation of an evaluation for carcass traits of young bulls in the Normande, Montbeliarde and Simmental breeds. This implied developing a proper evaluation model and estimating the relevant genetic parameters for the available traits (carcass weight (CW), age at slaughter (AS) and carcass conformation (CC)) and estimating their correlations with other traits already evaluated (milk production, type and veal calf production traits).

Material and methods

Data

Slaughter information of young bulls were extracted from the NORMABEV (French technical interprofessional association for cattle and meat, defined by the Association nationale INTER-professionnelle du BÉtail et des Viandes (INTERBEV), 2015) database, gathering information for all cattle slaughtered in France. Records contained performances such as animal CW, AS, CC and carcass fatness. Descriptive and technical information including birth herd, finishing herd, slaughterhouse, age and parity of dam at calving and existence of a twin were also available. Pedigree information came from the French genetic national database.

From this data set, only data from young bulls were extracted, that is, from males slaughtered between 12 and 24 months and whose commercial category were A (young bull) on the Union scale for the classification of carcasses (Regulation (EU) no. 1308/2013). Animals born between 2006 and 2012, with known sire, dam and CW were selected. Records of twins or animals born after embryo transfer were deleted. Animals with performances deviating by more than 4 phenotypic standard deviations from the overall mean were deleted.

Eventually, records of 156 226 Montbeliarde, 160 361 Normande and 8691 Simmental young bulls were used in the study. Considering the limited amount of Simmental data compared with the two other breeds, model choice was essentially conducted on Montbeliarde and Normande data and its conclusions were applied to the Simmental breed.

Data selection for the estimation of genetic correlations

A central component of the study was the estimation of genetic correlations between carcass traits of young bulls and traits currently included in total merit index of the breeds or potentially included in the near future (veal calf production, dairy production, cow morphology). The traits considered were measured on different animals (young bulls for young bull production, veal calves for veal calf production and cows for dairy production and morphology) and evaluated using very different and sometimes complex models. In order to simplify estimation, we chose a two-step approach as in Ducrocq *et al.* (2001), based on the use of preadjusted performances instead of raw performances (see below for details), to estimate genetic correlations between these different sets of traits. In general, an animal's preadjusted performance for a particular trait is a weighted average of its raw performances corrected for all non-genetic effects in the evaluation model specific for the trait. It can therefore be described as the sum of a genetic value and a residual error. In the case of carcass traits, there is only one performance per trait. Preadjusted performances for other traits than carcass traits of young bulls were extracted from by-product files produced at the end of each routine genetic evaluation in France. The evaluation model for each trait is described elsewhere by idele (2015a, 2015b and 2015c). The Simmental breed was not evaluated for veal calf production. Therefore preadjusted performances for veal calf production were unavailable for this breed.

Veal calves and cows were selected if they were paternal half-sibs of young bulls with slaughter information. In order to reduce computation time when needed (depending on the breed and trait), we sampled a limited number of animals per sire and we randomly kept animals born from a subset of the farms.

Eventually, 115 214 Montbeliarde and 135 863 Normande records were kept for the study of correlations between young bull and veal calf production traits, 105 635 Montbeliarde, 192 963 Normande and 20 339 Simmental records for correlations with cow morphological traits and 117 638 Montbeliarde, 119 104 Normande and 17 077 Simmental records for correlations with dairy production.

Traits considered

The young bull traits evaluated were CW, CC and AS. Carcass performances were estimated using the SEUROPE classification system, although referred only to the five main classes E, U, R, O and P in France.

CW is measured no later than 1 h after slaughter. It is defined as 0.98 times the weight of the animal after removal of its head, hide, feet, thoracic organs, some internal and external fats, and abdominal organs (Cartier and Moevi, 2007).

Under the SEUROP system, conformation is graded S, E, U, R, O or P, from best to worst and grades are subdivided into +, = or – subclasses (Cartier and Moevi, 2007). These scores were converted to numeric values, ranging from 1 (less muscular) to 15 (more muscular) and considered continuous.

Carcass fatness (graded from 1 to 5 in the EUROP system, see Cartier and Moevi, 2007) was not analyzed as there was very little variability between animals: > 97% of the records were graded 2 or 3 (74% graded 3) in Montbeliarde, 95% (82%) in Normande. In addition, the fatness grade given to an animal sometimes mainly depends on the market needs rather than on the actual performance of the animal (Fouilloux M.N., personal communication).

AS is measured in days. It is calculated as the difference between slaughter date and birth date. In the literature, AS is considered either as an explanatory variable of the two other traits or as a trait by itself. For reasons which will be presented later, we chose to include it as a trait in our analysis, as historically done in French genetic evaluations for carcass traits (Idele, 2014 and 2015c).

To convince ourselves that this choice did not alter our conclusions, we decided to compare the two approaches: the three-trait model presented later in this paper and a two-trait model (CW and CC), including a linear and quadratic regression on AS. Mimicking a genomic validation study, we estimated correlations, as measures of the accuracy of evaluations, and regression coefficients, as estimates of the evaluation bias, between preadjusted performances and EBVs in a validation population consisting of sires with no offspring performances (see Supplementary Material S1).

Carcass traits of veal calves, whose genetic correlations with carcass traits of young bulls were estimated in this paper, include another trait, specific to veal calves: meat color. It is graded from 0 (white, best) to 5 (red, worst).

We estimated correlations between carcass traits of young bulls and two types of morphological traits in cows: size and muscularity traits. The size traits we focused on were height at sacrum, chest width, chest depth, body depth, width at pins and width at hips, depending on the breed. Height at sacrum, chest width and body depth are measured as recommended by the International Agreement of Recording Practices (ICAR, 2014). Chest depth is the distance on a 1 to 9 scale between the top of the spine and the bottom of the chest just behind limbs (Organisme de Selection de la race Montbeliarde (OS Montbeliarde), 2015). Hip width is the measure of the distance between the two extreme points at the back of the cow (Simmental France, 2014). Width at pins is the measure of the distance between pins (Amelis, 2015). The muscularity traits analyzed were muscularity at withers, thighs, loin, top line and global muscularity depending on the breed. All are subjective scores on the muscularity of a particular part of the body (Simmental France, 2014; Amelis, 2015; OS Montbeliarde, 2015).

Age at slaughter distribution

AS was not following a normal distribution: many animals were slaughtered between 22 and 24 months.

Animals slaughtered between 676 and 730 days had roughly the same mean CW and CC as animals from the main slaughter season (535 to 675 days) with higher variability. As these two groups showed similar performances, it did not seem plausible that they were raised according to very different systems or belonged to different commercial categories. All these animals were therefore kept in the study.

'Younger' animals were then defined as animals with only one summer season during their lives and 'older' animals as animals with two summer seasons. This allowed us to model carcass traits for these two types of animals differently, without choosing an arbitrary limit for AS.

A preliminary analysis considering performances of CW and CC of younger and older animals as different traits was run. Results showed very high genetic correlations between younger and older traits (>0.98 for both CW and CC); it was hence decided to consider younger and older performances as identical traits. Consequently, two alternatives to model differences between younger and older animals were studied. One was to ignore differences between these animals, while the other considered a residual variance heterogeneity between younger and older animals for CW and CC.

Model

The GLM procedure in SAS software (Copyright© 2002 to 2012 by SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) was used to determine whether a particular factor other than the animal genetic value had a significant effect on the traits.

After determination of the relevant fixed factors to be included, two models were tested.

$$y_{ijkl} = \mu + c_i + p_j + s_k + a_l + \varepsilon_{ijkl} \quad (1)$$

Model (1) was a three-trait animal model, with y_{ijkl} the observed performance for CW, AS and CC in respectively kg, days and grade, μ the overall mean, c_i the fixed effect of the contemporary group defined as the interaction between year of slaughter, season of slaughter (January to March, April to June, July to September and October to December) and finishing farm, p_j the fixed effect of the interaction between the dam parity and class of age at calving (less than 24 months, 25 to 36 months, 37 to 48, 49 to 60, 61 to 72, 73 to 84, 85 and more), s_k the season of birth (February to July, August to October and November to January), a_l the animal's random genetic value and ε_{ijkl} a random residual term.

$$y_{ijkl} = \mu + c_i + p_j + s_k + a_l + \xi_{ijkl} \quad (2)$$

Model (2) was the same model as model (1), with ξ_{ijkl} a random residual error, accounting for heterogeneous residual variances for CW and CC. These heterogeneous residual variances were included in model (2) in the form of different weights given to performances of animals with one or two summer seasons. The weights were determined using the preliminary bivariate analysis assuming that performances of younger and older animals were different traits; the weight used for older animals was the ratio between the residual variance of the trait for younger and older animals.

A weight of 1 was applied to CW and CC residual variances of younger animals in all breeds. The genetic variance used was the younger animals' one.

Correlations with other traits

As mentioned above, the two-step procedure described in Ducrocq *et al.* (2001) was used to estimate correlations between carcass traits of young bulls and other traits under selection. In this procedure, preadjusted performances for carcass traits of young bulls and other sets of traits were first obtained using separate genetic evaluations. They were then considered as phenotypes and analyzed together using a simple multitrait model including the fixed effect of year of birth and the random animal genetic value, in order to estimate their genetic correlations. The variable amount of information included in each preadjusted performance was reflected by its associated weight and was accounted for by considering heterogeneous residual variances inversely proportional to their recorded weight (Ducrocq *et al.*, 2001). Lassen *et al.* (2007) showed that this two-step approach gave estimates of genetic correlations very similar to those of a full multitrait model. This method was also validated by Pfeiffer *et al.* (2015).

Estimation of genetic parameters and breeding values

(Co)variance components were estimated using the Restricted Maximum Likelihood methodology applied to the different models described above with the WOMBAT software (Meyer, 2007). Records were selected such that each level of fixed effects contained at least four animals and each sire had at least five offspring. Eventually, 119 642 Montbeliarde, 112 843 Normande and 5456 Simmental records of slaughter performances were used.

Estimated breeding values (EBVs) were calculated using the BLUP methodology, with an in-house software (GENEKIT). The purposes of this study were (1) observe genetic trends over the 7 years of data, (2) compare EBVs and reliabilities between models, (3) know whether sires could be evaluated for carcass traits with the minimal reliability suitable for release (0.50) and (4) determine preadjusted performances for the study of genetic correlations with other sets of traits. Reliabilities were calculated according to Harris and Johnson (1998). Records were selected such that each level of fixed effects contained at least three animals and that each sire had at least five offspring. Eventually, 129 440 Montbeliarde, 128 456 Normande and 6175 Simmental records were used. In the Montbeliarde breed young bulls were sired by 1499 sires, with a mean of 86 offspring (ranging from 5 to 6395); 55% had <20 offspring. 108 914 dams were represented. In the Normande breed, young bulls were sired by 1130 sires, with a mean of 114 offspring (ranging from 5 to 5678); 62% had <20 offspring; 102 437 dams were represented. In the Simmental breed, young bulls were sired by 177 sires, with a mean of 35 offspring (ranging from 5 to 553); 61% had <20 offspring; 4923 dams were represented.

Table 1 Phenotypic means (standard deviations) of carcass traits of young bulls

Trait	Breed		
	Montbeliarde	Normande	Simmental
Carcass weight (kg)	382.92 (51.38)	381.87 (49.93)	387.74 (54.16)
Age at slaughter (days)	621.90 (67.45)	633.51 (63.12)	615.20 (78.78)
Carcass conformation (score)	6.51 (1.20)	6.05 (1.14)	7.37 (1.22)

Results

Phenotypic means

Young bulls from the two main breeds had very similar performance means (Table 1). The Simmental breed had a better conformation than the two others and a slightly higher variation for AS (Table 1).

Model choice

In the two main breeds, the fixed effect of the contemporary group was highly significant ($P < 0.001$) for all three traits. The fixed effect of the interaction between parity and age of the dam was significant to highly significant ($P < 0.01$ to < 0.001) and the fixed effect of the season of birth had low to high significance ($P < 0.05$ to < 0.001) depending on the trait and breed.

Accounting for heterogeneous residual variances: comparison between models (1) and (2). In the two main breeds, correlations between EBVs estimated using models (1) and (2) were very high (between 0.991 and 0.997). The two models can be considered as nearly equivalent in ranking animals.

Mean reliabilities for sires obtained using model (1) or (2) were almost identical and variances of EBVs were similar. Genetic trends were very similar between the two models (results not shown).

Taking into account weights in the genetic evaluation did not significantly increase computing time and memory. Hence, it was decided to keep model (2) for the evaluation, as it better accounts for the higher variability of records of older animals.

Genetic parameters

In the three breeds, estimates of the three traits heritabilities were low to moderate (Table 2). Among the three, CC was the most heritable and AS the least heritable. The three breeds had similar genetic parameters, the Normande breed having the highest heritabilities for AS and CC and the lowest one for CW. Lower values of AS are beneficial (earlier slaughter), therefore any negative correlation with AS is favorable. Low to moderate favorable correlations between each two-by-two combination (except for the correlations between CC and AS in the Normande and Simmental breeds, which were close to zero) of the three traits were obtained (Table 2).

Table 2 Genetic parameters (standard errors) on the young bull population studied

	CW	AS	CC
Montbeliarde			
CW	0.19 (0.01)	−0.58 (0.05)	0.52 (0.03)
AS	0.27 (0.01)	0.09 (0.01)	−0.25 (0.06)
CC	0.55 (0.01)	0.08 (0.01)	0.23 (0.01)
Normande			
CW	0.12 (0.01)	−0.49 (0.06)	0.47 (0.04)
AS	0.27 (0.01)	0.17 (0.01)	−0.02 (0.05)
CC	0.60 (0.01)	0.04 (0.01)	0.26 (0.02)
Simmental			
CW	0.17 (0.04)	−0.71 (0.15)	0.30 (0.13)
AS	0.31 (0.03)	0.08 (0.03)	0.11 (0.18)
CC	0.53 (0.02)	0.07 (0.03)	0.21 (0.04)

CW = carcass weight; AS = age at slaughter; CC = carcass conformation. Values are bolded to highlight heritabilities (on diagonals). Heritabilities are on the diagonal, genetic correlations above, residual correlations below.

The Montbeliarde breed had stronger genetic correlations between carcass traits of young bulls than the Normande. As the Simmental analyses showed higher residual errors, henceforth we will focus on the analyses of the two other breeds for comparison.

Reliabilities and genetic trends

Mean reliabilities for young bull sires were between 0.55 and 0.70 depending on the breed and trait considered (Table 3). In total 958 sires (out of 1499) in Montbeliarde, 950 sires (out of 1130) in Normande and 82 (out of 177) in Simmental had reliabilities above 0.50 for the three traits.

A genetic gain between animals born in 2006 and in 2012 of 0.22 genetic standard deviation for CW and 0.02 for CC, as well as a favorable decrease of 0.55 genetic standard deviation for AS were observed in Montbeliarde. In Normande, the corresponding values were 0.10, −0.17 and 0.67.

Genetic correlations with other traits

Genetic correlations between each two-by-two combination of carcass traits of young bulls and veal calves were low to high (0.01 to 0.70, Table 4). These values were consistent between the Normande and the Montbeliarde breeds. The Normande breed had slightly stronger correlations between CW, AS and CC of veal calves and CW and CC of young bulls than the Montbeliarde breed. It had slightly lower correlations between CW, AS and CC of veal calves and AS of young bulls than the Montbeliarde breed. Genetic correlations between carcass traits of young bulls and the corresponding traits for veal calf production were quite high (0.43 to 0.44 for CW, 0.32 to 0.40 for AS and 0.54 to 0.70 for CC, Table 4).

Between young bull production and muscularity traits of lactating cows collected at the same time as other type traits, genetic correlations were medium to high (0.35 to 0.59, Table 5) for CC, low to medium (0.12 to 0.28, Table 5) for CW

Table 3 Mean sire reliabilities (standard deviation)

Breed	Carcass weight	Age at slaughter	Carcass conformation
Montbeliarde	0.65 (0.15)	0.55 (0.16)	0.66 (0.15)
Normande	0.63 (0.15)	0.63 (0.15)	0.70 (0.14)
Simmental	0.59 (0.17)	0.52 (0.17)	0.58 (0.17)

Table 4 Genetic correlations between carcass traits of young bulls and veal calves

Young bull traits	Veal calf traits			
	CW	AS	CC	Color ¹
Montbeliarde				
CW	0.43 (0.05)	−0.21 (0.07)	0.19 (0.05)	−0.26 (0.07)
AS	−0.55 (0.06)	0.40 (0.08)	−0.32 (0.07)	0.08 (0.09)
CC	0.19 (0.05)	−0.19 (0.07)	0.54 (0.04)	−0.24 (0.07)
Normande				
CW	0.44 (0.06)	−0.35 (0.08)	0.33 (0.06)	−0.12 (0.08)
AS	−0.29 (0.07)	0.32 (0.09)	0.05 (0.07)	0.01 (0.09)
CC	0.19 (0.05)	−0.15 (0.07)	0.70 (0.03)	0.13 (0.07)

CW = carcass weight; AS = age at slaughter; CC = carcass conformation.

¹Meat color, graded from 0 (best, white) to 5 (worst, red).

Table 5 Genetic correlations between carcass traits of young bulls and muscularity traits of lactating cows

Young bull traits	Muscularity type traits		
	Muscularity at withers	Muscularity at thighs	
Montbeliarde			
Carcass weight	0.16 (0.05)	0.17 (0.05)	
Age at slaughter	−0.13 (0.07)	−0.17 (0.07)	
Carcass conformation	0.37 (0.04)	0.45 (0.04)	
Normande			
	Muscularity at top line	Muscularity at loin	Muscularity at thighs
Carcass weight	0.17 (0.04)	0.12 (0.05)	0.28 (0.04)
Age at slaughter	0.00 (0.05)	−0.07 (0.05)	−0.10 (0.05)
Carcass conformation	0.51 (0.03)	0.35 (0.04)	0.59 (0.03)
Simmental			
	Muscularity		
Carcass weight	0.26 (0.09)		
Age at slaughter	−0.43 (0.11)		
Carcass conformation	0.36 (0.09)		

and null to low and favorable (0.00 to −0.17, Table 5) for AS, except in the Simmental breed where the latter correlation was high and favorable (−0.43, Table 5). The Normande breed had slightly higher correlations than the Montbeliarde breed between these two sets of traits.

All maternal size traits had moderate correlations with CW (0.22 to 0.45) and AS (−0.48 to −0.29). In all breeds, CC was positively genetically correlated with traits measuring cow width (at pins, at hips and chest) and negatively correlated with cow size (height at sacrum, chest depth, body depth) (Table 6). The three breeds had similar genetic correlations between these two sets of traits, the correlations between CC and size traits being slightly stronger in the Normande breed than in the Montbeliarde breed.

Milk, protein and fat yield had a low to moderate and favorable (−0.15 to −0.41) genetic correlation with AS in all breeds (Table 7). Correlations between CW and these three traits were low to moderate (0.13 to 0.22) for the Montbeliarde breed, low (0.08 to 0.11) for the Normande breed and moderate (0.24 to 0.32) for the Simmental breed (Table 7). Correlations between these traits and CC were null in Montbeliarde and Simmental and slightly negative in Normande (Table 7). The Simmental breed showed the

strongest correlations between carcass traits of young bulls and milk production traits, followed by the Montbeliarde and then the Normande breed.

In the three breeds and for all young bull traits, correlations with protein and fat percentage were close to zero (except in Simmental, for AS and fat percentage).

Discussion

The objectives of the present study were to estimate the genetic parameters of carcass traits of young bulls in French dual-purpose breeds and their genetic correlations with production traits of veal calves, lactating cow morphology and milk production traits. Meat production traits have received little attention in French dual-purpose breeds until now. Integrating them in breeding objectives could decrease genetic trends on milk production as the breeding goal becomes broader. Therefore it was important to know their correlations

Table 6 Genetic correlations between carcass traits of young bulls and size traits of lactating cows

Young bull traits	Cow size traits			
	Height at sacrum	Chest width	Chest depth	Body depth
Montbeliarde				
Carcass weight	0.28 (0.04)	0.29 (0.05)	0.23 (0.04)	0.22 (0.04)
Age at slaughter	−0.31 (0.06)	−0.35 (0.07)	−0.34 (0.06)	−0.36 (0.06)
Carcass conformation	−0.35 (0.03)	0.21 (0.05)	−0.25 (0.04)	−0.19 (0.04)
Normande				
	Height at sacrum	Chest width	Chest depth	Width at pins
Carcass weight	0.36 (0.04)	0.45 (0.04)	0.31 (0.04)	0.43 (0.04)
Age at slaughter	−0.40 (0.04)	−0.43 (0.05)	−0.48 (0.04)	−0.29 (0.05)
Carcass conformation	−0.36 (0.03)	0.24 (0.04)	−0.29 (0.03)	0.11 (0.03)
Simmental				
	Height at sacrum	Chest width	Width at hips	
Carcass weight	0.44 (0.08)	0.38 (0.10)	0.35 (0.09)	
Age at slaughter	−0.44 (0.11)	−0.38 (0.13)	−0.32 (0.12)	
Carcass conformation	−0.21 (0.08)	0.11 (0.10)	−0.03 (0.09)	

Table 7 Genetic correlations between young bull carcass traits and dairy production traits

Young bull traits	Dairy production traits				
	Milk yield	Fat yield	Protein yield	Fat (%)	Protein (%)
Montbeliarde					
CW	0.18 (0.04)	0.13 (0.04)	0.22 (0.04)	−0.05 (0.04)	0.03 (0.04)
AS	−0.21 (0.06)	−0.20 (0.06)	−0.28 (0.06)	0.01 (0.06)	−0.09 (0.06)
CC	−0.02 (0.04)	−0.01 (0.04)	−0.00 (0.05)	0.02 (0.04)	0.00 (0.04)
Normande					
CW	0.08 (0.05)	0.10 (0.05)	0.11 (0.05)	0.04 (0.04)	0.08 (0.04)
AS	−0.21 (0.05)	−0.24 (0.06)	−0.24 (0.05)	−0.04 (0.05)	−0.05 (0.05)
CC	−0.13 (0.04)	−0.12 (0.04)	−0.12 (0.04)	0.02 (0.04)	0.05 (0.04)
Simmental					
CW	0.26 (0.09)	0.24 (0.09)	0.32 (0.09)	−0.05 (0.02)	0.10 (0.09)
AS	−0.36 (0.14)	−0.15 (0.13)	−0.41 (0.13)	0.39 (0.12)	−0.05 (0.13)
CC	−0.01 (0.09)	0.04 (0.09)	0.05 (0.09)	0.04 (0.09)	0.11 (0.08)

CW = carcass weight; AS = age at slaughter; CC = carcass conformation.

with milk production traits in order to know whether their inclusion in breeding goals could be reasonable or not.

We chose to treat AS as a trait rather than as a covariate because we consider that it is not just a management trait: it also measures the precocity of animals, as young bulls reaching sooner a minimal finishing status are sold earlier than those reaching it later. As such, it is a trait breeders are interested in improving. Statistically, the complex nature of the relationship between CW or CC and AS is better described using a multivariate analysis than by correcting CW and CC fitting AS as a covariate. Such a correction assumes that the relationship between AS and other carcass traits is strictly the same in the whole population. However, growth rate is known to vary depending on management but also on individual characteristics of genetic and non-genetic origin. This is confirmed by our results, with heritability estimates of AS between 8% and 17%, and genetic correlations between AS and CW which are relatively high (-0.49 to -0.71) and more importantly, which are opposite to residual correlations ($+0.27$ to $+0.31$). In such cases, multivariate analyses are known to better correct for biases and to lead to a higher accuracy of genetic evaluations (Thompson and Meyer, 1986). A multivariate analysis leads to a data-driven weighting of genetic and non-genetic components of AS. Treating AS or age at selling for veal calves as traits is not new (Sbarra *et al.*, 2013; Bittante *et al.*, 2011; Penasa *et al.*, 2012), in particular in France where it has been successfully evaluated routinely in beef cattle for many years (Idele, 2014). As mentioned earlier, we compared the three-trait model presented in this paper and a two-trait model (CW and CC), including a linear and quadratic regression on AS. The latest led to slightly larger, possibly overestimated heritabilities of CW, as in Sbarra *et al.* (2013). For the two main breeds, we observed very similar accuracies (correlations between preadjusted performances and EBVs) and regression coefficients (of preadjusted performances on EBVs) on a validation population between the two approaches for CC. For CW, we observed very similar accuracies between the two methods and slightly better regression coefficients when treating AS as a trait (see Supplementary Material S1). To conclude, in our data sets, the two methods are somewhat equivalent in terms of accuracy, but considering AS as a trait appears more logical and slightly limits the risk of bias in the evaluation of CW.

A residual heterogeneous variance between animals with one or two summer seasons was taken into account for CW and CC. The final model (model 2) is a compromise between complexity and unbiasedness, so that it can easily be implemented in routine evaluations.

Estimates of genetic correlations between carcass traits of young bulls obtained using the two-step approach described by Ducrocq *et al.* (2001) were compared with those from model (1) to check whether this approach could be used to estimate genetic correlations with other sets of traits in our study. In the two main breeds, genetic correlations between carcass traits of young bulls estimated using both methods varied by a maximum of 0.14 (roughly twice the standard

error). The stability of genetic correlations observed using the two-step approach compared with a regular multitrait model was consistent with other studies (e.g. Lassen *et al.*, 2007). Therefore it was used to estimate genetic correlations between carcass traits of young bulls and other sets of traits.

Trait means and distributions were similar (CC mean and AS variability being slightly higher in the Simmental breed) for the three breeds. Heritabilities were low to moderate in the three carcass traits: they can hence be improved by selection. Similar heritabilities were observed in the three breeds, except for the relatively higher heritability of AS in the Normande breed. There are many reported estimations of genetic parameters of carcass traits, varying widely depending on the breed, the considered population and the study: heritability estimates for carcass traits of beef bulls of dairy or dual-purpose breeds range from 0.08 to 0.54 for CW and from 0.10 to 0.49 for CC (Dijkstra *et al.*, 1990; Van Veldhuizen *et al.*, 1991; Van der Werf *et al.*, 1998; Parkkonen *et al.*, 2000; Eriksson *et al.*, 2003; Hickey *et al.*, 2007; Kause *et al.*, 2015). However the highest values often have high residual errors. Our estimates (from 0.12 to 0.19 for CW and 0.21 to 0.26 for CC) fit in these intervals.

Eriksson *et al.* (2003), found heritability estimates of 0.42 for CW and 0.26 for CC on Simmental young bulls. Our estimates for CC fit these results. However our estimates for CW heritability were much lower, maybe because their model included a random contemporary group effect (fixed effect in our model) and Eriksson *et al.* (2003) used AS as a fixed effect (instead of a separate trait in our study). Sbarra *et al.* (2013) found higher CW heritability estimates when using AS as a covariate than when it was absent from the evaluation model for CW. Their estimates of CW heritability on young bulls of Italian beef breeds varied from 0.13 to 0.24 (without considering AS as a covariate) and estimates for AS heritability ranged from 0.28 to 0.39, with variability of AS similar to ours. Our CW heritability estimates agree closely with those. In contrast, our estimates for AS heritability are much lower, mainly because of a smaller genetic variance of AS. This might be due to breed differences: beef breeds, especially the ones considered by Sbarra *et al.* (2013), are usually characterized by later maturity than dual-purpose breeds.

Genetic correlations between each pair of carcass traits of young bulls were similar in the two main breeds. Genetic correlations in Simmental deviated slightly from those, but had higher standard errors, due to the smaller sample. In general, genetic correlations were low to moderate and favorable; hence the studied traits can easily be improved simultaneously.

Our estimates of genetic correlations between CW and CC ranged from 0.30 to 0.52, which showed a genetic tendency for heavier animals to also be more muscular. Correlations between CC and CW reported in the literature vary widely, from low and negative (-0.10) to high and positive (0.62) (Dijkstra *et al.*, 1990; Van der Werf *et al.*, 1998; Parkkonen *et al.*, 2000; Eriksson *et al.*, 2003; Hickey *et al.*, 2007; Kause *et al.*, 2015). For Simmental beef bulls, Kause *et al.* (2015)

found a correlation of 0.46 between CW and CC, which is very close to our estimates.

Our genetic correlations between AS and CC (from -0.25 to 0.11) are consistent with those found elsewhere (Idele, 2014 and 2015c).

Genetic correlations between AS and CW estimated in our study varied from -0.71 to -0.49 , meaning that animals with high genetic value for CW tend to be slaughtered earlier than animals with lower genetic values for CW. Estimates of this correlation in the literature vary from -0.39 to 0.05 (Sbarra *et al.*, 2013; Idele, 2014 and 2015c). Our estimated correlations are negative, as in Sbarra *et al.* (2013) who reported values from -0.29 and -0.08 , but are larger in absolute value. Once again, this might be due to breed differences.

The genetic correlations between carcass traits of young bulls and other traits were consistent among the three breeds.

Estimated correlations between carcass traits of young bulls and milk production traits were low and negative to moderate and favorable. Hence, including young bull production traits in breeding goals is possible without decreasing genetic trends on milk production more than what just a lower weight in the breeding goal will cause. These estimates were in accordance with most studies estimating correlations between beef bull production and milk traits (Suess *et al.*, 1968; Gere *et al.*, 1983; Syrstad, 1983; Liinamo *et al.*, 2001). The latter authors reported genetic correlations between first lactation milk production traits (milk, fat and protein yield) and bull and heifer carcass traits of 0.05 to 0.08 for CC and of 0.29 to 0.32 for CW on Finnish Ayrshire. Our estimates in the Simmental breed agree closely with those results. Differences with the Normande and Montbeliarde breeds might be due to the breed.

Genetic trends observed over 6 years of data on the two main breeds were consistent with the genetic correlations found between carcass traits and milk production. AS was the trait most correlated with dairy production traits and showed the largest favorable trend. CW had low correlations with dairy production in Normande and slightly higher ones in Montbeliarde and showed small positive trends in the two breeds. CC was not correlated with dairy traits in Montbeliarde and had low and negative genetic relationship with milk production traits in Normande and showed no trend in Montbeliarde and a small and negative trend in Normande.

These results are also consistent with a recent study of selection responses on the Normande breed (Cadet *A.*, personal communication), where a selection on the current French total merit index was simulated and responses to selection observed for all available traits. AS was the carcass trait showing the largest (favorable) response, when CC and CW both had negative responses.

Correlations estimated between young bull production and cow morphology showed that selecting for more muscular cows leads to the production of better beef bulls. Moreover, selecting for taller and wider cows leads to faster-growing offspring (better CW and AS), while selecting for wider cows allows to select for better conformed young bulls.

Estimated genetic correlations between carcass traits of young bulls and veal calves showed that sires producing better veal calves for slaughter purposes are also the ones producing better young beef bulls. Our estimates were similar to those reported in the literature (Dijkstra *et al.*, 1990; Oldenbroek *et al.*, 1987; Van der Werf *et al.*, 1998) and in particular very close to those of Van der Werf *et al.* (1998) on dairy and dual-purpose breeds, ranging from 0.42 to 0.63 between young bull and veal calf corresponding traits. These correlations were high and positive, but different from one, which confirms that evaluating young bull production and veal calf production separately is more efficient.

In general, genetic correlation results were favorable for all three breeds: carcass traits of young bulls were mainly favorably correlated to traits already under selection. These correlations were usually more favorable in the Normande breed than in the Montbeliarde breed with meat and conformation traits and more favorable in the Montbeliarde and the Simmental breed than in the Normande breed with milk production traits.

Conclusion

Heritability and correlation estimates obtained for carcass traits of young bulls indicate that CW and CC can easily be improved by selection in French dual-purpose breeds. Furthermore, genetic correlations estimated between carcass traits of young bulls and dairy production (low and unfavorable to moderate and favorable) show there is a real potential for evaluations of carcass traits of young bulls: selecting on young bull production is not antagonistic with an improvement of milk production genetic level. Except for AS, genetic correlations between carcass traits and dairy traits are low. Therefore, selecting only on dairy traits might not be enough to obtain a genetic progress on carcass traits. In order to improve carcass traits, this set of traits should be included in breeding goals. Of course, including new traits in breeding goals may reduce the rate of improvement of other traits already included. Economic studies are necessary to determine the optimal relative weights of traits in breeding goals. Such a study recently started in the Normande breed (Cadet, 2015).

Acknowledgments

The authors would like to acknowledge NORMABEV for granting them access to slaughter data, Apis-Gene for financial support and the reviewers for their useful suggestions and comments. This study was conducted in the Mixed Technology Unit 'Gestion Génétique et Génomique des populations bovines'.

Supplementary material

To view supplementary material for this article, please visit <https://doi.org/10.1017/S1751731116002184>

References

- Amelis 2015. Comment lire les index en race Normande. Retrieved on 20 January 2016 from <http://www.amelis.fr/indextaureaux/commentlirelesindexnormande.pdf>.
- Association nationale INTER-professionnelle du BÉtail et des Viandes 2015. Normabev. Retrieved on 12 August 2015 from <http://www.interbev.fr/interbev/historique/normabev/>.
- Bittante G, Cecchinato A, Dal Zotto R, De Marchi M and Penasa M 2011. Adjusting for age can lead to biased genetic evaluation for body weight in cattle. *Livestock Science* 140, 1–7.
- Cadet A 2015. Computation of economic weights for a lifetime profitability index in the Normande cattle breed. Master report, AgroParisTech, Paris, France.
- Cartier P and Moevi I 2007. Le point sur... La qualité des carcasses et des viandes de gros bovins. Retrieved on 12 October 2015 from http://www.agrireseau.qc.ca/bovinsboucherie/documents/qualite_carcasse_viande_bovin_2008%20%20p.pdf.
- Colleau JJ, Dupont M, Muller A, Daburon P, Chambeyron JJ and Malterre C 1982. Young bull production as affected by divergent selection on milk yield. Proceedings of the 2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 4 to 8 October 1982, Madrid, Spain, pp. 234–241.
- Dijkstra J, Oldenbroek JK, Korver S and Van der Werf JHJ 1990. Breeding for veal and beef production in Dutch Red and White cattle. *Livestock Production Science* 25, 183–198.
- Ducrocq V, Boichard D, Barbat A and Larroque H 2001. Implementation of an approximate multitrait BLUP evaluation to combine production traits and functional traits into a total merit index. Proceedings of the 52nd Annual Meeting of the European Association for Animal Production, 26 to 29 August 2001, Budapest, Hungary, G1.o4.
- Eriksson S, Näsholm A, Johansson K and Philipsson J 2003. Genetic analyses of field-recorded growth and carcass traits for Swedish beef cattle. *Livestock Production Science* 84, 53–62.
- Gere T, Bartosiewicz L, Kaltenecker J and Lippai K 1983. Correlations between fattening characteristics of Holstein Friesian bulls and their dam's milk yield. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 100, 380–389.
- Harris B and Johnson D 1998. Approximate reliability of genetic evaluations under an animal model. *Journal of Dairy Science* 81, 2723–2728.
- Hickey JM, Keane MG, Kenny DA, Cromie AR and Veerkamp RF 2007. Genetic parameters for EUROP carcass traits within different groups of cattle in Ireland. *Journal of Animal Science* 85, 314–321.
- International Agreement of Recording Practices 2014. ICAR recording guidelines. Retrieved on 20 January 2016 from http://www.icar.org/wp-content/uploads/2015/08/Guidelines_2014.pdf.
- Institut de l'Élevage (idele) 2014. Methods and results of the genetic evaluation IBOVAL 2014 for the beef cattle breeds. Retrieved on 12 October 2015 from http://idele.fr/no_cache/recherche/publication/idelesolr/recommends/methode-et-resultats-de-levaluation-iboval-2014-pour-les-races-bovines-a-viande.html.
- Institut de l'Élevage (idele) 2015a. Breeding values (BV) of Montbeliard sires for dairy, functional and type traits. Retrieved on 26 August 2015 from http://idele.fr/fileadmin/medias/Documents/INTRO_MO_152_va.pdf.
- Institut de l'Élevage (idele) 2015b. Breeding values (BV) of Normand sires for dairy, functional and type traits. Retrieved on 26 August 2015 from http://idele.fr/fileadmin/medias/Documents/INTRO_NO_152_va.pdf.
- Institut de l'Élevage (idele) 2015c. Evaluation multiraciale sur les performances à l'abattage des veaux de boucherie. Retrieved on 26 August 2015 from http://idele.fr/no_cache/recherche/publication/idelesolr/recommends/evaluation-multiraciale-sur-les-performances-a-labattage-des-veaux-de-boucherie-en-ferme.html.
- Institut de l'Élevage (idele) 2015d. Chiffres clés du dispositif génétique français 2015. Retrieved on 23 June 2016 from http://idele.fr/no_cache/recherche/publication/idelesolr/recommends/dispositif-genetique-chiffres-cles-ruminants-2015.html.
- Kause A, Mikkola L, Strandén I and Sirkko K 2015. Genetic parameters for carcass weight, conformation and fat in five beef cattle breeds. *Animal* 9, 35–42.
- Lassen J, Sørensen MK, Madsen P and Ducrocq V 2007. An approximate multitrait model for genetic evaluation in dairy cattle with a robust estimation of genetic trends. *Genetic Selection Evolution* 39, 353–367.
- Liinamo AE, Ojala M and Van Arendonk JAM 2001. Genetic relationship of meat and milk production in Finnish Ayrshire. *Livestock Production Science* 69, 1–8.
- Liinamo AE and Van Arendonk JAM 1999. Combining selection for carcass quality, body weight, and milk traits in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 82, 802–809.
- Meyer K 2007. WOMBAT – a tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood. *Journal of Zhejiang University Science B* 8, 815–821.
- Oldenbroek JK, Laurijsen HAJ and ten Napel J 1987. Relationship between performance test and progeny test for veal and beef production in Black and White dairy cattle, performance testing of AI bulls for efficiency and beef production in dairy and dual-purpose breeds. Proceedings of the EAAP-seminar. Study commissions on cattle production and animal genetics, 27 to 29 April 1987, Wageningen, Netherlands, pp. 45–51.
- Organisme de sélection de la race Montbeliarde 2015. La table de pointage. Retrieved on 20 January 2016 from <http://www.montbeliarde.org/assets/files/Publications/fiches-techniques/POINTAGE.pdf>.
- Parkkonen P, Liinamo AE and Ojala M 2000. Estimates of genetic parameters for carcass traits in Finnish Ayrshire and Holstein-Friesian. *Livestock Production Science* 64, 203–213.
- Penasa M, Cecchinato A, Dal Zotto R, Blair H T, López-Villalobos N and Bittante G 2012. Direct and maternal genetic effects for body weight and price of calves sold for veal production. *Journal of Animal Science* 90, 3385–3391.
- Pfeiffer C, Fuerst-Waltl B, Schwarzenbacher H, Steininger F and Fuerst C 2015. A comparison of methods to calculate a total merit using stochastic simulation study. *Genetic Selection Evolution* 47, 36.
- Sbarra F, Mantovani R, Quaglia A and Bittante G 2013. Genetics of slaughter precocity, carcass weight, and carcass weight gain in Chianina, Marchigiana, and Romagnola young bulls under protected geographical indication. *Journal of Animal Science* 91, 2596–2604.
- Simmental France 2014. Le schéma de sélection. Retrieved on 20 January 2016 from <http://www.simmentalfrance.fr/le-schema-de-selection.html>.
- Suess GG, Tyler WJ and Brungardt VH 1968. Relationship between carcass characteristics of Holstein steers and genetic level for milk production. *Journal of Animal Science* 27, 972–975.
- Syrstad O 1983. Association among production and reproductive traits in cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 100, 375–379.
- Thompson R and Meyer K 1986. A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. *Livestock Production Science* 15, 299–313.
- Van der Werf JHJ, Van der Waaij LH, Groen AF and De Jong G 1998. An index for beef and veal characteristics in dairy cattle based on carcass traits. *Livestock Production Science* 54, 11–20.
- Van Veldhuizen AE, Bekman H, Oldenbroek JK and Van der Werf JHJ 1991. Genetic parameters for beef and milk production in Dutch Red and White dual-purpose cattle and their implications for a breeding program. *Livestock Production Science* 29, 17–30.

2. Discussion

L'étude autour du développement de l'évaluation polygénique des caractères de carcasse des jeunes bovins nous a permis, au-delà du choix du modèle, de confirmer que ces caractères peuvent être améliorés en races mixtes et qu'ils sont liés par des corrélations génétiques nulles ou favorables. L'étude de leurs corrélations génétiques avec d'autres caractères actuellement en sélection a des résultats encourageants : les caractères de carcasse des jeunes bovins et des veaux de boucherie ont des corrélations génétiques favorables et peuvent donc être facilement améliorés simultanément. Les corrélations avec les caractères de morphologie illustrent un déterminisme génétique logique de ces caractères : la taille des vaches va de pair avec le poids des jeunes bovins, la largeur des vaches est généralement favorablement corrélée à la conformation des jeunes bovins et la taille négativement, la muscularité des vaches et la conformation des jeunes bovins sont corrélées favorablement. Enfin, il n'existe pas d'antagonisme génétique fort entre la production laitière et l'amélioration des carcasses de jeunes bovins : selon la race considérée, les corrélations génétiques entre ces deux groupes de caractères sont nulles à légèrement favorables.

La question ayant suscité le plus de discussions au cours de l'étude a été le traitement de l'âge à l'abattage comme un caractère. Commune en France, en races allaitantes comme pour les caractères de carcasse des veaux de boucherie, cette approche est plus rare dans les autres pays, où l'âge est le plus souvent considéré comme une covariable d'ajustement (Eriksson, *et al.* 2003, Hickey *et al.*, 2007, Kause *et al.*, 2014, par exemple). Dans le cadre de l'évaluation des caractères de carcasse de jeunes bovins, nous avons choisi de le considérer comme un caractère en soi, pour diverses raisons. Tout d'abord, l'âge à l'abattage n'est pas uniquement un critère de management, dépendant de facteurs économiques (ciblage d'une période où les prix de vente sont meilleurs, par exemple) : il reflète aussi la vitesse de croissance d'un animal, sa rapidité à atteindre un certain stade de croissance et de finition et il est dépendant de nombreux facteurs. Il fait donc partie des caractères que les éleveurs souhaitent améliorer, particulièrement compte tenu du fait que la production de jeunes bovins impose un abattage avant un certain âge (2 ans, INTERBEV, 2016) au risque que les carcasses soient déclassées (passage de la catégorie « jeune bovin » à la catégorie « taureau de réforme », moins bien valorisée) et que de nombreux jeunes bovins sont abattus juste avant cet âge limite, même s'ils n'ont pas atteint une finition satisfaisante (voir un peu plus bas). La complexité du caractère est bien mieux prise en compte en utilisant une analyse multicaractères qu'en corrigeant les autres caractères pour l'âge en tant que covariable, ce qui supposerait une relation identique à l'échelle de la population entre âge et poids de carcasse, alors

que la vitesse de croissance dépend certes de critères de gestion, mais également de composantes individuelles, d'origines génétiques et non génétiques. Une analyse multicaractères permet non seulement d'intégrer la complexité de ces relations génétiques, mais également de corriger l'âge pour des facteurs environnementaux. D'un point de vue strictement calculatoire, enfin, l'héritabilité estimée pour l'âge à l'abattage est certes faible, mais non nulle, l'âge a donc une composante génétique et ses corrélations génétiques avec les autres caractères sont de sens opposé avec leurs corrélations résiduelles, ce qui d'après Thompson et Meyer (1986) rend nécessaire le recours à une évaluation multicaractères. Après comparaison dans une étude de validation, les deux approches (utilisation de l'âge en tant que caractère ou covariable) offrent des précisions équivalentes pour le poids et la conformation de carcasse et notre optique permet une légère réduction de biais pour l'évaluation du poids de carcasse.

D'autres questions ont été soulevées au cours de l'étude, sans forcément trouver leur place dans l'article. En voici un bref aperçu. Tout d'abord, la distribution suivie par l'âge à abattage était surprenante à première vue : elle présentait deux pics d'âges à l'abattage, un aux alentours de 560 à 600 jours, l'autre dans les deux derniers mois avant l'âge limite d'abattage. Passée la première inquiétude, rapidement écartée, relative au risque que les animaux de ce deuxième pic ne soient pas des jeunes bovins mais des très jeunes bœufs, plusieurs origines susceptibles d'expliquer cette différence ont été explorées. A terme, l'explication qui nous a paru la plus pertinente était simplement que ce deuxième pic (non observé en races allaitantes) était dû à des animaux peu performants, abattus aussi tard que possible avant leur âge limite, afin de leur faire gagner quelques kilos de carcasse supplémentaires, sans pour autant qu'ils aient atteint un stade de croissance satisfaisant. Nous avons vérifié que les caractères exprimés par les plus jeunes et les plus vieux animaux étaient bien des caractères pouvant être considérés comme génétiquement identiques, afin de nous assurer que nous pouvions évaluer les performances de ceux deux groupes d'animaux comme des caractères uniques. Si nous avons observé des corrélations génétiques très fortes entre les deux groupes et des variances génétiques proches, les caractères des plus vieux animaux présentaient des variances résiduelles plus importantes et nous avons donc testé un modèle prenant en compte des variances résiduelles hétérogènes. Au final, au vu de la très faible différence observée en prenant ou non en compte ces variances résiduelles hétérogènes (voir article 1) et pour des raisons de facilité d'intégration dans les évaluations en routine, nous n'avons pas conservé cette spécificité dans le modèle retenu pour l'évaluation officielle.

De nombreux élevages produisent aussi bien des jeunes bovins que des veaux de boucherie. Il était donc possible que seuls les veaux les plus prometteurs soient conservés pour l'engraissement, créant le risque d'un biais dans l'évaluation. Nous n'avons pas accès aux vrais critères de choix des éleveurs et ne pouvons donc pas intégrer directement ce type d'informations dans l'évaluation. Sous l'hypothèse qu'un veau conservé pour devenir jeune bovin était probablement un veau plus lourd à la naissance qu'un veau destiné à la boucherie, nous avons utilisé le poids de naissance dans une analyse multicaractères avec les caractères de carcasse de jeunes bovins, en incluant dans l'analyse les données de tous les veaux mâles disposant d'un poids de naissance produits sur une exploitation produisant des jeunes bovins. Les veaux de boucherie avaient alors des performances inconnues pour les caractères de carcasse de jeunes bovins. Cette analyse n'a pas montré de différence dans l'estimation des paramètres génétiques des caractères de carcasse par rapport à un cas où le poids de naissance n'était pas pris en compte (au maximum 0,01 d'écart d'héritabilité estimée, 0,02 d'écart de corrélations estimées). S'il existe une présélection des veaux pour devenir jeunes bovins, elle a un effet négligeable sur l'estimation des paramètres génétiques ou ne peut pas être prise en compte par l'analyse du poids de naissance comme un caractère. Ce caractère n'a donc pas été conservé. Par ailleurs, le poids de naissance étant une donnée de faible qualité en bovins laitiers (pas toujours enregistré, plutôt estimé que mesuré), sa prise en compte risquait de dégrader l'évaluation.

La définition du groupe de contemporains a également été l'objet d'une importante réflexion. En effet, de nombreux jeunes bovins changent d'exploitation au cours de leur vie, sans qu'une logique dominante se dégage dans la population. Certains élevages sont uniquement naisseurs, d'autres uniquement engraisseurs, mais on trouve également tous les intermédiaires. Certains ne transmettent leurs animaux qu'à un autre élevage, d'autres à plusieurs. L'effet du parcours d'un animal ne pouvait donc pas être rassemblé en ne prenant en compte que l'information du premier ou du dernier élevage connu. Considérer un groupe de contemporains incluant les différents troupeaux ayant accueilli un animal n'était pas envisageable : assurer un effectif minimum dans chaque groupe aurait conduit à une trop grande perte de données. Considérer plusieurs groupes de contemporains (un groupe d'année de naissance-troupeau de naissance, un d'année d'abattage-troupeau engraisseur) a mené à une confusion entre ces effets lors de leur estimation. En effet, les deux groupes avaient des effets trop forts pour être cohérents, allant dans des sens opposés, et qui variaient beaucoup d'une année à l'autre : en Montbéliarde, le groupe de contemporains de naissance réduisait en moyenne l'âge à l'abattage de 404 jours de plus en

2014 qu'en 2008, alors que le groupe de contemporains d'abattage le pénalisait de 318 jours de plus en 2014 qu'en 2008. Un seul des troupeaux (celui d'abattage) a donc été retenu, solution certes imparfaite, mais la plus satisfaisante au vu des possibilités.

Nous avons, enfin, également envisagé d'inclure un effet de l'abattoir dans le modèle, mais il s'est avéré qu'un nombre très important d'abattoirs était recensé, ce qui nous a laissé craindre qu'un même abattoir puisse être identifié sous plusieurs codes différents dans la base de données. Nous avons donc abandonné cette idée.

Force est de constater qu'alors que cette étude devait reposer sur un modèle et des hypothèses classiques et ne présentait peu ou pas d'enjeu, un certain nombre de choix stratégiques ont dû être faits et diverses caractéristiques des données ont soulevé des questions. Même quand une évaluation génétique semble « simple », examiner les données avec soin, en vérifier la qualité, en chercher les spécificités et y ajuster le modèle d'évaluation reste nécessaire.

D. L'évaluation génomique

1. *Etude : Genomic and single-step evaluations of carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle*

Genomic and single-step evaluations of carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle

I. Croué^{1,2}  | V. Ducrocq¹¹INRA, UMR1313 GABI, 78352, Jouy-en-Josas Cedex, France²Institut de l'Élevage, UMR1313 GABI, 78352, Jouy-en-Josas Cedex, France**Correspondence**I. Croué, INRA, UMR1313 GABI, 78352
Jouy-en-Josas Cedex, France.
Email: iola.croue@idele.fr**Summary**

Genetic evaluations for carcass traits of young bulls in Normande and Montbeliarde breeds are currently being developed in France. In order to determine a suitable genomic evaluation for three carcass traits of young bulls, genomic breeding values were estimated for young candidates to selection using different approaches. Records of 111,789 Normande and 118,183 Montbeliarde were used. Average progeny pre-adjusted performances (DYD) were calculated for sires. Evaluation approaches were compared based on an assessment of their accuracy (correlation between DYD and estimated breeding values [EBVs]) and bias (regression coefficient of DYD on EBVs) on the 20% youngest AI sires. All genomic approaches were generally more accurate than BLUP (+.045 to +.116 correlation points), except for age at slaughter where single-step GBLUP (SSGBLUP) was the only genomic method leading to a greater accuracy (+.038 to +.126 points). The best setting of the SSGBLUP relationship matrix was characterized by a weight of 30% for pedigree information in the genomic relationship matrix. SSGBLUP was the most valuable evaluation approach for the evaluation of carcass traits of Normande and Montbeliarde young bulls.

KEYWORDS

BLUP, carcass traits, dual-purpose cattle, genomic evaluation, single-step

1 | INTRODUCTION

French genetic evaluations for carcass traits of young bulls in dual-purpose breeds are currently being developed (Croué, Fouilloux, Saintilan, & Ducrocq, 2016). In the current breeding programmes of the two main dual-purpose breeds (Montbeliarde and Normande) in France, selection of candidates is based on genomic evaluation for most of the traits under selection (Institut de l'Élevage 2015a,b), with the exception of carcass traits, for which evaluations are still under development. As a consequence, waiting for a bull to get a polygenic estimated breeding value (EBV) on its offspring performances for carcass traits takes too long: there is a clear need for the development of a genomic evaluation of young bull carcass traits of these dual-purpose breeds.

Different genomic evaluation methods exist, usually allowing for greater accuracy than animal model BLUP,

for reduction of generation interval and, therefore, for higher genetic gain (Schaeffer, 2006). However, traditional genomic approaches currently produce breeding values for genotyped animals only, and rely on multistep approaches. They involve first the estimation of pre-adjusted performances (i.e., corrected for all non-genetic effects), later used as pseudo-phenotypes in a genomic evaluation. Their accuracy relies on the number of offspring per genotyped animal. These genomic approaches are limited to only genotyped animals and their progeny, with a potential loss of other useful performances. They may also be biased due to preselection of the genotyped animals (Patry & Ducrocq, 2011). In contrast, a single-step GBLUP (SSGBLUP) approach (Christensen & Lund, 2010; Misztal, Legarra, & Aguilar, 2009) relying on phenotypic data allows to take into account all animals (genotyped or not) and their performances in a same evaluation, hence avoiding any loss of

information and accounting for preselection bias (Legarra, Christensen, Aguilar, & Misztal, 2014). However, in dairy cattle and depending on the trait considered, SSGBLUP does not necessarily perform better, in terms of accuracy and control of bias, than standard genomic evaluation such as GBLUP (Legarra, Christensen, Aguilar, & Misztal, 2014). To our knowledge, no genomic study has yet assessed its efficiency on carcass traits in cattle. Moreover, there are different ways to set up a single-step evaluation (e.g., Gao et al., 2012; Lourenco et al., 2014), with no well-defined criterion to choose an optimal setting.

The aim of this study was to compare the efficiency of two-step genomic approaches (GBLUP and BayesC π) and SSGBLUP for the evaluation of three carcass traits in the Montbeliarde and Normande breeds and to determine what setting of a single-step evaluation would be optimal in this case.

2 | MATERIAL AND METHODS

2.1 | Phenotypes

The phenotypes considered were commercial slaughterhouse performances: carcass weight (CW), age at slaughter (AS) and carcass conformation (CC) of young bulls (males slaughtered between 1 and 2 years old) of two French dual-purpose breeds: Montbeliarde and Normande. CC is a visual score, on the SEURO classification system; it is graded S, E, U, R, O or P, (only E, U, R, O and P classes are used in France) from best to worst and grades are subdivided into +, = or – subclasses; scores were converted into a linear scale from 1 for P- to 15 for E+ (Cartier & Moevi, 2007). AS was considered as a trait in order to simultaneously correct CW and CC for both their genetic and environmental relationships with AS (see Croue et al., 2016; for a justification). Data were extracted from the NORMABEV (French technical interprofessional association for cattle and meat, defined by the association nationale INTER-professionnelle du BEtail et des Viandes (INTERBEV), 2015) database, gathering information for all cattle slaughtered in France. Details about data selection are described in Croue et al., 2016. Pedigree information came from the French national genetic evaluation and was traced over three generations. Animals raised in contemporary groups of less than four animals or offspring of sires with less than five young bulls with phenotypes were eliminated, resulting in 118,183 phenotype records (284,350 animals in the pedigree file) in the Montbeliarde breed and 111,789 phenotype records (257,855 animals in the pedigree file) in the Normande breed.

2.2 | Genotypes

Genotypes were extracted from the French genomic database. Animals were genotyped or imputed from LD

genotypes on the Illumina Bovine SNP50 BeadChip. Quality control was performed within breed. Genotyped animals with a call rate below .95 were removed from the analysis. SNP showing departure from Hardy–Weinberg equilibrium ($p < .0001$) or with more than 10% missing genotypes were removed. Parent–progeny compatibility was verified and incompatible animals were eliminated. In the end, 43,801 SNP were used for 5,089 (including 1,467 slaughtered young bulls) Montbeliarde and 4,492 (including 967 slaughtered young bulls) Normande genotyped animals in the pedigree. When using GBLUP and BayesC π approaches, only genotyped sires of young bulls and their parents were considered, representing 1,438 genotyped animals in the Montbeliarde breed and 1,166 genotyped animals in the Normande breed. Allelic frequencies used were the ones in the observed genotyped population of each study.

2.3 | Evaluation methods

Four different evaluation methods were compared: a conventional BLUP, two two-step genomic methods: GBLUP (VanRaden, 2008) and BayesC π (Habier, Fernando, Kizilkaya, & Garrick, 2011) and SSGBLUP, as described by Christensen and Lund (2010) and Misztal et al. (2009), which allows for combination of pedigree and genomic information.

The BLUP and SSGBLUP had the following model:

$$y_{ijkl} = \mu + c_i + p_j + s_k + a_l + \varepsilon_{ijkl}$$

with y_{ijkl} the observation for CW, AS and CC in kg, days and grade respectively, μ the overall mean, c_i the fixed effect of the contemporary group defined as the interaction between year of slaughter, season of slaughter (January–March, April–June, July–September and October–December) and finishing farm, p_j the fixed effect of the interaction between the dam parity number and class of age at calving (<24 months, 25–36 months, 37–48, 49–60, 61–72, 73–84, 85 and more), s_k the season of birth (February to July, August to October and November to January), a_l the animal's additive genetic value treated as a random effect with a corresponding relationship matrix depending on the approach and ε_{ijkl} a random residual term.

The BLUP and SSGBLUP evaluations were run for genotyped and non-genotyped animals, on phenotypic observations, in a multivariate context. Pre-adjusted performances were calculated using the BLUP evaluation, and after correction for the dam's genetic value, they were summarized into average progeny pre-adjusted performances (DYD) later used as sire pseudo-phenotypes. Both GBLUP and BayesC π were run for genotyped animals (young bull sires and their ancestors) only. They used DYD, weighted by their reliability (number of phenotypes contributing to the DYD), as phenotypic records, in univariate analyses.

The GBLUP approach was tested with two different definitions: the first one (GBLUP₀) included only genomic information, and the second one considered that 30% of the genetic total variance was not explained by SNP but by a residual polygenic effect (GBLUP_{poly}). The BayesC π approach also considered part of the genetic total variance as a residual polygenic effect; this part was estimated during the analysis.

BLUP, SSGBLUP and GBLUP₀ were performed using the BLUPF90 software (Misztal, 2008) and GBLUP_{poly} and BayesC π using the GS3 software (Legarra, Ricard, & Filangi, 2014).

Single-step GBLUP is similar to a pedigree-based evaluation, with a relationship matrix combining pedigree and genomic information. The resulting inverse of the relationship matrix, H^{-1} , is defined as (Aguilar et al., 2010):

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{pmatrix}$$

where A^{-1} is the inverse of the pedigree relationship matrix, A_{22}^{-1} the inverse of the pedigree relationship matrix among genotyped animals and G^{-1} the inverse of the genomic relationship matrix G , constructed as in VanRaden (2008) and scaled to A_{22} , such that the means of the diagonal and off-diagonal elements of G equal the means of the diagonal and off-diagonal elements of A_{22} , respectively.

Several ways of modifying H^{-1} so that SSGBLUP performs better in terms of accuracy and control of bias have been suggested in the literature, such as introducing a scaling factor for A_{22}^{-1} (e.g., Lourenco et al., 2014; Misztal, Aguilar, Legarra, & Lawlor, 2010) or accounting for the proportion of polygenic variance not explained by SNP by weighting polygenic and genomic information in the genomic relationship matrix G (e.g., Aguilar et al., 2010; Christensen, Madsen, Nielsen, Ostersen, & Su, 2012; Gao et al., 2012). We tested various alternatives for the construction of H of the form:

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{*-1} - \omega A_{22}^{-1} \end{pmatrix}$$

with $G^* = (1-\alpha)G + \alpha A_{22}$. Decreasing ω gives more weight to pedigree relationships. Increasing α specifies that more of the polygenic variance is not explained by SNP.

The single step presented below as default was set up with $\omega = 1$ and $\alpha = .3$.

2.4 | Comparison of methods

The validation population on which evaluation methods were compared was defined as the 20% sires with the youngest offspring, based on a breed-specific date after which offspring of all validation sires were born. Records

of all young bulls born after this date and having a genotyped sire were omitted, so that validation sires were evaluated based on their pedigree and/or genomic information only. The sires in such a validation population mimic new candidates to selection for the breeding scheme. There were 225 sires in the Montbeliarde validation population and 185 sires in the Normande one.

The response variable to assess differences between evaluation methods was the sire DYD calculated using the multivariate BLUP evaluation when all phenotypes from the whole population were included.

The accuracy of the evaluation methods was assessed as the correlation between EBVs (EBV for BLUP, GEBV₀ for GBLUP₀, GEBV_{poly} for GBLUP_{poly}, GEBV_{bayes} for BayesC π and SSGEBV for SSGBLUP) and DYD on the validation population, weighted by the number of performances contributing to each DYD. The bias of each evaluation method was considered through the regression coefficient of the DYD on the EBVs of the validation population, weighted by the number of performances contributing to the DYD. The closer to one the regression coefficient, the less biased the evaluation.

Standard errors of bias and accuracy were estimated using bootstrap with 1,000 samples.

Other aspects influencing selection efficiency were also scrutinized such as the correlations between evaluation methods or the apparent selection intensity of the top third of the candidates. The impact of various parameters influencing SSGBLUP results such as the tuning of the A_{22} and G matrices or the number of generations traced back in the pedigree were also investigated. In this study, only the Montbeliarde breed data were taken into account.

3 | RESULTS

3.1 | Comparison between evaluation methods

For CW and CC, all genomic evaluations led to greater accuracy than a standard multivariate BLUP evaluation (+.042 to +.116 points in correlation, Table 1). For AS, however, the two GBLUP and the BayesC π evaluations performed worse than BLUP whereas SSGBLUP led to a higher accuracy (+.038 to +.126 points, Table 1). Regression coefficients varied widely, depending on the trait, breed and method, with generally regression coefficients lower than one (indicating an overestimation of the differences between candidates). They were greater with genomic methods than with BLUP, except again for AS in the Montbeliarde breed when using a GBLUP or BayesC π method and in the Normande breed when using a GBLUP₀.

For CW and CC, SSGBLUP had regression coefficients and accuracies similar to two-step genomic evaluation

TABLE 1 Correlations between DYD and estimated breeding values and regression coefficient (b1) of the regression of DYD on estimated breeding values using either a BLUP, a single-step GBLUP (SSGBLUP), a GBLUP with no polygenic effect (GBLUP₀), a GBLUP with a polygenic effect (GBLUP_{poly}) or a BayesC π evaluation (standard errors in parentheses)

	Approach	Carcass weight		Age at slaughter		Carcass conformation	
		Correlation	b1	Correlation	b1	Correlation	b1
Montbeliarde	BLUP	.376 (.053)	.806 (.127)	.276 (.062)	1.056 (.245)	.429 (.055)	.940 (.133)
	GBLUP ₀	.456 (.053)	.834 (.108)	.215 (.066)	.739 (.233)	.516 (.051)	.986 (.108)
	GBLUP _{poly}	.467 (.049)	.848 (.104)	.211 (.067)	.759 (.247)	.514 (.050)	.945 (.102)
	BayesC π	.466 (.050)	.812 (.099)	.205 (.067)	.716 (.235)	.515 (.050)	.950 (.102)
	SSGBLUP	.451 (.047)	.842 (.100)	.314 (.058)	.969 (.195)	.508 (.053)	.966 (.109)
Normande	BLUP	.287 (.073)	.777 (.220)	.253 (.071)	.647 (.229)	.345 (.068)	.835 (.176)
	GBLUP ₀	.346 (.068)	.885 (.183)	.223 (.081)	.637 (.231)	.446 (.069)	.983 (.154)
	GBLUP _{poly}	.329 (.069)	.801 (.180)	.223 (.076)	.708 (.247)	.449 (.068)	.997 (.155)
	BayesC π	.332 (.069)	.795 (.178)	.224 (.076)	.694 (.240)	.461 (.066)	1.017 (.152)
	SSGBLUP	.366 (.069)	.835 (.174)	.379 (.071)	.776 (.181)	.444 (.070)	.957 (.165)

methods (Table 1). For AS however, SSGBLUP performed much better than GBLUP and BayesC π , in terms of both accuracy and unbiasedness in both breeds.

The correlations between EBVs in the validation population using the different methods were lower between BLUP and any of the genomic evaluation methods than among the genomic evaluation methods. SSGBLUP solutions had the highest correlations with BLUP solutions (+.013 to +.074 points of correlation compared to two-step genomic methods, Table 2). Between BayesC π , GBLUP_{poly}, GBLUP₀ and SSGBLUP methods, the average correlations over the three traits were all above .870 (Table 2). The highest correlations were between BayesC π and GBLUP_{poly} and the lowest between SSGBLUP and two-step genomic methods. This was coherent with the fact that the SSGBLUP evaluation was the one with the highest correlations with the BLUP evaluation.

When simulating a selection on genetic value of carcass traits of the candidates, we selected the top third of validation animals based on a raw mean of the EBVs for the three traits. Given the relatively small interest on carcass traits compared to milk production traits in dual-purpose breeds in France, the selection pressure on carcass traits would probably not be higher than 33%. 68%–81% of the top third animals were common between BLUP and any genomic evaluation (72%–81% between BLUP and SSGBLUP). Between SSGBLUP and two-step genomic methods, 76%–80% of the top third animals were common, whereas for BayesC π , GBLUP₀ and GBLUP_{poly}, more than 93% of the animals were common. The mean breeding values of the top third candidates were similar whether they were selected with GBLUP₀, GBLUP_{poly} or BayesC π . Selecting the top third candidates on SSGBLUP led to slightly lower mean GEBV₀, GEBV_{poly} and GEBV_{Bayes}

(−.031 to −.067 genetic standard deviations) and slightly higher EBV (+.019 to +.044 genetic standard deviations). Once again, SSGBLUP was the method allowing for the highest similarity with BLUP; two-step genomic methods all performed rather equivalently to one another.

3.2 | Determination of the optimal H matrix

When studying the impact of modifying the scaling factor ω of the SSGBLUP relationship matrix H , the proportion of polygenic information α in the genomic relationship matrix G^* was set to .05. Variations in the scaling factor ω had a low impact on the accuracy of the evaluation

TABLE 2 Mean correlations (among carcass weight, age at slaughter and carcass conformation) between breeding values of the validation population estimated with a BLUP, a single-step GBLUP (SSGBLUP), a GBLUP with no polygenic effect (GBLUP₀), a GBLUP with a polygenic effect (GBLUP_{poly}) or a BayesC π evaluation

	SSGBLUP	GBLUP ₀	GBLUP	BayesC π
Montbeliarde				
BLUP	.831	.758	.818	.809
SSGBLUP		.888	.896	.896
GBLUP ₀			.988	.987
GBLUP _{poly}				.998
Normande				
BLUP	.838	.767	.768	.816
SSGBLUP		.872	.878	.878
GBLUP ₀			.983	.983
GBLUP _{poly}				.998

(Figure 1); accuracies decreased only slightly when ω decreased (+.001 to $-.034$, $-.011$ on average on the two breeds and three traits when decreasing ω from 1 to 0.7). However, ω had a strong impact on the bias measure (Figure 2), as a decrease of ω led to a substantial increase of regression coefficients, bringing them closer to one in general (+.082 to +.279, +.158 on average on the two breeds and three traits when decreasing ω from 1 to .7).

When studying the impact of modifying the proportion of residual polygenic information α in the genomic relationship matrix G^* , the scaling factor ω of the SSGBLUP relationship matrix H was set to 1. Granting more weight to polygenic information in the genomic matrix had almost no impact on the reliability of the evaluation (Figure 3): on average, reliabilities were only slightly higher for values of α of .2 or .3 than for more extreme values (+.002 on average on the two breeds and three traits compared to $\alpha = .05$). However, modifying α had an impact on bias (Figure 4), as an increase of α led to an increase of regression coefficients, bringing them closer to one in general (+.004 to +.160, +.087 on average on the two breeds and three traits when increasing α from .05 to .40).

Between all settings of H^{-1} that were tested, the ones allowing for the highest average reliability were $\alpha = .2$ or $\alpha = .3$, with $\omega = 1$, $\alpha = .3$ allowing for a mean regression coefficient closer to one.

3.3 | Consequences of an increase of the number of generations traced back in the pedigree

For the study on the impact of the number of generations traced back in the pedigree of phenotyped animals in SSGBLUP, ω was set to 1 and α to .05. The number of generations traced back had a low effect on the accuracy of the evaluation, leading to a slight increase in average

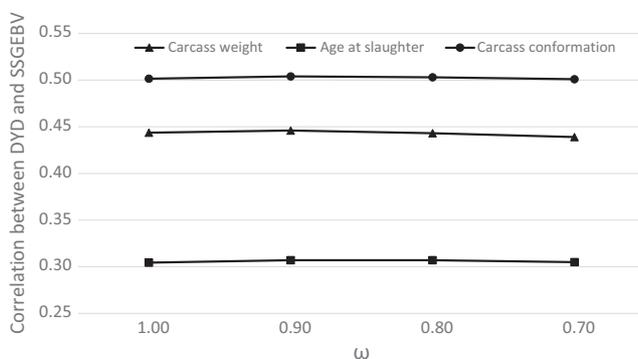


FIGURE 1 Correlation between progeny pre-adjusted performances (DYD) and single-step genomic estimated breeding values (SSGEBV) depending on the scaling factor ω of the H matrix in the Montbeliarde breed

accuracy when moving from two to three generations traced back then to a slight decrease with each additional generation (Figure 5). The number of generations traced

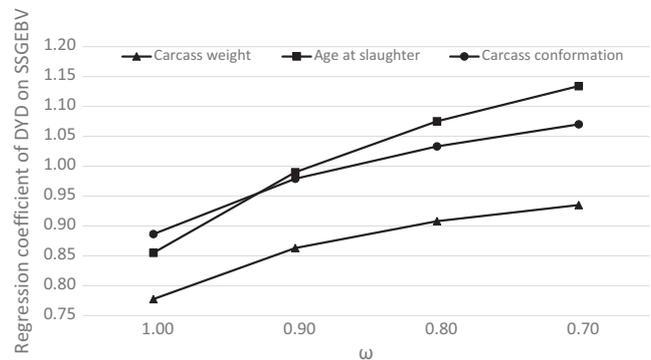


FIGURE 2 Regression coefficient of progeny pre-adjusted performances (DYD) on single-step genomic estimated breeding values (SSGEBV) depending on the scaling factor ω of the H matrix in the Montbeliarde breed

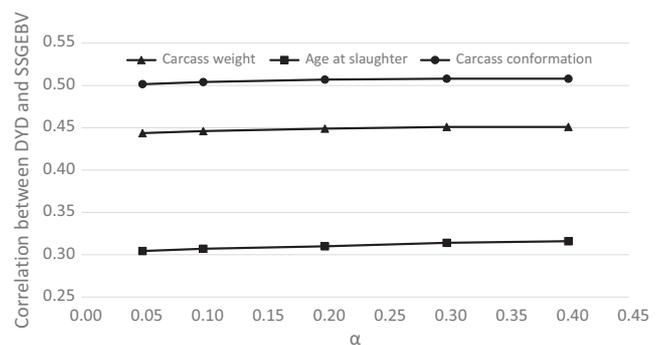


FIGURE 3 Correlation between progeny pre-adjusted performances (DYD) and single-step genomic estimated breeding values (SSGEBV) depending on α , the weight of polygenic information in the genomic relationship of the H matrix in the Montbeliarde breed

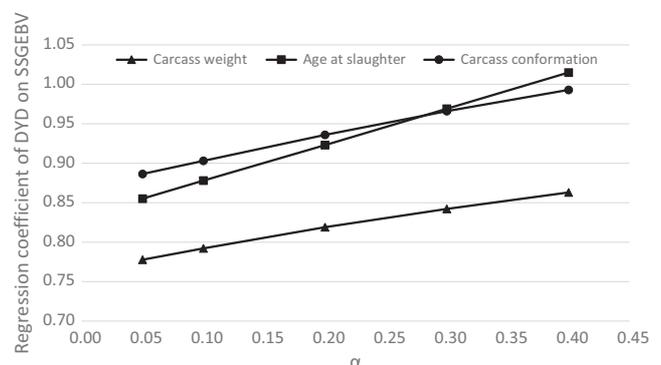


FIGURE 4 Regression coefficient of progeny pre-adjusted performances (DYD) on single-step genomic estimated breeding values (SSGEBV) depending on α , the weight of polygenic information in the genomic relationship of the H matrix in the Montbeliarde breed

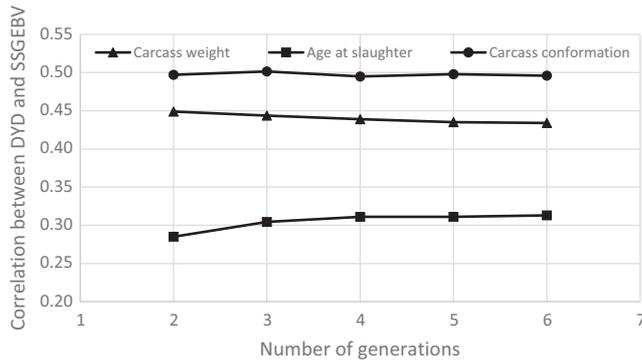


FIGURE 5 Correlations between progeny pre-adjusted performances (DYD) and single-step genomic estimated breeding values (SSGEBV) when tracing back in the pedigree more generations in the Montbeliarde breed

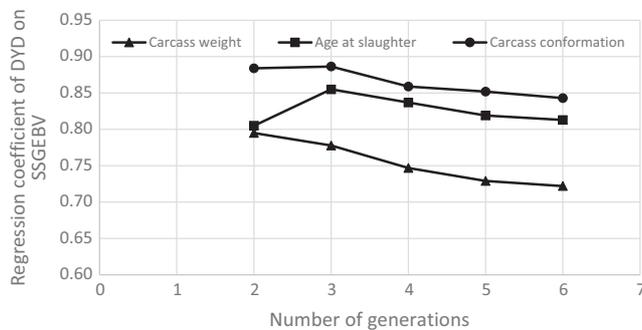


FIGURE 6 Regression coefficient of progeny pre-adjusted performances (DYD) on single-step genomic estimated breeding values (SSGEBV) when tracing back in the pedigree more generations in the Montbeliarde breed

back also had a low effect on the mean bias, with the same trend: tracing three generations back rather than two led to a slightly lower average risk of bias but then the bias increased with the number of generations (Figure 6). Hence, the optimal number of generations traced back when performing a SSGBLUP evaluation was three for our data set.

4 | DISCUSSION

We found that for both breeds considered, all genomic methods were more accurate than BLUP for the evaluation of CW and CC, but only SSGBLUP achieved higher accuracy and lower bias for AS. Few studies have assessed the potential of genomic evaluation methods compared with polygenic evaluation methods for meat traits in cattle, as they are traits of interest mainly for beef breeds, in which genomic selection is not as developed as in dairy breeds. Most of these studies also found that genomic evaluation methods do not perform necessarily better than polygenic

methods for all traits, although for some of them, genomic evaluations led to substantial gains in accuracy (e.g., Gunia et al., 2014; Lourenco et al., 2015; Saatchi, Schnabel, Rolf, Taylor, & Garrick, 2012). The difference of bias between genomic and polygenic evaluations was also found to be very trait dependent (Gunia et al., 2014).

For all traits in both breeds, SSGBLUP performed better than BLUP in terms of accuracy and control of bias. It had accuracies similar to those of two-step methods for CW and CC in both breeds but led to substantially higher accuracies and smaller bias for AS in both breeds. Hence, for the traits considered, SSGBLUP was the best evaluation method. Similar results were observed by other authors. For example, on milk production traits of Israeli Holstein, with validation and training populations of size similar to ours, Lourenco et al. (2014) found SSGBLUP to be consistently more accurate than a polygenic evaluation, but to be slightly less accurate than two-step genomic methods for milk yield. They also found trait-dependent bias, with SSGBLUP sometimes strongly biased, even when including a scaling factor for A_{22} . On milk production and functional traits in Nordic Holstein, Gao et al. (2012) found SSGBLUP to be generally slightly more accurate than GBLUP, except for some traits on which SSGBLUP performed much better, particularly for longevity. On milk production traits and mastitis in Nordic Red Dairy Cattle, Koivula, Strandén, Su, and Mäntysaari (2012) found SSGBLUP to be at least as accurate as two-step genomic methods for the evaluation of milk production traits but to be sometimes slightly less accurate for the particular evaluation of mastitis, depending on the (co)variance components estimates.

Single-step GBLUP outperformed two-step genomic methods in terms of both accuracy and bias for AS. This might be due to the fact that AS is the trait showing the highest genetic trend among the three traits studied in both breeds (results not shown). This trend can be explained by a high correlated response on precocity (e.g., age at first AI of heifers, with a genetic decrease of 3 months over 10 years; Vallee and Minery, personal communication) as a result of selection on production traits in dairy breeds. Carcass traits were analysed independently from production and fertility traits so DYD on AS for genotyped sires did not reflect the existing trend on AS. The resulting bias in genomic evaluation is more moderate with SSGBLUP because the evolution of the AS performances of the whole population is considered. On the opposite, CW and CC show almost no genetic trend over the years and for those traits GBLUP and BayesC π had somewhat equivalent accuracies and bias as SSGBLUP.

Accuracy was more robust to changes in SSGBLUP parameters than regression coefficients. The larger the importance given to polygenic information (either by

decreasing ω to increase the importance of pedigree relationships or by changing α to increase the proportion of genetic variance explained by a residual polygenic effect), the higher and closer to one were the regression coefficients used to assess bias. Similar trends were observed elsewhere. In US Holstein, Tsuruta, Misztal, Aguilar, and Lawlor (2011) concluded that decreasing ω to .7 or .5 led to the maximum reduction of bias without decreasing much the accuracy. In Nordic Holstein, Gao et al. (2012) found that increasing α had a small impact (but more important than in our study) on accuracy, with an optimum α value equal to .15 or .20. They also reported that increasing α led to a reduction of bias. In Nordic Red Dairy cattle, on test-day data, Koivula, Strandén, Pösö, Aamand, and Mäntysaari (2015) tried various settings for the SSGBLUP relationship matrix and also found accuracies to be more robust to setting changes than regression coefficients, with an optimal α value of .20. They achieved better accuracies and regression coefficients by using scaling factors for genomic and pedigree relationship than by varying α . They used a scaling factor for genomic relationship (reducing the importance of genomic relationships), which we did not try here. These studies agree on the fact that adjusting the weight of pedigree information creates smaller bias, and sometimes small gains in accuracy. However, optimums differed from one study to another and from one trait to another. Most often, the accuracy was the criterion favoured: authors chose the parameter granting the highest average accuracy and then, with no or very small losses of accuracy, the best opportunity to reduce bias. This is also the approach we followed. These results indicate that before developing a SSGBLUP evaluation, a step of fine-tuning of the relationship matrix is very important, and that the optimal value is population and trait specific. In our case, we found that running a BayesC π with a residual polygenic effect explaining part of the genetic variance seemed to provide a good predictor of the optimal α parameter (weight of pedigree information in the G^* matrix, reflecting the percentage of genetic variance not explained by SNP): optimal BayesC π runs converged to a polygenic effect explaining 25%–32% of the polygenic variance, when the optimal α value was of .30.

GBLUP₀, GBLUP_{poly} and BayesC π had the highest correlations between their EBVs and a larger number of top animals in common, confirming the fact that those genomic methods performed very similarly. SSGBLUP showed small differences with two-step genomic methods but closer results to BLUP, which is consistent with the fact that this method uses the same pedigree and phenotypic information as in BLUP for all non-genotyped animals. Mean genetic level was similar when using any two-step genomic method to select the top third candidates and selection with SSGBLUP led to only small differences.

Hence, even if the top animals selected are not all in common and are not ranked the same way, the impact of the genomic approach chosen is low on the mean genetic level of selected candidates.

Results were similar for the two breeds considered. On the particular case of carcass traits, the Montbeliarde and Normande showed an intermediate situation between beef and dairy cattle in terms of population structure and genotyping. These two breeds are mainly conducted as dairy breeds as far as genetic selection is concerned and sires are typically all genotyped AI sires. As a consequence, little information is lost for genomic evaluation when gathering all information in the form of DYD, as most slaughtered young bulls have a genotyped sire. However, some sires have a relatively small number of young bull offspring with records for carcass traits. DYD have extremely variable accuracies: in both breeds, around 20% of validation sires have fewer than 15 recorded sons. Finally, the amount of data and of genotypes is relatively small compared with what can be found on dairy production traits. These observations make carcass traits of young bulls particularly fit for the use of a SSGBLUP approach, as SSGBLUP in its original form (Christensen & Lund, 2010 and Misztal et al., 2009) is not yet performed on very large number of genotyped animals (Legarra, Christensen, Aguilar, & Misztal, 2014). However, some recent developments propose potential ways of dealing with huge numbers of genotyped animals in SSGBLUP approaches (Misztal, 2016).

Beyond its satisfactory accuracy for genotyped animals, the SSGBLUP approach is also expected to allow for a gain in accuracy compared with BLUP for non-genotyped animals, as they benefit from the genomic information of their genotyped relatives (Legarra, Christensen, Aguilar, & Misztal, 2014). This was not considered in the present study, but could be done by considering a validation population of non-genotyped animals (as in Christensen et al., 2012).

5 | CONCLUSION

Carcass traits of young bulls (CW, AS and CC) are better evaluated using a single-step approach than GBLUP (with or without a polygenic component) or BayesC π , mainly due to a higher accuracy and a lower bias in the evaluation of AS. There are many ways to set up the single-step relationship matrix H . In our study, changes in parameters of this matrix mainly influenced the bias but had a low effect on the accuracy of the evaluation. Including a residual polygenic component explaining 30% of the total genetic variance in the genomic relationship matrix G^* for the genotyped animals led to the highest accuracy and the lowest bias.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors would like to acknowledge NORMABEV for granting them access to slaughter data and Apis-Gene for financial support. This study was conducted in the Mixed Technology Unit “Gestion Génétique et Génomique des populations bovines”.

REFERENCES

- Aguilar, I., Misztal, I., Johnson, D. L., Legarra, A., Tsuruta, S., & Lawlor, T. J. (2010). A unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *Journal of Dairy Science*, *93*, 743–752.
- Association nationale INTER-professionnelle du BEtail et des Viandes (2015). Retrieved from <http://www.interbev.fr/interbev/historique/normabev/>. Accessed on 12 August 2015.
- Cartier, P., & Moevi, I. (2007). *Le point sur... La qualité des carcasses et des viandes de gros bovins*. Retrieved from http://www.agrireseau.qc.ca/bovinsboucherie/documents/qualite_carcasse_via_nde_bovin_2008%20%20p.pdf. Accessed on 12 October 2015.
- Christensen, O. F., & Lund, M. S. (2010). Genomic prediction when some animals are not genotyped. *Genetics Selection Evolution*, *42*, 2.
- Christensen, O. F., Madsen, P., Nielsen, B., Ostensen, T., & Su, G. (2012). Single-step methods for genomic evaluation in pigs. *Animal*, *6*, 1565–71.
- Croué, I., Fouilloux, M. N., Saintilan, R., & Ducrocq, V. (2016). Carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle: genetic parameters and genetic correlations with veal calf, type and production traits. *Animal*, 1–9. doi: 10.1017/S1751731116002184
- Gao, H., Christensen, O. F., Madsen, P., Nielsen, U. S., Zhang, Y., Lund, M. S., & Su, G. (2012). Comparison on genomic predictions using three GBLUP methods and two single-step blending methods in the Nordic Holstein population. *Genetics Selection Evolution*, *44*, 8.
- Gunia, M., Saintilan, R., Venot, E., Hozé, C., Fouilloux, M. N., & Phocas, F. (2014). Genomic prediction in French Charolais beef cattle using high-density single nucleotide polymorphism markers. *Journal of Animal Science*, *92*, 3258–3269.
- Habier, D., Fernando, R. L., Kizilkaya, K., & Garrick, D. J. (2011). Extension of the Bayesian alphabet for genomic selection. *BMC Bioinformatics*, *12*, 186.
- Institut de l’Elevage (2015a) *Breeding values (BV) of Montbeliarde sires for dairy, functional and type traits*. Retrieved from http://idele.fr/fileadmin/medias/Documents/INTRO_MO_152_va.pdf. Accessed on 26 August 2015.
- Institut de l’Elevage (2015b) *Breeding values (BV) of Normand sires for dairy, functional and type traits*. Retrieved from http://idele.fr/fileadmin/medias/Documents/INTRO_NO_152_va.pdf. Accessed on 26 August 2015.
- Koivula, M., Strandén, I., Pösö, J., Aamand, G. P., & Mäntysaari, E. A. (2015). Single-step genomic evaluation using multitrait random regression model and test-day data. *Journal of Dairy Science*, *98*, 2775–84.
- Koivula, M., Strandén, I., Su, G., & Mäntysaari, E. A. (2012). Different methods to calculate genomic predictions—comparisons of BLUP at the single nucleotide polymorphism level (SNP-BLUP), BLUP at the individual level (G-BLUP), and the one-step approach (H-BLUP). *Journal of Dairy Science*, *95*, 4065–4073.
- Legarra, A., Christensen, O. F., Aguilar, I., & Misztal, I. (2014). Single Step, a general approach for genomic selection. *Livestock Science*, *166*, 54–65.
- Legarra, A., Ricard, A., & Filangi, O. (2014) *GS3 Genomic selection – Gibbs sampling – Gauss Seidel (and BayesCπ)*. Retrieved from <http://snp.toulouse.inra.fr/~alegarra/>. Accessed on 05 August 2015.
- Lourenco, D. A., Misztal, I., Tsuruta, S., Aguilar, I., Ezra, E., Ron, M., ... Weller, J. I. (2014). Methods for genomic evaluation of a relatively small genotyped dairy population and effect of genotyped cow information in multiparity analyses. *Journal of Dairy Science*, *97*, 1742–1752.
- Lourenco, D. A., Tsuruta, S., Fragomeni, B. O., Masuda, Y., Aguilar, I., Legarra, A., ... Misztal, I. (2015). Genetic evaluation using single-step genomic best linear unbiased predictor in American Angus. *Journal of Animal Science*, *93*, 2653–2662.
- Misztal, I. (2008). Reliable computing in estimation of variance components. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *125*, 363–370.
- Misztal, I. (2016). Inexpensive computation of the inverse of the genomic relationship matrix in populations with small effective population size. *Genetics*, *202*, 401–409.
- Misztal, I., Aguilar, I., Legarra, A., & Lawlor, T. J. (2010). Choice of parameters for single-step genomic evaluation for type. *Journal of Dairy Science*, *93*, 533–533.
- Misztal, I., Legarra, A., & Aguilar, I. (2009). Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *Journal of Dairy Science*, *92*, 4648–4655.
- Patry, C., & Ducrocq, V. (2011). Evidence of biases in genetic evaluations due to genomic preselection in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, *94*, 1011–1020.
- Saatchi, M., Schnabel, R. D., Rolf, M. M., Taylor, J. F., & Garrick, D. J. (2012). Accuracy of direct genomic breeding values for nationally evaluated traits in US Limousin and Simmental beef cattle. *Genetics Selection Evolution*, *44*, 38.
- Schaeffer, L. R. (2006). Strategy for applying genome-wide selection in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, *123*, 218–223.
- Tsuruta, S., Misztal, I., Aguilar, I., & Lawlor, T. J. (2011). Multiple-trait genomic evaluation of linear type traits using genomic and phenotypic data in US Holsteins. *Journal of Dairy Science*, *94*, 4198–4204.
- VanRaden, P. M. (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *Journal of Dairy Science*, *91*, 4414–4423.

How to cite this article: Croué I, Ducrocq V.

Genomic and single-step evaluations of carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle. *J Anim Breed Genet.* 2017;134:300–307. <https://doi.org/10.1111/jbg.12261>

2. Discussion

L'étude concernant le choix de la méthode d'évaluation génomique la plus appropriée pour l'évaluation des caractères de carcasse des jeunes bovins et l'exploration de l'approche Single-Step a permis de montrer l'intérêt de cette dernière pour l'évaluation des caractères concernés. Le SSGBLUP permet l'obtention d'une précision et d'un contrôle du biais équivalents aux autres méthodes génomiques testées (GBLUP et BayesC π) pour le poids et la conformation de carcasse et de meilleurs résultats pour ces deux critères sur l'âge à l'abattage. Cette étude met également en avant l'importance d'un paramétrage adéquat de la matrice de parenté du SSGBLUP pour chaque population et chaque groupe de caractères.

Dans cette étude, nous avons utilisé une population de validation représentant 20% des taureaux génotypés pères de jeunes bovins, ce qui représentait assez peu d'animaux (185 en race Normande, 225 en race Montbéliarde). Les corrélations servant d'estimations de la précision des évaluations ont donc été réalisées sur un petit échantillon et sont donc peu précises. Nous avons utilisé une technique de bootstrap (Efron, 1979 ; Efron et Tibshinari, 1986), qui consiste en un échantillonnage aléatoire avec remise des animaux de la population de validation, afin d'estimer les erreurs d'estimation des corrélations. Cette étape nous a permis de relativiser les différences de précision apparentes entre les approches testées, notamment en réalisant que les différences entre méthodes étaient négligeables pour le poids et la conformation de carcasse. Cette technique du bootstrap présente un intérêt certain quand le jeu de données utilisé pour une étude de validation est de petite taille.

Nous avons également réalisé d'autres essais, qui n'ont pas trouvé leur place dans l'article. Nous avons par exemple considéré une population de validation différente, en incluant les jeunes bovins génotypés dans la population de référence et en considérant les plus jeunes d'entre eux (et non plus les plus jeunes pères) comme notre population de validation. Les résultats obtenus semblaient peu cohérents, laissant supposer que les performances corrigées des jeunes bovins n'étaient pas assez fiables.

Parmi les essais de paramétrage de la matrice de parenté Single-Step \mathbf{H} , nous nous sommes intéressés à l'effet de la mise sur la même échelle de la matrice de parenté génomique \mathbf{G} et de la matrice de parenté généalogique des animaux génotypés \mathbf{A}_{22} . Cette mise sur la même échelle est nécessaire pour éviter l'existence d'un biais lors de la construction de la matrice de parenté \mathbf{H} , simplement due à une différence de niveau moyen d'apparentement des deux matrices de parenté

pour les animaux génotypés. Nous avons donc considéré plusieurs possibilités : 1. ne pas modifier \mathbf{G} , 2. rendre la moyenne des éléments diagonaux de \mathbf{G} égale à celle de \mathbf{A}_{22} , 3. rendre la moyenne des éléments diagonaux de \mathbf{G} égale à celle de \mathbf{A}_{22} et la moyenne des éléments non diagonaux de \mathbf{G} égale à celle de \mathbf{A}_{22} et 4. rendre la moyenne de l'ensemble des éléments de \mathbf{G} égale à celle de \mathbf{A}_{22} . Les précisions et biais obtenus avec ces différents essais étaient dans l'ensemble assez proches, l'option égalant la moyenne des éléments diagonaux d'une part et la moyenne des éléments non diagonaux d'autre part donnant les meilleurs résultats. C'est celle que nous avons utilisée dans l'article.

Les GBLUP analysant des DYD issus d'un BLUP multicaractères (version présentée dans l'article) ou bien issus d'un BLUP unicaractère, ne montrent pas de différence notable au niveau des résultats de l'étude de validation ou des valeurs génétiques estimées (corrélations entre les valeurs génétiques estimées pour les individus génotypés supérieures à 0,99 pour les trois caractères race Montbéliarde). Le SSGBLUP a été utilisé dans une analyse multicaractères (version présentée dans l'article) ou unicaractère sans, de nouveau, de différence marquée au niveau des résultats de l'étude de validation (différence maximale de précision : 0,01), mais les valeurs génétiques estimées pour l'âge à l'abattage s'en trouvaient légèrement modifiées (corrélations entre les valeurs génétiques estimées pour les individus génotypés : 0,93 en race Montbéliarde).

Cette partie de la thèse, anticipée comme une rapide étude de validation, a finalement donné lieu à un approfondissement des possibilités offertes par l'adaptation de la matrice de parenté du Single-Step. Ces possibilités ne sont malheureusement pas sous-tendues par une méthodologie bien définie et s'apparentent plutôt à un tâtonnement visant à donner plus ou moins de poids à l'information généalogique par rapport à l'information génomique jusqu'à l'obtention de résultats plus satisfaisants, sans qu'une logique particulière détermine de façon certaine le choix final (Tsuruta *et al.*, 2011, Gao *et al.*, 2012, Koivula *et al.*, 2015, par exemple). Cette façon de renforcer la précision et le contrôle du biais de l'évaluation Single-Step n'est donc pas très satisfaisante. Après l'acceptation de l'article, nous avons appris que le logiciel utilisé pour réaliser l'évaluation Single-Step (BLUPF90, Misztal, 2008) prenait en compte la consanguinité entre les animaux dans la matrice de parenté des animaux génotypés (\mathbf{A}_{22}) alors qu'il ne l'intégrait pas dans la matrice de parenté de l'ensemble de la population (\mathbf{A}), créant un décalage qui causait semble-t-il une baisse de précision et une augmentation du biais lorsqu'on remontait plus de générations dans le pédigrée (Misztal *et al.*, 2017). Il était attendu qu'une correction de ce problème

permettrait de s'affranchir de la nécessité de paramétrer la matrice et nous avons donc réalisé de nouveaux essais à partir d'une version corrigée du logiciel. Nous n'avons alors effectivement plus observé de dégradation de la précision et d'augmentation du biais avec l'augmentation du nombre de générations remontées dans le pédigrée (figure 12). Malgré tout, une pondération adéquate des matrices G et A_{22} permettait toujours des réductions importantes du biais, lorsque les généalogies étaient remontées sur trois générations. La gestion optimale de ces pondérations est l'un des développements méthodologiques de l'approche SSGBLUP restant à réaliser au niveau international.

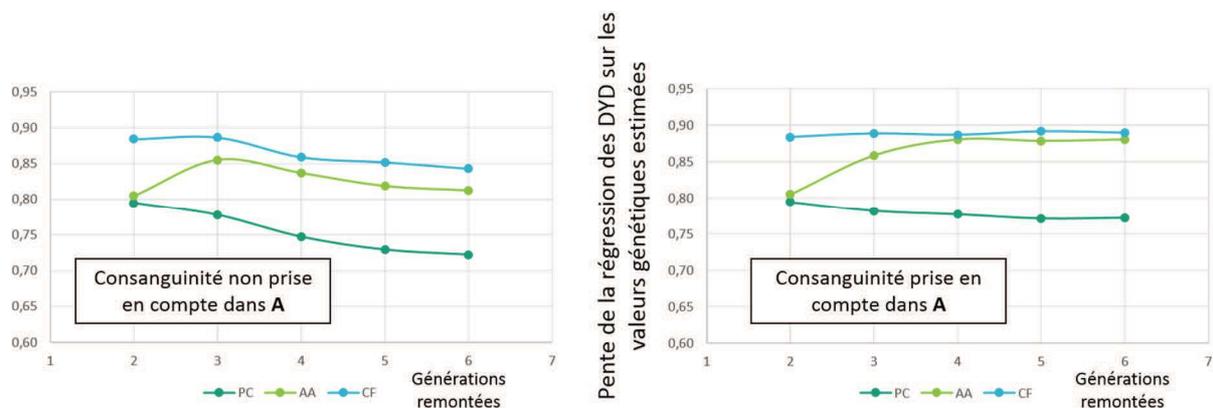


Figure 12. Evolution de la pente de la régression des DYD sur les valeurs génétiques estimées, selon le nombre de générations remontées, en prenant en compte la consanguinité dans la matrice parenté généalogique ou non, en race Montbéliarde. PC : poids de carcasse, AA : âge à l'abattage, CF : conformation de carcasse.

Comme cela a été présenté dans le chapitre I, la méthode d'évaluation SSGBLUP offre un intérêt certain et peut donner de meilleurs résultats que les méthodes d'évaluation génomique en deux étapes, mais elle mérite encore des développements adéquats avant de pouvoir aisément être utilisée en routine.

E. Conclusions

Ces deux études ont été largement valorisées : en plus des deux articles présentés, elles ont fait l'objet d'un poster (en 2015) et d'une présentation élargie au développement de l'évaluation pour les caractères de carcasse des veaux de boucherie (en 2016) aux Rencontres autour de la Recherche sur les Ruminants (3R), d'une présentation également élargie à l'étude sur les caractères de carcasse des veaux de boucherie au congrès Interbull de 2016 (Croué *et al.*, 2016), d'un poster aux Prairiales (rencontres entre éleveurs de Normandie) de 2015, de présentations

aux congrès de l'EAAP (European Association for Animal Productions) de 2015 et 2016, à une réunion Eurogenetics de 2016 et de diverses présentations au sein de l'UMT 3G ou auprès de professionnels. Ces études ont donc été valorisées à des niveaux techniques variés, reflétant bien leur caractère appliqué. Elles visaient d'une part à répondre à certaines questions scientifiques (paramètres génétiques, corrélations génétiques avec d'autres caractères, choix de la méthode génomique) et d'autre part à la mise en place d'évaluations génétiques en routine à des fins de sélection.

Les évaluations polygéniques et génomiques pour ces caractères sont maintenant officielles et à disposition des éleveurs comme des organismes de la sélection. Pour des raisons d'homogénéité avec les autres évaluations officielles, de rapidité de mise en place et pour éviter d'éventuels blocages dus à une grande taille de population au fur et à mesure de l'augmentation des volumes de données, la méthode de sélection génomique choisie à court terme a finalement été l'une des méthodes utilisées en routine par ailleurs (GBLUP). Un peu moins satisfaisante que le SSGBLUP en termes de précision et biais, elle permet néanmoins un classement des individus très proche de celui obtenu en Single-Step. Comme explicité plus tôt, le développement d'une évaluation génétique revient à la recherche d'un optimum entre adaptation du modèle et de la méthode et utilité pratique.

Enfin, ces caractères sont en cours d'intégration dans les objectifs de sélection des races concernées. En race Normande, notamment, le renouvellement de l'ISU (Indice de Synthèse UPRA) est en cours, les études visant à déterminer les poids relatifs des différents caractères sont terminées et il est envisagé d'accorder environ un sixième du poids total aux caractères de production de viande (carcasses de jeunes bovins et de veaux de boucherie) (Roxane Vallée, communication personnelle). Ce nouvel indice de synthèse devrait être utilisé officiellement en avril 2018.

II. Une étude plus délicate : l'évaluation des caractères de résistance aux lésions podales en race Holstein

La race Holstein est la première pour laquelle nous avons suffisamment de données pour commencer à développer un modèle d'évaluation génétique sur les lésions podales. Par la suite, ces résultats seront étendus aux races Normande et Montbéliarde.

A. Les enjeux de cette évaluation

1. Enjeux pour la filière

Dans un contexte général d'augmentation de l'attention portée au bien-être animal, tant au sein des élevages que par les consommateurs, l'amélioration de la résistance aux maladies est un enjeu majeur. Les lésions podales et les boiteries représentent des problèmes importants en élevages laitiers. Ils sont en effet classés au troisième rang des problèmes de santé dans ces élevages, après les problèmes de santé de la mamelle et de reproduction, en termes de coûts économiques et d'occurrence (Enting *et al.*, 1997). Leur coût s'explique par plusieurs facteurs : les coûts de traitement qu'ils occasionnent, bien entendu, mais également leurs conséquences : une diminution de la production laitière et une perte due au lait jeté en cas d'utilisation d'antibiotiques, une augmentation des intervalles entre vêlages et des réformes anticipées (Charfeddine et Pérez-Cabal, 2017, Bruijn *et al.*, 2010).

En France, le projet PARABOV, soutenu par FGE (FGE, 2012) a été mis en place en 2011 et 2012, afin d'harmoniser la collecte et l'enregistrement des données de parage. Ces données sont des informations remontées par des pédicures, ou pareurs, (personnes réalisant la taille et le soin des onglons des bovins), sur l'existence de lésions podales ou de boiteries. Il visait également à permettre le développement d'évaluations génétiques sur la base des données collectées et améliorer le conseil aux éleveurs relatif à ces problèmes. Ce programme a mis en évidence que 77% des 12 458 vaches observées, toutes races confondues, étaient porteuses d'au moins une lésion (Idele, 2013) : la situation française nécessite donc qu'on s'intéresse aux lésions podales. Ces dernières posent problème au-delà de leur occurrence importante : bien souvent, elles sont difficilement détectables par les éleveurs car elles ne causent pas nécessairement une boiterie et nécessitent que les pieds de l'animal soient soulevés pour être observées (Relun, 2011) et leurs conséquences économiques réelles sont méconnues des éleveurs. Ces lésions ne peuvent d'ailleurs généralement pas être soignées par les éleveurs seuls, certains actes de soin nécessitant un travail de pédicure. Ainsi, la difficulté de leur reconnaissance et la méconnaissance de leurs

effets entraînant un faible engouement pour les traitements préventifs, ces lésions ne sont pas forcément bien gérées et elles ont le temps de se développer en problèmes plus marqués. Elles représentent un enjeu majeur de santé animale.

La collecte de données par des pareurs en vue de l'évaluation génétique ne représente pas de coût supplémentaire pour les éleveurs, au-delà du coût du parage. La mise en place de projets visant à organiser cette collecte de données en parallèle d'une amélioration du conseil en élevages devrait encourager des parages plus réguliers : ces parages permettent non seulement de traiter les lésions, mais également aux éleveurs de disposer d'un suivi plus détaillé de leurs animaux, d'éviter les lésions les plus graves si elles sont traitées à temps (et donc de diminuer les risques de coûts importants, pour traitement ou réforme, même si des parages préventifs représentent des coûts réguliers), de diminuer globalement l'occurrence des lésions et donc les pertes économiques qui leur sont dues et, à terme, de disposer de valeurs génétiques pour la résistance aux lésions podales de leurs animaux.

Cependant, si la sélection génétique a très certainement son rôle à jouer dans l'amélioration de la situation française en santé des pieds, la part génétique de la santé des pieds reste très limitée comparée à la part environnementale. L'ensemble des études réalisées visant à développer une évaluation pour les caractères de résistance aux lésions podales rapporte des héritabilités faibles (Gernand *et al.*, 2013, ; Machioldi *et al.*, 2017 ; Van der Linde *et al.*, 2010 ; Johansson *et al.*, 2011 ; Van der Spek *et al.*, 2013) et les problèmes de santé des pieds sont largement dépendants de l'environnement d'élevage (Johansson, 2012). Les facteurs de risque en élevage sont nombreux mais leur importance peut être réduite par les éleveurs (INRA, 2014), notamment en améliorant la propreté dans les élevages (Relun, 2011). La sélection génétique offre donc des possibilités d'amélioration sur le long terme, mais elle est loin d'être suffisante à elle seule et de nombreux leviers peuvent être utilisés pour améliorer l'état de santé des pieds en élevage.

A l'inverse de l'évaluation des caractères de carcasse des jeunes bovins, la mise en place d'une évaluation sur la résistance aux lésions podales est nettement moins avancée en France : les collectes de données en sont généralement à un stade précoce, peu d'évaluations existent au niveau international pour ces caractères, aucune évaluation officielle n'existe en France : les processus de développement de ces évaluations seront donc a priori plus longs. Qui plus est, contrairement à d'autres caractères pour lesquels la collecte des données peut aisément être automatisée et générer assez rapidement des volumes de données importants, le processus de

collecte des données de lésions podales est long. En effet, il nécessite la formation d'intervenants spécialisés (les pareurs), le développement d'outils informatiques et d'un réseau de collecte. De plus, chaque intervenant peut, au mieux, collecter des informations pour quelques dizaines d'animaux par jour.

2. Enjeux scientifiques

Aujourd'hui, seuls les pays Nordiques (Johansson *et al.*, 2011), les Pays-Bas (Stoop *et al.*, 2010) et la Norvège (Ødegard *et al.*, 2013) disposent d'évaluations génétiques officielles pour les caractères de lésions podales (Heringstad *et al.*, 2017). Des indicateurs pour ces caractères ont été développés en France par Genes Diffusion et des études sont en cours au Canada (Machioldi *et al.*, 2017), en Allemagne (Koenig *et al.*, 2005, Gernand *et al.*, 2013) et en Espagne (Pérez-Cabal et Charfeddine, 2015). Ces caractères sont encore peu connus du point de vue génétique et les modèles utilisés varient.

Une grande diversité existe dans la description des caractères, que ce soit dans la définition même des lésions ou des caractères (note par animal, par pied, regroupement de plusieurs lésions sous une même dénomination, présence de lésion lors d'un parage ou présence d'au moins une occurrence de lésion dans un intervalle de temps donné...). Il n'existe pas de protocole général et chaque pays adapte ses définitions au modèle envisagé *a priori*, aux études réalisées et aux définitions des autres caractères de santé déjà évalués.

L'atlas ICAR des lésions des onglons a vu le jour en 2015 (ICAR, 2015), proposant des descriptions détaillées des lésions, offrant ainsi une base commune pour le recueil des données, même si les définitions des caractères sont relativement libres, afin qu'elles puissent être adaptées à la structure des données. Qui plus est, les équipes développant des évaluations restent libres d'adapter la définition des lésions. Néanmoins, il devrait permettre aux futurs organismes intéressés de démarrer leur collecte de données et leur étude sur des bases solides.

Outre ce flou dû à la grande variété de définitions, de nombreuses questions sont soulevées par les études réalisées : comment gérer le fait 1. que les caractères concernés aient le plus souvent une notation binaire (0/1 ou 1/2), 2. que bien souvent seul un échantillon non exhaustif des animaux est représenté dans les données, 3. qu'un animal juste incorporé au troupeau n'a pas forcément été exposé longtemps aux facteurs de risque, 4. qu'on puisse disposer de plusieurs informations par animal sur un temps court (les évènements de santé peuvent-ils alors vraiment

être considérés comment des occurrences différentes ?)... A l'heure actuelle, il n'existe pas de réponse à ces questions, mais plusieurs pistes sont explorées.

Enfin, les héritabilités supposées étant assez faibles, le développement d'une évaluation génomique pour les caractères de résistance aux lésions podales paraît nécessaire afin de disposer d'index de précision suffisante tôt dans la vie des taureaux, pour que ces caractères puissent vraiment être sélectionnés. Cependant, la collecte de données étant assez récente et représentant des effectifs relativement faibles, il serait difficile de disposer de suffisamment de taureaux bien connus pour constituer une population de référence suffisante. Il faut donc que de nombreuses femelles soient génotypées, afin qu'une population de référence de femelles soit créée. Par ailleurs, les QTL influençant ces caractères sont encore inconnus, s'ils existent, et les identifier permettrait sans doute des gains de précision des évaluations génomiques.

3. *Le projet GENOSANTE*

Le projet FUI (Fonds Unique Interministériel) GENOSANTE (EVOLUTION, nd b), porté par l'entreprise de sélection EVOLUTION, a pour vocation d'améliorer la compétitivité des élevages laitiers de l'entreprise par l'amélioration de la santé animale. A travers le développement de collectes de données appropriées, de conseil en élevage et de sélection génétique, il vise à réduire la fréquence des acétonémies, des problèmes de pieds et de divers autres troubles de santé. Le projet a pour cibles 1. les consommateurs, en proposant des produits issus d'élevages soucieux du bien-être animal et en développant une image plus naturelle de ces produits (moins d'utilisation d'antibiotiques en élevage), 2. les transformateurs en leur proposant des leviers pour mieux répondre aux attentes des consommateurs (et donc en les fidélisant), en leur donnant des moyens de mettre en valeur la filière laitière française et, bien sûr, 3. les éleveurs, auxquels il offre une diminution des coûts de production, de la pénibilité de leur travail, une amélioration de la santé du troupeau et une meilleure prévention des risques. Il représente pour les entreprises de sélection partenaires un enjeu de différenciation par rapport aux autres entreprises de sélection et une diversification de son offre de service auprès de ses adhérents. GENOSANTE regroupe un vaste panel d'acteurs : des professionnels (entreprises de sélection, de conseil en élevage, une laiterie) et des acteurs scientifiques (les membres de l'UMT 3G) et couvre principalement des élevages situés dans l'ouest de la France.

Les données utilisées dans cette partie de la thèse ont été récoltées dans le cadre de ce projet et les résultats produits en font partie. L'évaluation génétique qui sera développée à partir de ces

résultats sera privée, mais les résultats des études pourront être utilisés par l'UMT 3G pour réaliser d'autres évaluations similaires.

B. Les caractères concernés et les données disponibles

La collecte des données de lésions podales est très récente : elle a commencé avec le projet PARABOV en 2011, puis en avril 2014 dans le cadre du projet GENOSANTE. Depuis le projet PARABOV, des sessions de formation des pareurs (salariés des organismes de contrôle de performances ou travailleurs indépendants) sont organisées régulièrement, afin de formaliser autant que possible l'identification des lésions et l'estimation de leur degré de gravité. Au sein de chaque organisme de contrôle de performances, les pareurs sont également formés à l'utilisation d'un logiciel (dont le choix est laissé libre à chaque organisme), permettant l'enregistrement systématique des lésions observées lors des parages. Depuis la mise en place du projet, la remontée des données a été régulière pour l'ensemble des partenaires du projet et les volumes de données concernés croissent chaque année (voir figure 13). Environ 74000 parages ont été recensés en 2016, ce qui a représenté un accroissement des effectifs de plus de 150% par rapport à la fin de l'année 2015. Étant donné que la collecte des données est très récente et réalisée par de nombreux acteurs différents, elle pose encore un certain nombre de problèmes et de nombreux filtres de tri sont nécessaires pour assurer la qualité des données. Les données récoltées étant issues de parages, nous ne disposons d'informations de lésions que pour les vaches parées. Par ailleurs, il existe une grande hétérogénéité dans la collecte de données, liées à des habitudes de parage variées selon les élevages, en termes de pourcentage des animaux parés à chaque visite d'un pareur, de régularité des visites, de réalisation de parages plutôt curatifs ou préventifs...

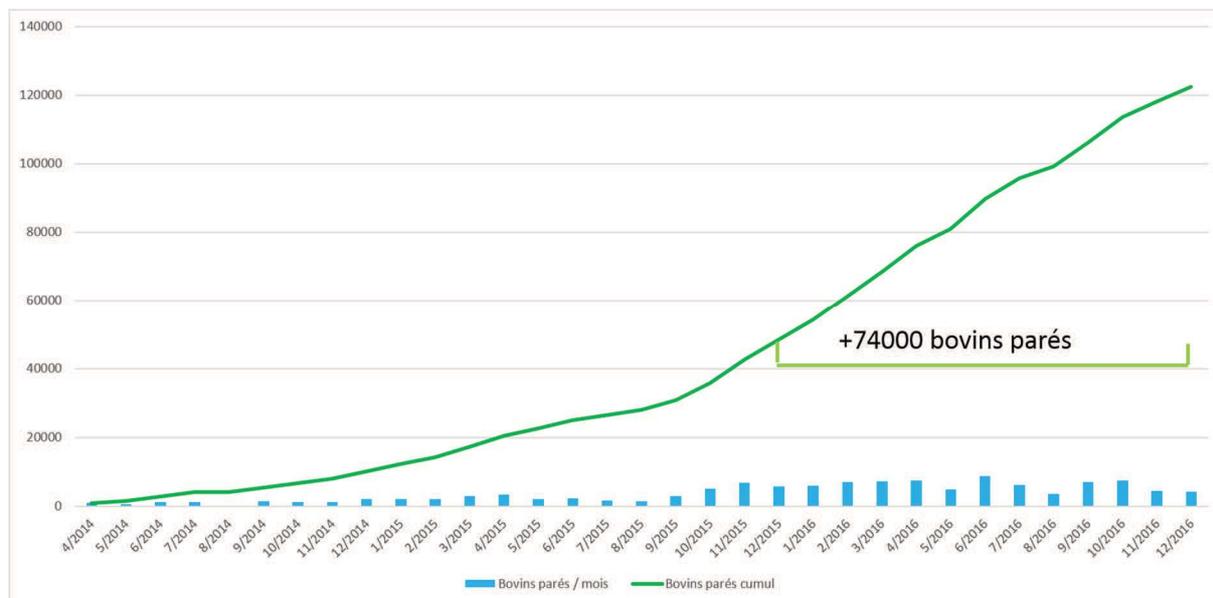


Figure 13. Evolution de la collecte des données GENOSANTE, en nombre total de bovins parés (d'après Gilles Thomas, communication personnelle).

A chaque parage, les pareurs observent le pied à la recherche de lésions, selon la méthode décrite dans le mode opératoire FGE « Enregistrement de données de parage chez les bovins » (voir annexe 1). A l'aide d'un logiciel spécifique, ils notent pour chaque pied les lésions absentes, ainsi que les lésions observées et leur degré de gravité (de 1 à 3, sur une échelle spécifique à chaque lésion, à l'exception de la dermatite digitée, notée de 1 à 4 selon son stade de développement). Pour l'évaluation, nous n'avons considéré qu'une information « présence de la lésion » ou « absence de la lésion », les effectifs pour certaines classes de gravité étant très faibles. Les lésions identifiées sont au nombre de 22, dont 12 devant impérativement être notées par leurs pareurs lorsqu'elles sont observées. Ces 12 lésions correspondent pour la plupart à des lésions définies dans l'atlas ICAR (ICAR, 2015), nous n'avons pas considéré les 10 autres lésions (abcès de la sole, concavité cerclage de la muraille, corne friable, coloration jaune sale de la sole, décollement de la corne du talon, fracture de la corne, fistule au talon de l'onglon interne, panaris, plaie interdigitée, seime cerclée).

Les 12 lésions conservées sont les suivantes. La bleime circonscrite (BLC, photo 1, figure 14) et la bleime diffuse (BLD) sont toutes les deux des colorations rouges à jaunes de la sole, présentes sur l'ensemble de la sole de l'un des onglons dans le cas de BLD ou uniquement en un point précis dans le cas de BLC. Elles sont de petites hémorragies sous la sole, généralement sans gravité pour l'animal, mais BLC peut être un précurseur de l'ulcère de la sole (US). La dermatite digitée (DER, photo 2, figure 14) est une infection de la peau digitée, présentant une érosion et une

ulcération de la peau, douloureuse pour l'animal. Elle est généralement chronique et contagieuse. Le décollement de la sole (DS, photo 3, figure 14) est la division de la sole en plusieurs couches, sans gravité pour l'animal. L'érosion de la corne du talon (ER, photo 4, figure 14) creuse un sillon noir en V au niveau du talon, pouvant aller jusqu'au vif. Elle est très fréquente à un stade peu développé. La limace (LI, photo 5, figure 14) est une prolifération de peau entre les deux onglons, suite à une réaction inflammatoire. La nécrose de la pince (NP, photo 6, figure 14) est l'apparition de tissu nécrosé au niveau de la pince (extrémité des onglons), pouvant atteindre parfois jusqu'à l'os. L'ouverture de ligne blanche (OBL, photo 7, figure 14) est une fissure au niveau de la ligne blanche (démarcation entre la corne de la sole et la corne de la muraille), pouvant atteindre jusqu'au vif. La rotation de l'onglon (RT, photo 8, figure 14) est une rotation interne de l'un des deux onglons. Les seimes longitudinales (SE, photo 9, figure 14) sont des fissures verticales de la muraille. L'ulcère de la sole (photo 10, figure 14) est un trou dans la sole, laissant apparaître de la chair (vive ou nécrosée) duquel peut bourgeonner du tissu, qu'on appelle cerise. La cerise et US au sens strict sont rassemblés dans la lésion US.

Les lésions DER, ER, LI, NP sont des lésions infectieuses (Idele, 2013); BLC et US des lésions mixtes (Idele, 2013), associées souvent à la fourbure (congestion inflammatoire du pied) et au fourchet (inflammation dans la zone interdigitée, pouvant aller jusqu'au talon) (Idele, 2013), le plus souvent rassemblées dans les lésions non infectieuses dans les études d'évaluation génétique (Johansson *et al.*, 2011, Van der Spek *et al.*, 2013). Les lésions BLD, DS, OBL, RT et SE sont des lésions non infectieuses (Idele, 2013). Les lésions podales sont parfois identifiées plutôt comme un groupe de lésions liées à des problèmes d'hygiène (les lésions infectieuses) et les lésions en lien avec l'alimentation et la fourbure (les lésions non-infectieuses) (Johansson *et al.*, 2011, Van der Spek *et al.*, 2013), mais ces répartitions sont sujettes à controverses : l'influence de l'alimentation sur les lésions non-infectieuses n'étant pas universellement admise (Nathalie Bareille, communication personnelle).

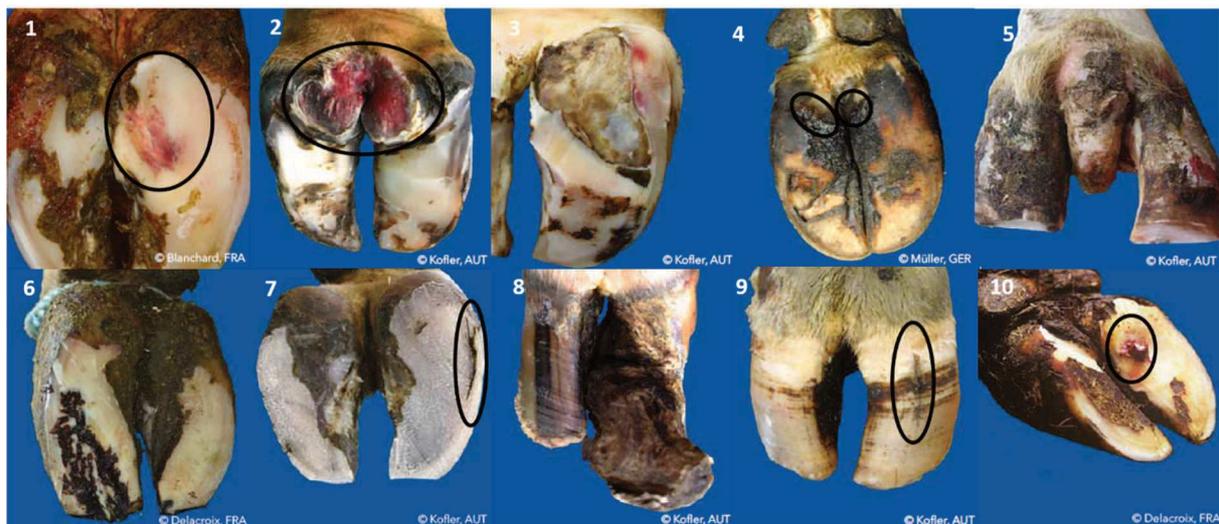


Figure 14. Lésions des pieds des bovins, d'après l'Atlas ICAR 2015 (Atlas ICAR) ; de gauche à droite et de haut en bas : 1. bleime (circonscrite), 2. dermatite digitée, 3. décollement de la sole, 4. érosion de la corne du talon, 5. limace, 6. nécrose de la pince, 7. ouverture de ligne blanche, 8. rotation de l'onglon, 9. seime longitudinale, 10. ulcère de la sole.

Les lésions NP, RT et SE ont des fréquences trop basses (moins de 5%) pour pouvoir être utilisées en sélection (il faut disposer d'un minimum de variabilité pour pouvoir réaliser une sélection génétique sur un caractère). Elles n'ont donc pas été utilisées en tant que caractères (elles sont bien sûr toujours remontées dans la base de données par les pareurs). Le décollement de la sole avait également une faible fréquence, mais cette lésion a une origine suffisamment proche d'OBL pour pouvoir être rassemblée avec cette dernière au sein du même caractère (Gilles Thomas et Christer Bergsten, communications personnelles). A terme, nous avons donc inclus sept caractères de lésions : BLC, BLD, DER, ER, LI, OBL (dont DS), US (dont cerise).

Les génotypes utilisés sont ceux des animaux, mâles et femelles, utilisés en routine dans l'évaluation génomique nationale.

L'évaluation des caractères de résistance aux lésions podales repose donc sur des bases plus complexes que la première évaluation réalisée dans le cadre de cette thèse : la collecte de données en est à ses débuts (on dispose donc de peu de données, potentiellement en partie imprécises), peu d'évaluations officielles sur les caractères concernés existent au niveau international. L'absence d'un consensus établi au sein de ces évaluations nécessite de reprendre les études depuis le début et de nombreuses questions sont toujours sans réponse.

C. L'évaluation polygénique

1. *Etude : Genetic evaluation of claw health traits accounting for potential preselection of cows to be trimmed*



Genetic evaluation of claw health traits accounting for potential preselection of cows to be trimmed

Iola Croué,^{*†1} Freddy Fikse,[‡] Kjell Johansson,[‡] Emma Carlén,[‡] Gilles Thomas,[§] Hélène Leclerc,[†] and Vincent Ducrocq^{*}

^{*}INRA, and

[†]Institut de l'Élevage, UMR1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France

[‡]Växa Sverige, Institutionen för Husdjursgenetik, Swedish University of Agricultural Sciences, Ulls väg 26, 756 51 Uppsala, Sweden

[§]Institut de l'Élevage, Chambre Régionale d'Agriculture de Picardie, 19 bis rue Alexandre Dumas, 80096 Amiens Cedex 3, France

ABSTRACT

Claw lesions are one of the most important health issues in dairy cattle. Although the frequency of claw lesions depends greatly on herd management, the frequency can be lowered through genetic selection. A genetic evaluation could be developed based on trimming records collected by claw trimmers; however, not all cows present in a herd are usually selected by the breeder to be trimmed. The objectives of this study were to investigate the importance of the preselection of cows for trimming, to account for this preselection, and to estimate genetic parameters of claw health traits. The final data set contained 25,511 trimming records of French Holstein cows. Analyzed claw lesion traits were digital dermatitis, heel horn erosion, interdigital hyperplasia, sole hemorrhage circumscribed, sole hemorrhage diffused, sole ulcer, and white line fissure. All traits were analyzed as binary traits in a multitrait linear animal model. Three scenarios were considered: including only trimmed cows in a 7-trait model (scenario 1); or trimmed cows and contemporary cows not trimmed but present at the time of a visit (considering that nontrimmed cows were healthy) in a 7-trait model (scenario 2); or trimmed cows and contemporary cows not trimmed but present at the time of a visit (considering lesion records for trimmed cows only), in an 8-trait model, including a 0/1 trimming status trait (scenario 3). For scenario 3, heritability estimates ranged from 0.02 to 0.09 on the observed scale. Genetic correlations clearly revealed 2 groups of traits (digital dermatitis, heel horn erosion, and interdigital hyperplasia on the one hand, and sole hemorrhage circumscribed, sole hemorrhage diffused, sole ulcer, and white line fissure on the other hand). Heritabilities on

the underlying scale did not vary much depending on the scenario: the effect of the preselection of cows for trimming on the estimation of heritabilities appeared to be negligible. However, including untrimmed cows as healthy caused bias in the estimation of genetic correlations. The use of a trimming status trait to account for preselection appears promising, as it allows consideration of the exhaustive population of cows present at the time a trimmer visited a farm without causing bias in genetic parameters.

Key words: claw lesion, genetic parameter, dairy cattle

INTRODUCTION

Claw lesions are one of the most important health issues in dairy cattle. They are quite frequent: in some studies more than 50% of cows show at least one lesion (e.g., Manske et al., 2002; Van der Linde et al., 2010; Van der Spek et al., 2013). Claw lesions have important consequences, both in terms of animal welfare and profitability of herds (Enting et al., 1997; Van der Waaij et al., 2005; Charfeddine and Pérez-Cabal, 2017). Reducing the prevalence of claw lesions is therefore of major interest in dairy farms. Claw health traits have a low but nonzero heritability, indicating a possibility of improvement through genetic selection, but also that the frequencies of claw disorders can mainly be reduced through proper herd management. Only a few countries have developed a national genetic evaluation for claw health traits (the Netherlands, Stoop et al., 2010; Denmark, Finland, and Sweden, Johansson et al., 2011; with a first evaluation in Sweden in 2006, Eriksson, 2006), and among these countries claw health phenotypes are often available only on a subset of cows: those scored by trimmers when they visit herds. As a consequence, a possible preselection effect of cows for trimming may affect genetic evaluations, particularly when the recording of claw health information is only

Received April 10, 2017.

Accepted July 12, 2017.

¹Corresponding author: iola.croue@idele.fr

recent and hence when the subset of phenotyped cows is small. However, the percentage of trimmed cows usually varies from one herd to another. Selecting only herds with high trimming proportions to ensure that almost all cows have been scored by a trimmer may allow for a reduction of the preselection but might also cause biases (van der Spek et al., 2013) because only herds with a specific herd management would be selected.

The objectives of the present study were to investigate the importance of the preselection of cows for trimming in Holstein herds in France, to compare the ways of accounting for this preselection and to assess their effect on the estimation of genetic parameters of claw health traits.

MATERIALS AND METHODS

Data

The phenotypes used were trimming information recorded from April 2014 to August 2016 on French Holstein cows by professional trimmers who followed the same training. The trimmers visited farms when called by farmers to trim their cows; the data recording itself was free of charge for the farmers. Trimming records from a cow were eliminated if the cow was not of the Holstein breed, was in lactation 4 or higher, had one or both parents unknown, was over 550 DIM at trimming, or was not registered for official milk recording. Only hind claw information was kept because front hooves were not often trimmed and showed fewer lesions than hind hooves. If for a given cow one of the hind claws was not scored, the cow record was eliminated. As most of the cows (84%) had only one trimming information, only the first trimming record of each cow was kept. Records were also eliminated if the trimmer recorded information for less than 5 cows during a given visit.

In some parts of the study nontrimmed cows were also included; these were cows present in the herd when the trimmer came but not scored by the trimmer; the nontrimmed cows were edited using the same rules as the trimmed cows (lactation stage, parity...). As for the trimmed cows, only the first information was kept for nontrimmed cows (i.e., only one observation for the whole productive life, not per lactation), mainly because the number of repeated records was too low for a proper estimation of repeatability. The trimming date associated with nontrimmed cows was the date of the first trimming in the herd on which they were present.

The final data sets contained 25,511 cows when considering trimmed cows only and 57,399 cows when including also nontrimmed cows. The pedigree of the cows was traced back for 4 generations, leading to pedigree files of 85,040 animals when including only trimmed

cows as phenotyped animals and 164,836 animals when including trimmed and nontrimmed cows.

Traits

The lesion traits considered were those defined according to the International Committee for Animal Recording (ICAR) claw health atlas (ICAR, 2015), with minor differences: sole hemorrhage circumscribed (SHC) was only recorded by the trimmers if it was present on the specific spot of the sole where a sole ulcer (SU) usually appears; SU was only recorded by the trimmers if it was present at its usual spot on the sole, whereas it can be recorded on any spot of the sole according to the ICAR atlas; and white line fissure (WLF) was recorded jointly with white line abscess (see Institut de l'Élevage, 2015 for details), whereas WLF are recorded as 2 different lesions in the ICAR atlas. Only traits with a prevalence of at least 5% in the data set were kept in this study: digital dermatitis (DD), heel horn erosion (HHE), interdigital hyperplasia (IH), SHC, sole hemorrhage diffused (SHD), SU, WLF, in which double sole was also included. The traits DD, HHE, and IH can be classified as infectious traits and SHC, SHD, SU, and WLF as noninfectious traits. A cow was given a score of 1 for a lesion if the lesion was observed by the trimmer, 0 if it was not. When nontrimmed cows were considered as healthy for all lesion traits, they were assigned a score of 0 for all lesions.

To assess the effect of the preselection of cows for trimming, a trimming status trait was created (see below). A cow's value for trimming status was 1 if she was trimmed and 0 otherwise.

Statistical Analysis

Genetic parameters for claw health traits were estimated fitting a multitrait linear animal model, using the restricted maximum likelihood methodology with the WOMBAT software (Meyer, 2007). The linear model was

$$y_{ijkl} = \mu + hv_i + p_j + s_k + a_l + \varepsilon_{ijkl},$$

where y_{ijkl} is the observed performance for DD, HHE, IH, SHC, SHD, SU, or WLF; μ is the general mean; hv_i is the herd-date of visit contemporary group; p_j is the parity of the cow; s_k is the lactation stage of the cow (1–50 d, 51–100 d, 101–150 d, 151–200 d, 201–250 d, 251–300 d, 301–350 d, 351–400 d, and 401–550 d); a_l is the animal's additive genetic value treated as a random effect with a variance-covariance matrix proportional

Table 1. Prevalence (%) of claw lesions on the whole population of trimmed cows and in low-trimming (less than 30% of cows trimmed), moderate-trimming (31 to 60%), and high-trimming (more than 60%) herds

Lesion	Whole population	Low-trimming herds	Moderate-trimming herds	High-trimming herds
Digital dermatitis (DD)	29	33	33	26
Heel horn erosion (HHE)	53	42	46	61
Interdigital hyperplasia (IH)	8	10	9	7
Sole hemorrhage circumscribed (SHC)	16	13	14	19
Sole hemorrhage diffused (SHD)	43	33	35	51
Sole ulcer (SU)	7	10	8	6
White line fissure (WLF)	14	14	14	14
At least one lesion	82	77	77	87
Proportion of lame cows	6	14	7	4

to the pedigree-based relationship matrix; and ε_{ijkl} is the random residual.

Investigation of the Effect of Preselection

To investigate the influence of cow preselection for trimming, 3 different scenarios were conducted using the same model: scenario 1 was a 7-trait (one per lesion) analysis of a data set containing trimmed cows only, scenario 2 was a 7-trait (one per lesion) analysis of a data set containing both trimmed and nontrimmed cows, with nontrimmed cows considered healthy for all the lesion traits, scenario 3 was an 8-trait (1 per lesion plus trimming status) analysis of a data set where only trimmed cows had records for the lesion traits. To compare heritability estimates between scenarios independent of disease prevalence, heritabilities were converted to an underlying scale, as described by Dempster and Lerner (1950).

To further investigate the effect of considering nontrimmed cows as healthy for all lesion traits, herds were randomly split into 2 groups. In group 1, only trimmed cows were considered (as in scenario 1); in group 2, nontrimmed cows were included and considered healthy (as in scenario 2). Group 1 included 11,441 cows from 445 herds, and group 2 included 30,603 cows (14,070 of which were trimmed cows) from 502 herds. The same lesions in the herds in groups 1 and 2 were considered as different traits (e.g., DD group 1 and DD group 2) and analyzed jointly in a bivariate analysis to know if considering nontrimmed cows as healthy led to evaluating genetically different traits.

A wide variety of trimming practices (proportions) was detected in the data set: some herds trimmed only a low proportion of their cows (below 10%) and others trimmed almost all their cows (more than 90%). To assess the effect of such heterogeneity, herds were split into 3 groups: low trimming (trimming less than 30% of the cows present), moderate trimming (trimming 31 to 60% of the cows), or high trimming (trimming more than 60% of the cows). The low-trimming group con-

sisted of 21,341 cows (including 4,043 trimmed cows), from 358 herds, the moderate-trimming group 19,653 cows (including 8,312 trimmed) from 325 herds, and the high-trimming group 16,405 cows (including 13,156 trimmed) from 264 herds.

Lesions in low-trimming and high-trimming herds were considered as different traits (e.g., DD low-trimming and DD high-trimming) and analyzed along with trimming status in trivariate analyses.

RESULTS

Prevalences

In the whole population of trimmed cows, 82% of the cows had at least one lesion (Table 1). The HHE and SHD were the most frequent lesions, with prevalences of 53 and 43%, respectively. The least frequent lesion was SU, with a prevalence of 7%. In high-trimming herds, a higher proportion of cows had at least one lesion than in low-trimming herds. Most lesions were more frequent in high-trimming herds than in low-trimming herds, except for DD, IH, and SU.

Genetic Parameters

In scenario 1 (trimmed cows only), heritability estimates were generally low (between 0.02 and 0.08; Table 2); they were the highest for DD and IH and the lowest for SHC and SHD. Genetic correlations varied widely depending on the traits considered, from -0.37 (between SHC and DD) to 0.79 (between SHC and SU). In general, genetic correlations among lesions of the same group were moderate to high and positive (except for the correlation between SHD and WLF, which was close to 0); they ranged from 0.07 to 0.79 among non-infectious traits and from 0.60 to 0.74 among infectious traits. In general, genetic correlations between lesions of the 2 different groups were not significantly different from zero, due to large standard errors; they ranged from -0.37 to 0.20.

Table 2. Genetic parameters in the whole population from scenario 1 (with only trimmed cows)¹

Lesion ²	Infectious trait			Noninfectious trait			
	DD	HHE	IH	SHC	SHD	SU	WLF
DD	0.08 (0.01)	0.66 (0.10)	0.74 (0.06)	-0.37 (0.13)	-0.23 (0.15)	0.06 (0.11)	-0.14 (0.11)
HHE		0.04 (0.01)	0.60 (0.11)	-0.20 (0.17)	-0.19 (0.18)	0.20 (0.13)	-0.07 (0.13)
IH			0.08 (0.01)	-0.16 (0.14)	-0.26 (0.15)	-0.01 (0.11)	-0.07 (0.11)
SHC				0.02 (0.01)	0.54 (0.18)	0.79 (0.12)	0.44 (0.15)
SHD					0.02 (0.01)	0.22 (0.17)	0.07 (0.17)
SU						0.05 (0.01)	0.58 (0.11)
WLF							0.06 (0.01)

¹Heritabilities are on the diagonal, genetic correlations above, SE in parentheses.

²DD = digital dermatitis; HHE = heel horn erosion; IH = interdigital hyperplasia; SHC = sole hemorrhage circumscribed; SHD = sole hemorrhage diffused; SU = sole ulcer; WLF = white line fissure.

When including nontrimmed cows considered as healthy for all lesion traits (scenario 2) in the data set, heritability estimates were lower (0.01 to 0.05, Table 3). Genetic correlations were all identical or higher than those estimated in scenario 1, particularly for correlations between noninfectious traits and infectious traits (+0.15 to +0.74 in scenario 2 compared with scenario 1). The highest difference was observed for the correlation between HHE and SHD.

When including nontrimmed cows in the analysis together with a trimming status and only considering lesion records for trimmed cows (scenario 3), heritabilities of the 7 lesion traits were very similar to those estimated with scenario 1 (slightly higher for infectious traits; Table 4). Trimming status had a low but nonzero heritability. Genetic correlations were in the same range (identical to slightly higher) than those estimated in scenario 1. The highest difference was observed for the correlation between HHE and SHD (+0.22 in scenario 3 compared with scenario 1). The genetic correlations were closer to those obtained with scenario 1 than scenario 2. Genetic correlations between lesion traits and trimming status varied from close to zero to moderate except for HHE, which had a strong genetic correlation

with trimming status. Genetic correlations were higher for infectious than noninfectious traits.

Despite low heritabilities, claw lesion traits showed genetic variability as their coefficients of genetic variation varied from 0.13 (SHD) to 0.95 (IH) and their genetic standard deviations from 0.05 (SHC and SHD) to 0.12 (DD; Table 5).

Genetic Correlations for the Same Trait in Scenario 1 and 2

The genetic correlation between lesions from bivariate analysis of 2 groups of herds, where nontrimmed cows were included and considered healthy in just one group, were close or equal to 1, with the exception of SHD (Table 6). For SHD it was lower (0.74), but with a high standard error (0.32).

Genetic Correlations for the Same Trait in Low-Trimming and High-Trimming Herds

The genetic correlations between lesions analyzed together with trimming status from trivariate analysis of 2 groups of herds, where one group consisted of low-

Table 3. Genetic parameters in the whole population from scenario 2 (with trimmed and nontrimmed cows, nontrimmed cows considered healthy)¹

Lesion ²	Infectious trait			Noninfectious trait			
	DD	HHE	IH	SHC	SHD	SU	WLF
DD	0.05 (0.01)	0.75 (0.06)	0.79 (0.05)	0.10 (0.12)	0.30 (0.12)	0.33 (0.09)	0.04 (0.10)
HHE		0.03 (0.01)	0.67 (0.07)	0.32 (0.12)	0.55 (0.11)	0.46 (0.09)	0.15 (0.11)
IH			0.05 (0.01)	0.15 (0.12)	0.19 (0.12)	0.19 (0.10)	0.08 (0.10)
SHC				0.01 (0.00)	0.67 (0.13)	0.88 (0.08)	0.44 (0.13)
SHD					0.01 (0.00)	0.52 (0.12)	0.17 (0.14)
SU						0.03 (0.00)	0.60 (0.09)
WLF							0.03 (0.01)

¹Heritabilities are on the diagonal, genetic correlations above, SE in parentheses.

²DD = digital dermatitis; HHE = heel horn erosion; IH = interdigital hyperplasia; SHC = sole hemorrhage circumscribed; SHD = sole hemorrhage diffused; SU = sole ulcer; WLF = white line fissure.

Table 4. Genetic parameters in the whole population from scenario 3 [with trimmed and nontrimmed cows, using trimming status (trim)]¹

Lesion ²	Infectious trait			Noninfectious trait				Trim
	DD	HHE	IH	SHC	SHD	SU	WLF	
DD	0.09 (0.01)	0.69 (0.08)	0.76 (0.06)	-0.29 (0.13)	-0.11 (0.14)	0.12 (0.11)	-0.12 (0.11)	0.47 (0.09)
HHE		0.05 (0.01)	0.64 (0.09)	-0.09 (0.16)	0.03 (0.16)	0.28 (0.12)	-0.05 (0.12)	0.77 (0.08)
IH			0.09 (0.01)	-0.08 (0.14)	-0.12 (0.15)	0.05 (0.11)	-0.08 (0.11)	0.48 (0.09)
SHC				0.02 (0.01)	0.55 (0.18)	0.81 (0.12)	0.44 (0.15)	0.23 (0.14)
SHD					0.02 (0.01)	0.31 (0.16)	0.08 (0.16)	0.34 (0.14)
SU						0.05 (0.01)	0.58 (0.10)	0.40 (0.10)
WLF							0.06 (0.01)	0.03 (0.11)
Trim								0.04 (0.01)

¹Heritabilities are on the diagonal, genetic correlations above, SE in parentheses.

²DD = digital dermatitis; HHE = heel horn erosion; IH = interdigital hyperplasia; SHC = sole hemorrhage circumscribed; SHD = sole hemorrhage diffused; SU = sole ulcer; WLF = white line fissure.

trimming herds and the other of high-trimmings herds, were close or equal to 1, with the exception of SHD and DD (Table 7). For SHD and DD, genetic correlations were lower (equal to 0.54 and 0.68, respectively), with SHD showing a large standard error (0.62).

DISCUSSION

Prevalences

Lesion prevalences were quite high, and in the whole population, only 18% of trimmed cows did not show any lesions. Although not unusual, these values were in the high range of what has been reported in similar studies: for Swedish dairy cows, Manske et al. (2002) reported that 63% of the cows showed at least one lesion on hind hooves, with similar prevalences as ours for some of the most severe lesions (DD, SU, and WLF) but much lower for others (hemorrhages, IH). For Dutch dairy cows, van der Waaij et al. (2005) reported that more than 70% of the cows had at least one claw disorder. For Holstein cows, van der Spek et al. (2013) reported that 55% of the cows had at least one claw disorder, with again some lesion prevalences quite similar to ours (for WLF, IH, and SU) and some very

different (combined DD-HHE trait, sole hemorrhages). Cows in our study had more lesions than in most of the other studies, maybe due to a difference in claw trimmer training, lesion definition, or exposure to risk factors. It may also be linked to the quite recent start of data collection: data might not yet be representative of the whole French population.

High-trimming herds had a lower proportion of healthy cows than low-trimming herds. This may indicate that high-trimming herds experience more risk factors for claw lesions and that their high trimming proportion is a necessity. It could also reflect a general poor level of claw health in the population, if these herds practice preventive trimming. Either way, it seems very unlikely that all nontrimmed cows (55% of the population) can safely be considered to be free from any claw lesion. Moreover, this clearly highlights that high-trimming herds are not necessarily representative of the whole population: they can reflect specific managements or environments.

Because high-trimming herds contained fewer trimmed cows without lesions, they generally showed higher lesion prevalences than low-trimming herds, except for DD, IH, and SU. These lesions can develop into more visible disorders (lameness notably) than

Table 5. Genetic SD and coefficients of genetic variation in the whole population from scenario 3 (with trimmed and nontrimmed cows, using trimming status)

Lesion ¹	Genetic SD	Coefficient of genetic variation
DD	0.12	0.41
HHE	0.08	0.15
IH	0.08	0.95
SHC	0.05	0.32
SHD	0.05	0.13
SU	0.06	0.78
WLF	0.08	0.56

¹DD = digital dermatitis; HHE = heel horn erosion; IH = interdigital hyperplasia; SHC = sole hemorrhage circumscribed; SHD = sole hemorrhage diffused; SU = sole ulcer; WLF = white line fissure.

Table 6. Genetic correlations between equivalent lesion traits in scenario 1 (trimmed cows only) and scenario 2 (nontrimmed cows considered healthy), SE in parentheses

Lesion ¹	Genetic correlation
DD	0.93 (0.06)
HHE	0.99 (0.11)
IH	0.99 (0.10)
SHC	0.98 (0.20)
SHD	0.74 (0.32)
SU	1.00 (0.11)
WLF	1.00 (0.10)

¹DD = digital dermatitis; HHE = heel horn erosion; IH = interdigital hyperplasia; SHC = sole hemorrhage circumscribed; SHD = sole hemorrhage diffused; SU = sole ulcer; WLF = white line fissure.

the others (except WLF at severe stages), which could explain their higher prevalences in low-trimming herds: cows with more severe issues are given priority for trimming when only a low proportion of cows are trimmed. This was consistent with the observation that a larger proportion of lame cows was reported in low-trimming than in high-trimming herds.

Preselection of Cows for Trimming

Scenarios 1 and 3 led to almost identical heritability estimates. In contrast, scenario 2 resulted in lower heritability estimates. However, as heritability estimates are frequency-dependent when analyzing binary variables with a linear model, the lower heritability in scenario 2 is related to a lower frequency of claw lesions when considering all nontrimmed cows healthy for all lesions. Heritabilities on the underlying scale, which measure heritabilities independently from frequency, did not vary much between all analyses (results not shown). Thus, the effect of the preselection of cows for trimming on the estimation of heritabilities appeared to be negligible. The results of van der Spek et al. (2013) and Malchiodi et al. (2015) are in agreement with these findings.

In scenario 3, trimming status had a low but nonzero heritability: there is a genetic background for cows to be trimmed. Genetic correlations between lesion traits and trimming status varied widely and were generally moderate: this suggests that jointly evaluating lesion traits and trimming status is beneficial. It also suggests that there is no systematic association between the presence of a lesion and the fact that a cow is trimmed. Van der Spek et al. (2013) also found a low but different from zero (higher than our estimate, on the observed and underlying scale) heritability for trimming status (0.09). Their genetic correlation estimates between lesion traits and trimming status were generally also

moderate. However, they were quite different for some traits (sole hemorrhages mainly), which might be due to differences in lesion definitions and the fact that we used a full multitrait model, with all lesions and trimming status, rather than multiple bivariate models analyzing one lesion trait and trimming status.

Genetic correlations among traits were either identical or slightly higher (mainly between infectious and noninfectious traits) in scenario 3 compared with 1: including contemporary nontrimmed cows using trimming status did not change genetic correlation estimates. In scenario 2, however, genetic correlations among noninfectious traits and among infectious traits were similar to those of scenario 1 but genetic correlations between noninfectious and infectious traits were much higher, leading to no clear distinction between the 2 trait groups. These results were expected as in scenario 2 all nontrimmed cows had the same phenotype (no lesion) for all traits. Hence, considering nontrimmed cows as healthy for the evaluation of claw health traits may have caused a bias in the estimation of genetic correlations. It would be interesting to see similar comparisons on larger data sets. Machioldi et al. (2017) conducted a similar study and did not observe large differences in genetic correlations among lesion traits between scenarios without nontrimmed cows and with nontrimmed cows considered healthy. This difference may partly be due to the fact that they had a higher proportion of trimmed cows (76% of trimmed cows, 44% in our case).

Our results indicate that the influence of the preselection of cows for trimming on the estimation of heritabilities is negligible, in accordance with van der Spek et al. (2013) and Malchiodi et al. (2015). There were, however, some consequences of the inclusion of nontrimmed cows on the estimation of genetic correlations if they were considered healthy for all lesions. Nevertheless, when lesions were considered as different traits in scenario 1 and 2 and analyzed in a bivariate analysis, they showed very high genetic correlations. That is, despite the inclusion of nontrimmed cows as healthy, lesion traits evaluated in scenario 1 or scenario 2 were the same. The inclusion of nontrimmed cows based on the use of a supplementary trimming status trait appeared, in our case, to be an interesting way of dealing with the preselection of cows for trimming. This allows taking into account the preselection information as all cows present on the herd at the date of trimming were considered in the evaluation. It brings information for the evaluation of lesion traits as it has moderate to high genetic correlations with most of them. Furthermore, it does not require any dubious hypothesis and represents a negligible computational cost in a genetic evaluation.

Table 7. Genetic correlations between equivalent lesion traits in low-trimming and high-trimming herds, SE in parentheses

Lesion ¹	Genetic correlation
DD	0.68 (0.14)
HHE	1.00 (0.17)
IH	0.86 (0.12)
SHC	0.96 (0.62)
SHD	0.54 (0.62)
SU	0.99 (0.27)
WLF	0.86 (0.16)

¹DD = digital dermatitis; HHE = heel horn erosion; IH = interdigital hyperplasia; SHC = sole hemorrhage circumscribed; SHD = sole hemorrhage diffused; SU = sole ulcer; WLF = white line fissure.

Genetic Parameters

Heritability estimates were low for all analyses: claw lesion traits can be improved by selection, but with a low accuracy. These low values were not surprising: claw lesions are known to be strongly influenced by housing conditions even though they have a genetic component. Other studies reported comparable heritabilities (Johansson et al., 2011; van der Spek et al., 2013, Malchiodi et al., 2015). However, despite low heritabilities, coefficients of genetic variation indicate the existence of genetic variability for genetic selection.

Genetic correlations varied widely; they were generally lower between groups of traits (infectious vs. noninfectious) than within groups, which underlines the existence of 2 genetically distinct groups of claw lesions. This is confirmed by other studies (van der Linde et al., 2010; Johansson et al., 2011; van der Spek et al., 2013); even though individual claw lesion definitions might differ, the distinction between noninfectious and infectious traits remains. The highest correlation was found between SHC and SU, which was consistent with the fact that SHC is known to be a precursor of SU.

Most studies do not differentiate SHC and SHD. However, it is clear based on our results that they are different traits: their genetic correlation was quite strong but far from 1 (0.55) and they had very different genetic correlations with other noninfectious traits.

All of the genetic parameter estimates had quite high standard errors, likely due to the relatively low number of phenotypes. These results should have a higher accuracy when more data are added to the evaluation.

Herds with Different Trimming Proportions

The data set included herds showing extremely various trimming proportions. This could reflect different managements or different degrees of risk for the appearance of lesions. It raised the question of whether cows from herds with very different trimming proportions could all be treated the same way and whether traits could be considered identical traits in low-trimming herds and high-trimming herds. Furthermore, herds with very different trimming proportions (low-trimming herds and high-trimming herds) might have different strategies in the way they select cows for trimmings.

When lesions measured in low-trimming herds and high-trimming herds were considered as different traits, most of the traits had a very high genetic correlation between their 2 environments, suggesting that they were almost identical traits. Only SHD and DD had moderate genetic correlations between their low-trimming and high-trimming versions, but with a large

standard error for SHD. For simplicity, we decided to treat all traits the same way and SHD and DD were also treated as identical traits in various trimming intensity herds. Extra analyses were made to ensure that this hypothesis did not create bias in the evaluation: genetic and residual variances of different trimming proportion traits were compared and showed only little differences (results not shown).

CONCLUSIONS

Claw health has a genetic component and hence can be improved by selection. Heritability estimates for claw lesion traits were low, indicating that environmental factors have a larger influence than genetics. Genetic correlations revealed 2 genetic groups for claw lesions: infectious (DD, HHE, and IH) and noninfectious (SHC, SHD, WLF, and SU) lesions. Genetic correlations between the 2 groups were close to zero and among the 2 groups they were generally moderate to high. Combining data from herds with very different trimming proportions and very different prevalences did not present a problem: genetically, traits could be considered as identical in those different environments. The problem of the preselection of cows for trimming and the choice of a way of dealing with this preselection can have an important effect on the estimation of genetic parameters, particularly on the genetic correlations between infectious and noninfectious traits. The effect of cow preselection was, however, negligible on the estimation of heritabilities. In our case, the use of a trimming status trait to account for preselection appears promising, as it allows considering the exhaustive population of cows present at the time a trimmer visited a farm without causing bias in genetic parameters.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors acknowledge APIS-GENE (Paris, France) for financial support (partly through the POD2 project), the claw trimmers for their continuous work on gathering data, François Guillaume (EVOLUTION, France), Luc Manciaux (Bretagne Conseil Elevage Ouest, France), Jean Bernard Davière (CLASEL, France), and Luc Voidey (Elistest, France) for granting access to the phenotypes and managing the database and Nordic Cattle Genetic Evaluation for involving part of the Växa Sverige (Uppsala, Sweden) team in this project. This study was conducted in the Mixed Technology Unit e-BIS (Jouy-en-Josas, France) and is part of the Genosante project, managed by Maëlle Philippe (EVOLUTION, France) and led by EVOLUTION (Plancoët, France).

REFERENCES

- Charfeddine, N., and M. A. Pérez-Cabal. 2017. Effect of claw disorders on milk production, fertility, and longevity, and their economic impact in Spanish Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 100:653–665. <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11434>.
- Dempster, E. R., and I. M. Lerner. 1950. Heritability of threshold characters. *Genetics* 35:212.
- Enting, H., D. Kooij, A. A. Dijkhuizen, R. B. M. Huirne, and E. N. Noordhuizen-Stassen. 1997. Economic losses due to clinical lameness in dairy cattle. *Livest. Prod. Sci.* 49:259–267. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(97\)00051-1](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(97)00051-1).
- Eriksson, J.-A. 2006. Swedish sire evaluation of hoof diseases based on hoof trimming records. *Interbull Bull.* 35:49–52.
- Institut de l'Élevage. 2015. Les lésions d'onglons des bovins. Accessed Mar. 11, 2016. http://www.formation-continue.theodore-monod.educagri.fr/fileadmin/user_upload/pdf/parage/definition_lesions_d_onglons_des_bovins_2015.pdf.
- International Committee for Animal Recording (ICAR). 2015. ICAR claw health atlas. Accessed May 17, 2016. http://www.icar.org/documents/icar_claw_health_atlas.pdf.
- Johansson, K., J.-A. Eriksson, U. Sander Nielsen, J. Pösö, and G. P. Aamand. 2011. Genetic evaluation of claw health in Denmark, Finland and Sweden. *Interbull Bull.* 44:224–228.
- Machioldi, F., A. Koeck, S. Mason, A. M. Christen, D. F. Kelton, F. S. Schenkel, and F. Miglior. 2017. Genetic parameters for hoof health traits estimated with linear and threshold models using alternative cohorts. *J. Dairy Sci.* 100:2828–2836.
- Malchioldi, F., A. Koeck, N. Chapinal, M. Sargolzaei, A. Fleming, D. F. Kelton, F. S. Schenkel, and F. Miglior. 2015. Genetic analyses of hoof lesions in Canadian Holsteins using an alternative contemporary group. *Interbull Bull.* 49:64–68.
- Manske, T., J. Hultgren, and C. Bergsten. 2002. Prevalence and interrelationships of hoof lesions and lameness in Swedish dairy cows. *Prev. Vet. Med.* 54:247–263. [https://doi.org/10.1016/S0167-5877\(02\)00018-1](https://doi.org/10.1016/S0167-5877(02)00018-1).
- Meyer, K. 2007. WOMBAT—A tool for mixed model analyses in quantitative genetics by restricted maximum likelihood. *J. Zhejiang Univ. Sci. B* 8:815–821.
- Stoop, W. M., G. de Jong, M. L. van Pelt, and C. van der Linde. 2010. Implementation of a claw health index in the Netherlands. *Interbull Bull.* 42:95–99.
- van der Linde, C., G. Jong, E. Koenen, and H. Eding. 2010. Claw health index for Dutch dairy cattle based on claw trimming and conformation data. *J. Dairy Sci.* 93:4883–4891. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3183>.
- van der Spek, D., J. A. M. Arendonk, A. A. A. Vallée, and H. Bovenhuis. 2013. Genetic parameters for claw disorders and the effect of preselecting cows for trimming. *J. Dairy Sci.* 96:6070–6078. <https://doi.org/10.3168/jds.2013-6833>.
- van der Waaij, E. H., M. Holzhauser, E. Ellen, C. Kamphuis, and G. de Jong. 2005. Genetic parameters for claw disorders in Dutch dairy cattle and correlations with conformation traits. *J. Dairy Sci.* 88:3672–3678. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)73053-8](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)73053-8).

2. Discussion

L'étude sur le développement du modèle d'évaluation polygénique des caractères de résistance aux lésions podales a montré qu'il existe une variabilité génétique permettant d'envisager une sélection génétique sur ces caractères. Des héritabilités faibles laissent cependant présager une faible précision des futurs index. L'étude met en évidence l'existence effective des deux groupes de caractères présentés un peu plus tôt (infectieux et non-infectieux) au niveau génétique : les corrélations génétiques entre les caractères d'un groupe donné sont dans l'ensemble positives et modérées, alors qu'entre des caractères des deux groupes elles sont généralement nulles. Enfin, nous nous sommes intéressés à la problématique de la présélection des animaux pour le parage : les pareurs voient uniquement des animaux choisis par l'éleveur, on ne dispose donc d'une performance que pour ces animaux. Dans notre cas, la prise en compte d'un caractère supplémentaire « statut de parage », permettant d'inclure les vaches non vues dans l'étude sans pour autant leur attribuer des performances pour les autres caractères, paraît la plus satisfaisante : elle change peu l'estimation des paramètres génétiques, mais permet une prise en compte exhaustive de tous les animaux. Quoi qu'il en soit, la présélection des animaux a peu d'influence sur l'estimation des héritabilités ; la façon de prendre en compte la présélection a par contre des conséquences sur l'estimation des corrélations génétiques.

Nous avons complété cette étude après la soumission de l'article présenté ci-dessus. Tout d'abord, les effets du stade de lactation et du rang de lactation ont été rassemblés en un effet d'interaction entre ces deux effets, ce qui nous a permis de prendre en compte un effet différent du stade de la lactation selon la lactation en cours. Nous avons également testé plusieurs alternatives de définition des classes de l'effet du stade de lactation (classes de durée plus longue ou plus courte que celle présentée dans l'article, de durée variable sur une même lactation...). Ceci n'a eu aucune conséquence sur l'évaluation des paramètres génétiques, mais le critère BIC de comparaison de modèles était meilleur pour la version présentée dans l'article (classes de 50 jours). Ensuite, nous nous sommes intéressés aux grosses différences de fréquences de certaines lésions remontées par les pareurs de différents apporteurs de données (entreprises de sélection ou organismes de contrôle de performances). Selon l'apporteur de données, la prévalence moyenne de BLD sur l'ensemble des pareurs varie de 13 à 68%, celle d'ER de 24 à 74% (Gilles Thomas, communication personnelle). Nous avons envisagé plusieurs façons d'intégrer ces disparités, très marquées pour certains caractères, avant de nous arrêter sur la définition de variances résiduelles hétérogènes associées à un effet annuel du pareur. Cet effet nous permet de prendre en

considération l'évolution de la pratique d'un pareur (moyenne et étalement des notes) au cours du temps et son influence sur la variabilité des phénotypes. La prise en compte des variances hétérogènes a eu des conséquences modérées sur l'estimation des valeurs génétiques pour l'ensemble des caractères (corrélations entre les valeurs génétiques estimées des pères entre un cas ne prenant pas en compte ces variances hétérogènes et un cas les prenant en compte de 0,83 à 0,99), les conséquences les plus fortes étant principalement observées pour les caractères non-infectieux, notamment pour BLD (0,83, les corrélations pour les autres caractères étant supérieures à 0,94). Ceci est cohérent avec le fait que c'est pour cette lésion que les pareurs montrent le plus de disparités dans la notation. Cette variabilité est principalement due à des différences de la fréquence de BLD de sévérité la plus faible observée : selon le pareur, 2 à 80% des vaches vues sont déclarées avec une BLD de sévérité 1 (Gilles Thomas, communication personnelle). Cette lésion étant relativement bénigne et sa notation assez subjective (degré de coloration de la sole), elle est plus sujette que les autres lésions à des risques d'erreur dans la notation. La prise en compte de variances résiduelles hétérogènes étant assez facile à réaliser en routine, nous avons conservé cette spécificité du modèle, particulièrement importante pour l'évaluation de BLD. Nous avons également réalisé une petite correction. La lésion DER est notée selon son stade de développement et pas selon sa gravité. Comme pour les autres lésions, nous ne nous sommes intéressés pour l'évaluation génétique qu'à sa présence ou son absence. DER présente un stade dit « chronique » (stade 4), qui est une cicatrice laissée par la lésion. A l'origine, nous avons considéré ce stade comme une présence de lésion ; après réflexion, ce stade n'étant a priori pas douloureux et la lésion guérie au moment du parage, nous l'avons considéré comme une absence de lésion. Ce changement a été sans conséquence sur les paramètres génétiques estimés. Enfin, la collecte des données étant en plein essor, nous avons utilisé un jeu de données fixe pour la production des résultats présentés dans l'article ci-dessus, que nous n'avons pas mis à jour en cours d'étude, afin que les différentes parties de l'étude soient comparables entre elles. Une fois le modèle final établi (prise en compte de l'effet d'interaction rang de lactation*stade de lactation, correction de la note DER), nous avons réalisé de nouvelles estimations de paramètres génétiques sur le jeu de données le plus récent à disposition. Les héritabilités ont varié très légèrement (-0,02 à +0,01 par rapport à la version présentée dans l'article), les corrélations génétiques un peu (de façon peu marquée relativement aux écarts d'erreur calculés), tout en restant dans les mêmes ordres de grandeur : les deux groupes de caractères restent bien différenciés (voir Table 1). Les corrélations génétiques ont varié de -0,22 à + 0,26, huit

corrélations variant de plus d'un écart-type d'erreur, dont seulement une de plus de deux écarts-types d'erreur. Cette dernière estimation a été réalisée sur 100877 animaux, dont 46787 parés, soit +75% d'animaux au total et +83% d'animaux parés par rapport à l'étude présentée ci-dessus.

Table 1. Paramètres génétiques estimés avec le modèle final, sur un jeu de données mis à jour, héritabilités sur la diagonale, corrélations génétiques au-dessus. Ecart-types d'erreur entre parenthèses.

BLC	BLD	DER	ER	LI	OBL	US	Trimstat ¹
0,03 (0,00)	0,49 (0,11)	-0,23 (0,09)	0,15 (0,11)	-0,01 (0,10)	0,35 (0,10)	0,86 (0,05)	0,45 (0,10)
	0,03 (0,01)	-0,10 (0,11)	0,02 (0,12)	-0,15 (0,10)	0,23 (0,11)	0,26 (0,11)	0,13 (0,12)
		0,07 (0,01)	0,63 (0,07)	0,68 (0,05)	-0,21 (0,08)	-0,04 (0,09)	0,43 (0,08)
			0,04 (0,01)	0,51 (0,08)	-0,05 (0,09)	0,36 (0,09)	0,55 (0,09)
				0,08 (0,01)	-0,16 (0,08)	-0,02 (0,08)	0,37 (0,08)
					0,06 (0,01)	0,51 (0,08)	0,10 (0,09)
						0,05 (0,01)	0,36 (0,09)
							0,02 (0,00)

¹Trimstat : statut de parage

D'autres études ont également été réalisées. Les investigations concernant les élevages parant un pourcentage faible, moyen ou fort de leurs animaux, notamment, ont été plus poussées que ce qui est présenté dans l'article, afin de déterminer si ces taux de parage différents pouvaient refléter des situations de risque plus ou moins fort pour les animaux et donc devaient être pris en compte dans le modèle. Tout d'abord, nous avons estimé les paramètres génétiques dans chaque groupe, pour chaque scénario de prise en compte de la présélection. Nous avons observé des différences marquées entre les différents groupes d'élevages dans l'estimation des corrélations génétiques, mais avec des écarts d'erreurs d'estimation trop importants pour que nous puissions conclure sur ce point. Nous avons donc estimé les premiers vecteurs propres de la matrice de (co)variance génétique dans chacun des groupes d'élevages. Les deux premiers vecteurs propres (qui expliquent 78% de la variance génétique dans les élevages parant peu, 81% dans les élevages à taux de parage moyen et 67% dans les élevages parant beaucoup) étaient assez conservés dans les trois groupes d'élevages, des différences prononcées commençaient à apparaître seulement à partir du troisième vecteur propre. Le premier vecteur propre donnait systématiquement un poids moyen à fort aux caractères infectieux, nul ou faible aux caractères non-infectieux et moyen au statut de parage. Le deuxième donnait un poids moyen à fort aux caractères non-infectieux, nul à moyen aux

caractères infectieux et nul à moyen au statut de parage (voir Table 2). L'architecture des caractères est donc bien conservée dans ces différents groupes.

Table 2. Coefficients associés à chaque caractère dans les trois premiers vecteurs propres des matrices de (co)variances génétiques estimées pour les animaux issus des troupeaux ayant un taux de parage faible, moyen ou fort.

	Faible			Moyen			Fort		
	1er	2ème	3ème	1er	2ème	3ème	1er	2ème	3ème
BLC	-0,06	0,31	0,33	-0,03	0,22	-0,20	-0,01	0,57	-0,25
BLD	0,00	0,15	0,08	-0,03	0,22	-0,18	0,00	0,23	-0,72
DER	0,78	0,36	-0,47	0,83	-0,07	-0,35	0,72	-0,02	0,12
ER	0,33	-0,16	0,21	0,30	0,13	0,04	0,52	0,04	-0,04
LI	0,40	-0,13	0,42	0,42	0,08	0,23	0,37	-0,10	0,10
OBL	-0,21	0,74	0,00	-0,10	0,76	-0,16	-0,11	0,56	0,57
US	0,04	0,41	0,42	-0,04	0,32	-0,48	0,14	0,54	0,05
Trimstat ¹	0,26	-0,06	0,52	0,19	0,44	0,70	0,22	0,11	-0,25

¹Trimstat : statut de parage

Nous avons comparé plusieurs façons de prendre en compte le taux de parage : au moyen d'un effet fixe de taux de parage ou à travers des variances résiduelles hétérogènes selon ce taux. Quelle que soit l'alternative testée, les valeurs génétiques estimées étaient proches (corrélations entre valeurs génétiques des pères avec ou sans effet fixe du taux de parage supérieures à 0,9999 pour tous les caractères, entre un cas avec ou sans variances résiduelles hétérogènes supérieures à 0,99 pour tous les caractères). Nous avons également observé que, si on considérait chaque caractère comme un caractère différent selon l'intensité de parage, les corrélations génétiques entre les différentes versions du caractère étaient hautes (voir article 3) et les variances génétiques de chaque version du caractère proches. Nous avons donc conclu qu'il y a effectivement des différences dans les prévalences observées dans ces différents groupes d'élevages, mais qu'elles ne reflètent pas des variations de déterminisme génétique dans différents environnements et qu'il n'est pas important de les prendre en compte dans le modèle, autrement que comme une partie de l'effet de la visite, déjà inclus. Néanmoins, si ces différences de taux de parage reflètent effectivement des degrés d'exposition au risque différents des animaux dans ces élevages, il serait intéressant de les étudier de façon plus fine : non pas au travers d'un taux de parage, mais de

facteurs d'environnement fins (type de couchage, de sol, accès au pâturage...) via une étude des possibles interactions génotype-milieu pouvant exister entre ces facteurs et les lésions podales.

Nous nous sommes également intéressés à la pertinence de prendre en compte le degré de gravité des lésions. Utiliser les différentes notes de gravité remontées par les pareurs plutôt qu'une information « présence de lésion » ou « absence de lésion » a peu changé l'estimation des paramètres génétiques. Cet essai a donné lieu à des différences mineures dans l'estimation des valeurs génétiques des taureaux (corrélations entre les valeurs génétiques prédites en prenant en compte ou non différents degrés de gravité de 0,93 à 0,98). Prendre en compte la gravité des lésions apporte donc une petite information supplémentaire pour l'évaluation génétique, sans être moteur de changements importants. Etant donné que les degrés de gravité sont encore plus sujets aux différences de notation entre pareurs que les notations de présence ou absence de lésion et que certaines notes de gravité (les plus graves) sont très peu fréquentes dans la population (1% des animaux observés ont un US de degré 3, 1% une limace de degré 3), nous avons confirmé notre stratégie initiale de ne pas tenir compte des degrés de gravité pour l'évaluation génétique. Nous avons envisagé la transformation de la notation de présence ou absence de lésion en scores de Snell (Snell, 1964), prenant en compte le pourcentage d'animaux dans chaque catégorie de notes. Cette transformation n'a pas non plus entraîné de changement dans l'estimation des paramètres génétiques ou des valeurs génétiques (corrélations entre les valeurs génétiques des pères avec des caractères notés 0 ou 1 ou des transformations de Snell $> 0,96$ pour tous les caractères), elle n'a donc pas été conservée. La plupart des caractères ayant des fréquences relativement hautes, ce n'est pas surprenant.

Cette étude est le fruit d'une collaboration avec l'équipe suédoise ayant contribué à la mise en place des évaluations pour les caractères de résistance aux lésions podales dans les pays Nordiques. Elle a été l'opportunité d'échanger sur ce sujet encore relativement nouveau et de faire émerger de nombreuses questions, nous permettant de profiter de l'expérience de cette équipe sur le sujet des lésions podales, ainsi que de lui faire profiter d'un regard extérieur. Nous envisageons la poursuite de ces échanges, d'une part à l'occasion de la refonte des évaluations pour les caractères de santé dans les pays Nordiques, pour laquelle l'étude présentée ci-dessus devrait servir d'exemple, d'autre part lors du développement de l'évaluation génomique. Nous aimerions dans l'idéal observer les corrélations entre les valeurs génétiques prédites sur les taureaux communs dans les populations nordique et française, voire réaliser une évaluation multicaractères intégrant les caractères nordiques et français.

Enfin, nous envisageons d'autres développements de cette étude, à plus long terme. Tout d'abord, dès que la quantité de données disponibles le rendra possible, nous aimerions prendre en compte la répétabilité des performances d'un même animal (dans un modèle de données répétées), comme cela est fait assez couramment dans d'autres études (Johansson *et al.*, 2011, Van der Linde *et al.*, 2010, Charfeddine et Pérez-Cabal, 2014, Machioldi *et al.*, 2015...). Pour le moment, le pourcentage d'animaux avec données répétées ne nous le permet pas (16% des animaux ont plusieurs visites ; 20% serait un strict minimum) et nous n'avons pas non plus intégré de répétabilité des animaux non parés. Ils n'apparaissent donc comme animaux contemporains des animaux parés qu'au premier parage au cours duquel ils se trouvent présents dans l'élevage. De même, si un animal est paré lors d'une visite et non paré lors d'une autre visite, il n'apparaît pas comme animal contemporain non paré lors de cette autre visite. De cette façon, notre prise en compte de la présélection des animaux est nécessairement imparfaite. Qui plus est, intégrer plusieurs performances par animal permettrait d'améliorer la précision de l'évaluation génétique, si les caractères ont une répétabilité non négligeable. Ceci permettrait également d'intégrer le fait que parer régulièrement un animal est un moyen d'éviter qu'il développe de nouvelles lésions. Cependant, intégrer des données répétées ne va pas de soi pour ces caractères : étant donné qu'il s'agit d'évènements de santé nécessitant des temps relativement longs (mais difficiles à apprécier) pour être soignés, il faut établir une durée minimale entre deux parages en-dessous de laquelle on considère que deux informations d'observation d'une lésion donnée ne sont qu'une même occurrence d'une lésion. Par ailleurs, nous souhaiterions étudier d'autres filtres quand les volumes de données le permettront : par exemple imposer qu'une vache soit présente pour une durée minimale dans un élevage avant qu'un parage ne soit prise en compte ou encore que les vaches aient au moins un parage en première lactation afin d'observer les changements que cela induirait.

Nous aimerions enfin nous intéresser aux corrélations génétiques entre les caractères de résistance aux lésions podales et de production laitière, ainsi que les caractères fonctionnels, notamment la locomotion et la résistance aux mammites : peu d'études les ont estimées et il est généralement considéré que la sélection pour la production laitière a eu tendance à dégrader la santé des vaches laitières.

D. L'évaluation génomique

1. Etude

L'étude génomique des caractères de résistance aux lésions podales a été réalisée sur un relativement faible volume de données et ne nous paraît donc pas publiable en l'état. De plus, elle nécessiterait d'être complétée. Le nombre d'animaux phénotypés pour les caractères de santé de pieds et génotypés augmentant régulièrement, nous devrions pouvoir consolider ces résultats d'ici peu. Voici donc une présentation des travaux menés, qui seront poursuivis lorsque les volumes de données disponibles le permettront. Les objectifs de cette étude étaient d'une part de déterminer la méthode d'évaluation génomique la plus appropriée pour l'évaluation de la résistance aux lésions podales et d'autre part de réaliser une détection de QTL. Le résumé des travaux qui suit est en anglais, afin que nous puissions en discuter avec nos collègues suédois. La liste des QTL détectés est disponible en annexe 2.

Material and methods

Phenotypes

The phenotypes used were trimming information recorded from April 2014 to February 2017 on French Holstein cows by professional trimmers who followed the same training. Lesions considered were Digital Dermatitis (DD), Heel Horn Erosion (HHE), Interdigital Hyperplasia (IH), Sole Hemorrhage Circumscribed (SHC), Sole Hemorrhage Diffused (SHD), Sole Ulcer (SU) and White Line Fissure (WLF), as described in (Croue *et al.*, 2017). The data editing process is described in details in Croue *et al.* (2017). In addition, a minimum of 100 recorded trimmings per trimmer and per year was required. After data editing, 46 787 individual cows remained, each cow having a single phenotype. A cow was given a score of 1 for a lesion if the lesion was observed by the trimmer, 0 if it was not. Pedigree was traced back 3 generations and included 117 916 animals.

Genotypes

Genotypes were extracted from the French genomic database. Animals were genotyped (or imputed from LD genotypes) on the Illumina Bovine SNP50 BeadChip. Quality control was performed within breed. Genotyped animals with a call rate below 0.95 were removed from the analysis. SNP showing departure from Hardy-Weinberg equilibrium ($p < 0.0001$) or with more than 10% missing genotypes were removed. Parent-progeny compatibility was verified and incompatible animals were eliminated. In the end, 43 801 SNP were used. 7 333 phenotyped

cows and 2 360 sires had genotypes available. Among them, 7 122 females and 1 147 sires were genotyped by the EVOLUTION breeding company (<https://evolution-xy.fr/>).

Evaluation approaches

Four different evaluation approaches were compared: a conventional BLUP, two two-step genomic methods: GBLUP (VanRaden, 2008) and BayesC (Habier *et al.*, 2011) and SSGBLUP, as described by Christensen and Lund (2010) and Misztal *et al.* (2009), which allows for combination of pedigree and genomic information.

The BLUP and SSGBLUP were applied to the following single-trait animal model:

$$y_{ijkl} = \mu + hv_i + ps_j + a_k + \varepsilon_{ijk}$$

with y_{ijkl} the observed performance for DD, HHE, IH, SHC, SHD, SU or WLF, μ the general mean, hv_i the herd-date of visit contemporary group, ps_j the parity of the cow, in interaction with its lactation stage (1-50d, 51-100d, 101-150d, 151-200d, 201-250d, 251-300d, 301-350d, 351-400d, 401-550d), a_l the animal's additive genetic value treated as a random effect with a variance-covariance matrix proportional to the pedigree-based relationship matrix and ε_{ijk} the random residual, accounting for heterogeneous residual variances depending on a random trimmer*year effect. These heterogeneous residual variances were included in the model in the form of different weights given to records depending on the trimmer and year of trimming. Heritability estimates of the traits were very low (0.02 to 0.09), they can be found in (Croue *et al.*, 2017).

Pre-adjusted performances were calculated using the BLUP evaluation, in a multitrait context. They were either used as pre-adjusted performances (YD) for genotyped individuals or corrected for the dam's genetic value and summarized into average progeny pre-adjusted performances (DYD) for non-genotyped individuals with genotyped sires. Both GBLUP and BayesC were run in a single-trait context for genotyped animals (genotyped females with own performances and their ancestors) only. Both methods used YDs and DYDs as phenotypic records, weighted by their equivalent number of performances. The BLUP and SSGBLUP evaluations were run in a single-trait context for genotyped and non-genotyped animals, on phenotypic observations.

These evaluations were run in a context mimicking routine evaluations: all public phenotypes and genotypes were used for BLUP and SSGBLUP and only animals genotyped by the breeding company EVOLUTION were kept in the reference population for GBLUP and BayesC.

The BayesC approach considered that part of the genetic total variance was represented by a residual polygenic effect; this part was estimated during the analysis. A proportion π of one percent of the total SNPs was considered to have an effect on the traits. GBLUP also considered a percentage of the genetic total variance as a residual polygenic effect, depending on the trait.

BLUP and SSGBLUP were performed using the BLUPF90 software (Misztal, 2008) and GBLUP and BayesC using the GS3 software (Legarra *et al.*, 2014). Single-step GBLUP is similar to a pedigree-based evaluation, with a relationship matrix combining pedigree and genomic information. The resulting inverse of the relationship matrix, \mathbf{H}^{-1} , is defined as (Aguilar *et al.*, 2010):

$$H^{-1} = A^{-1} + \begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 0 & G^{-1} - A_{22}^{-1} \end{pmatrix}$$

where \mathbf{A}^{-1} is the inverse of the pedigree relationship matrix, \mathbf{A}_{22}^{-1} the inverse of the pedigree relationship matrix among genotyped animals and \mathbf{G}^{-1} the inverse of the genomic relationship matrix \mathbf{G} , constructed as in VanRaden (2008) and scaled to \mathbf{A}_{22} , such that the means of the diagonal and off-diagonal elements of \mathbf{G} equal the means of the diagonal and off-diagonal elements of \mathbf{A}_{22} , respectively.

QTL detection

QTL detection was run on YDs and DYDs, as described above, weighted according to their equivalent number of performances, on the whole EVOLUTION reference population. We used a BayesC approach, assuming that 1% of the SNPs had an effect at each iteration: i.e. 438 SNPs were selected at each iteration. These SNPs were assumed to capture all of the genetic variance.

The Bayes Factor (Schurink *et al.*, 2012) was used to assess the degree of association between each SNP and the traits. BF is defined as (Kass et Raftery, 1995):

$$BF = \frac{P_i/1 - P_i}{\pi/1 - \pi}$$

with P_i the probability for the SNP to have a non-zero effect and π the proportion of SNPs having a non-zero effect. The Bayes factor is the criteria recommended for QTL detection when using Bayesian methods (Legarra *et al.*, 2015, Wakefield *et al.*, 2009).

BF was transformed to logBF (computed as twice the natural logarithm of BF) in order to gain clarity for visual appraisal of QTL.

SNPs were regrouped in QTL regions as described in Michenet *et al.* (2016): QTL regions were identified around SNPs having a logBF ≥ 6 (strong evidence) and SNPs with logBF ≥ 2 (positive evidence) located close to the peak SNP were included in the QTL region when they were within a sliding window of 0.5MB of the peak SNP. The window was slid when at least one SNP with logBF ≥ 2 was integrated in the QTL region. LogBF thresholds of significance were those proposed by Kass and Raftery (1995).

Validation study

Evaluation approaches (BLUP, SSGBLUP, GBLUP and BayesC) were compared to determine the most suitable evaluation approach for claw health traits.

The validation population consisted of the 20% youngest EVOLUTION animals (they were all cows with genotypes and own performances). All cows born after the oldest validation cow had their phenotypes deleted when the validation evaluation was run. They were 1 654 cows in the validation population. Evaluation approaches were compared based on the adequacy of the estimated breeding values (EBVs) with YDs.

Two validation criteria were considered. Evaluation accuracy was assessed as the correlation between EBVs and YDs (without correction for YD accuracy). Evaluation bias was considered through the regression coefficient of YDs on EBVs. The closer to one the regression coefficient, the less biased the evaluation. Standard errors of bias and accuracy were estimated using bootstrap with 1000 samples.

Results and discussion

Comparison between evaluation methods

Table 1. Correlation between preadjusted performances and estimated genetic values and regression coefficient (slope) of preadjusted performances on estimated breeding values using BLUP, GBLUP, BayesC or SSGBLUP. SE estimated using bootstrap in parenthesis.

Lesion	BLUP		GBLUP		BayesC		SSGBLUP	
	Correlation	Slope	Correlation	Slope	Correlation	Slope	Correlation	Slope
DD	0.05 (0.02)	0.47 (0.21)	0.08 (0.02)	0.38 (0.11)	0.09 (0.03)	0.53 (0.15)	0.12 (0.02)	0.74 (0.16)
HHE	0.06 (0.03)	1.03 (0.43)	0.10 (0.03)	0.58 (0.14)	0.10 (0.02)	0.70 (0.16)	0.10 (0.02)	1.11 (0.27)
IH	0.03 (0.02)	0.16 (0.15)	0.05 (0.02)	0.13 (0.06)	0.05 (0.03)	0.19 (0.09)	0.06 (0.02)	0.26 (0.10)
SHC	0.02 (0.02)	0.67 (0.69)	0.03 (0.02)	0.20 (0.15)	0.03 (0.02)	0.28 (0.21)	0.06 (0.02)	1.13 (0.47)
SHD	0.07 (0.03)	2.49 (0.92)	0.06 (0.03)	0.35 (0.16)	0.05 (0.03)	0.52 (0.27)	0.05 (0.03)	1.14 (0.55)
SU	0.07 (0.04)	0.92 (0.35)	0.12 (0.03)	0.53 (0.13)	0.10 (0.03)	0.66 (0.17)	0.12 (0.03)	1.03 (0.24)
WLF	0.05 (0.02)	0.51 (0.24)	0.04 (0.03)	0.17 (0.10)	0.04 (0.03)	0.27 (0.16)	0.07 (0.02)	0.44 (0.17)

Correlations between YDs and EBVs were very low, indicating low accuracies of all evaluation approaches but also very low accuracy of YDs. Generally, genomic approaches allowed for slightly higher accuracies than BLUP, however not significantly. Among all the genomic approaches, SSGBLUP genomic had the highest accuracies.

Regression coefficients were generally further from one using GBLUP and BayesC compared to using BLUP, indicating higher bias with two-step genomic approaches. SSGBLUP generally had a better control of bias than other genomic approaches and even outperformed BLUP for most of the traits. Once again these were only tendencies, as standard errors were generally high.

Female YDs were calculated from an animal linear model on bivariate traits (most of the traits had quite high frequencies, only SU and IH had frequencies lower than 10%) with low heritabilities and only one record per animal, hence they certainly lack precision. Caution should probably be used when looking at these results. However, in general, SSGBLUP seemed to be the most suitable approach for the evaluation of claw health traits. However it should be noted that there were more genotypes usable in the SSGBLUP approach than in the other genomic approaches.

These rather disappointing results, especially in terms of accuracy, along with the quite high standard errors estimated, indicate a high need for a broader dataset, for both genotypes and phenotypes.

QTL detection

Detailed QTL results (peak position, value of logBF at peak, beginning and start of the window) can be found in the appendix. QTL were detected for all of the traits. 40 QTL with strong (logBF \geq 6) evidence were found for DD, 28 for HHE, 11 for SHC, 9 for SHD, 31 for IH, 21 for WLF and 21 for SU. These QTL were spread over all chromosomes: 1 to 11 QTL were found on each chromosome. QTL regions sizes ranged on average per trait from 0.228 MB (IH) to 0.485 (SHC). Shortest windows were on a single SNP, the largest one was of 1.506 MB (for HHE).

Two of the QTL found for DD and IH and 1 of WLF had major evidence (logBF \geq 10), see Table 2.

Table 2. Major evidence (logBF \geq 10) QTLs detected.

Trait ¹	Chromosome	Region start (MB)	Region end (MB)	Peak position (MB)	Peak logBF
DD	17	33.402	33.496	33.496	10.8
DD	27	39.519	39.612	39.519	10.2
IH	1	90.378	90.562	90.561	10.5
IH	14	11.601	11.601	11.601	10.3
WLF	11	37.261	37.733	37.733	10.1

¹DD: Digital Dermatitis, IH: Interdigital Hyperplasia, WLF: White Line Fissure

One QTL region overlapped for SHC and SU on chromosome 4, 1 for SHD and SU on chromosome 11, 2 for DD and IH on chromosomes 4 and 19, 1 for DD and WLF on chromosome 10 and 1 for HHE and IH on chromosome 22 (Table 3). On the common QTL region for DD and IH on chromosome 19, 9 genes were reported. 2 genes were also reported on the strong evidence QTL of IH on chromosome 1, 1 on the strong evidence QTL of IH on chromosome 14. However none of these genes had functions known to be linked to claw health.

Table 3. Overlapping QTL regions among two claw health traits.

Traits ¹	Chromosome	Overlapping		
		region ²	Peak position trait 1 ²	Peak position trait 2 ²
SHC-SU	4	28.572-28.622	28.847	28.622
SHD-SU	11	6.508-6.518	7.118	5.290
DD-IH	4	24.150-24.210	24.150	24.210
DD-IH	19	28.546-28.546	28.546	28.546
DD-WLF	10	101.760-101.916	102.211	101.792
HHE-IH	22	42.791-42.791	42.791	43.862

¹SHC: Sole Hemorrhage Circumscribed, SU: Sole Ulcer, SHD: Sole Hemorrhage Diffused, DD: Digital Dermatitis, IH: Interdigital Hyperplasia, WLF: White Line Fissure, HHE: Heel Horn Erosion

²Positions are in MegaBases

An important number of QTL regions were also reported on similar traits in the literature. The SHC QTL on chromosome 18 (50.388 to 51.429 MB) was reported to be associated with type trait Rear Leg Side View (RLSV) by Cole *et al.*, 2011. The SHD QTL on chromosome 17 (34.430 to 34.624 MB) and the DD QTL on the same chromosome (33.402 to 33.496 MB) were reported to be associated with Foot Angle (FA), by Cole *et al.* (2011). The DD QTL on chromosome 26 (49.394 MB) was associated by Cole *et al.* (2011) with FA, Rear Leg Rear View (RLRV) and general Feet and Legs (FL). The strong evidence QTL for DD on chromosome 27 (39.519 to 39.612 MB) was reported by Wu *et al.* (2013) to be associated with FL. The HHE QTL on chromosome 10 (47.114 to 47.783 MB) was associated by Wu *et al.* (2016) with feet and leg lesions. The IH QTL on chromosome 13 (20.011 to 20.788 MB) was associated by Cole *et al.* (2001) with FA and FL. The WLF QTL on chromosome 10 (39.573 MB) was associated by Wu *et al.* (2016) with feet and leg lesions. The WLF QTL on chromosome 18 (58.067 MB) was associated by Cole *et al.* (2011) with RLSV. The SU QTL on chromosome 10 (26.407 MB) was associated by Wu *et al.* (2016) with feet and leg lesions. The SU QTL on chromosome 24 (31.909 to 32.171 MB) was associated by Wu *et al.* (2016) with feet and leg lesions.

Conclusion

QTL detection on claw health traits revealed that 161 QTL have strong evidence of being associated to these traits. Five of these QTL have major evidence and 6 of the QTL regions

identified are common among at least two of the traits. Some of the identified regions were also reported in the literature. Although this detection requires to be confirmed on a larger reference population, considering QTL in the evaluation of health traits seems promising.

Various evaluation approaches were tested for the evaluation of claw health traits. High standard errors make the interpretation of results difficult, but the validation study suggests SSGBLUP to be the most suitable evaluation approach for these traits.

Considering these elements, it would be interesting to use SSGBLUP to detect QTLs and to compare the results with those obtained using our Bayesian approach.

References

- Aguilar, I., Misztal, I., Johnson, D. L., Legarra, A., Tsuruta, S., & Lawlor, T. J. (2010). Hot topic: a unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *Journal of Dairy Science*, 93(2), 743–52. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2730>
- Christensen, O. F., & Lund, M. S. (2010). Genomic prediction when some animals are not genotyped. *Genetics Selection Evolution*, 42(1), 2. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-42-2>
- Cole, J. B., Wiggans, G. R., Ma, L., Sonstegard, T. S., Lawlor, T. J., Crooker, B. A., Van Tassel, C. P., Yang, J., Wang, S., Matukumalli, L. K., & Da, Y. (2011). Genome-wide association analysis of thirty one production, health, reproduction and body conformation traits in contemporary U.S. Holstein cows. *BMC Genomics*, 12(1), 408. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-408>
- Croué, I., Fikse, F., Johansson, K., Carlén, E., Thomas, G., Leclerc, H., & Ducrocq, V. (2017). Genetic evaluation of claw health traits accounting for potential preselection of cows to be trimmed. *Journal of Dairy Science*, 1–8. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-13002>
- Habier, D., Fernando, R. L., Kizilkaya, K., & Garrick, D. J. (2011). Extension of the bayesian alphabet for genomic selection. *BMC Bioinformatics*, 12(186). <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-186>
- Kass, R. E., & Raftery, A. E. (1995). Bayes Factors. *Journal of the American Statistical Association*, 90(430), 773–795. <https://doi.org/10.1080/01621459.1995.10476572>
- Legarra, A., Ricard, A., & Filangi, O. (2014). GS3, Genomic selection – Gibbs sampling – Gauss Seidel (and BayesC π). Retrieved from <http://snp.toulouse.inra.fr/~alegarra/>. Accessed on 05 August 2015.
- Legarra, A., Croiseau, P., Sanchez, M. P., Teyssèdre, S., Sallé, G., Allais, S., ... Elsen, J.-M. (2015). A comparison of methods for whole-genome QTL mapping using dense markers in four

livestock species. *Genetics Selection Evolution*, 47(1), 6. <https://doi.org/10.1186/s12711-015-0087-7>

Michenet, A., Barbat, M., Saintilan, R., Venot, E., & Phocas, F. (2016). Detection of quantitative trait loci for maternal traits using high-density genotypes of Blonde d'Aquitaine beef cattle. *BMC Genetics*, 17. <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0397-y>

Misztal, I. (2008). Reliable computing in estimation of variance components. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 125, 363-370.

Misztal, I., Legarra, A., & Aguilar, I. (2009). Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9), 4648-4655. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2064>

Schurink, A., Janss, L. L., & Heuven, H. C. (2012). Bayesian Variable Selection to identify QTL affecting a simulated quantitative trait. *BMC Proceedings*, 6(Suppl 2), S8. <https://doi.org/10.1186/1753-6561-6-S2-S8>

VanRaden, P. M. (2008). Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. *Journal of Dairy Science*, 91(11), 4414-4423. <https://doi.org/10.3168/jds.2007-0980>

Wakefield, J. (2009). Bayes factors for Genome-wide association studies: Comparison with P-values. *Genetic Epidemiology*, 33(1), 79-86. <https://doi.org/10.1002/gepi.20359>

Wu, X., Fang, M., Liu, L., Wang, S., Liu, J., Ding, X., Zhang, S., Zhang, Q., Zhang, Y., Qiao, L., Lund, M. S., Su, G., & Sun, D. (2013). Genome wide association studies for body conformation traits in the Chinese Holstein cattle population. *BMC Genomics*, 14, 897. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-897>

Wu, X., Guldbbrandtsen, B., Lund, M. S., & Sahana, G. (2016). Association analysis for feet and legs disorders with whole-genome sequence variants in 3 dairy cattle breeds. *Journal of Dairy Science*, 99(9), 7221-7231. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-10705>

2. Discussion

L'étude concernant l'évaluation génomique des caractères de santé des pieds a permis de montrer que l'approche SSGBLUP était prometteuse pour ce groupe de caractères : elle permet une précision généralement équivalente ou légèrement supérieure à celle des méthodes en deux étapes, avec un meilleur contrôle du biais. Ces différences ne sont cependant pas significatives au vu des écarts d'erreur estimés. Globalement, les précisions estimées sont faibles, ce qui n'est pas surprenant au vu des performances analysées (caractères de faible héritabilité, une seule performance par vache). L'utilisation de la méthode bootstrap (Efron, 1979 ; Efron et Tibshinari, 1986) pour estimer les erreurs d'estimation des précisions et de biais s'est encore une fois révélée un bon outil pour relativiser les différences observées selon l'approche utilisée. En parallèle, cette étude a révélé plusieurs QTL importants pour les caractères considérés.

Nous avons fait le choix de considérer comme critère de la précision des évaluations la corrélation entre les valeurs génétiques prédites et les YD, sans la diviser par la précision moyenne des YD (comme dans Ødergard *et al.*, 2015). Nous avons donc des valeurs de précision relativement faibles par rapport aux valeurs rapportées par ailleurs, qui intègrent la précision des performances corrigées (par exemple Heringstad *et al.* 2017).

Les précisions calculées étant très faibles, nous avons craint qu'elles ne soient pas dues à de faibles précisions des approches testées mais à des performances utilisées pour la validation (YD) de mauvaise qualité. Nous avons donc considéré d'autres populations de validation, constituées de pères typés ayant au minimum 5 ou 20 filles parées, afin d'assurer une qualité minimale des DYD servant de critères de comparaison. Les corrélations et pentes estimées sur ces populations de validation ont les mêmes ordres de grandeur que celles estimées sur la population de validation femelle et donnent des résultats similaires. Les erreurs standard estimées sont cependant très élevées (les populations de validation incluent 48 mâles lorsqu'on impose un minimum de 20 filles parées et 114 avec un minimum de 5 filles parées). Nous avons ensuite utilisé une autre forme de validation, afin de vérifier si les animaux de la population de validation étaient dans l'ensemble bien prédits malgré ces corrélations faibles. Nous avons divisé la population de validation femelle en 5 classes, selon la valeur génomique prédite de chaque individu et avons étudié la corrélation entre la moyenne de leurs valeurs génomiques prédites et la moyenne des YD des femelles de chaque classe. Ces corrélations sont nettement plus élevées que les corrélations de validation (de 0,32 à 0,95 avec une approche BLUP, 0,71 à 0,93 avec une

approche GBLUP, 0,33 à 0,87 avec une approche BayesC et 0,78 à 0,97 avec une approche SSGBLUP) ; ainsi, dans l'ensemble, malgré des précisions attendues faibles, les meilleurs et les moins bons animaux sont bien discriminés (voir figures 15 et 16). Nous avons également vérifié que les différences de niveau génétique estimé reflétaient bien des différences de fréquences de lésions observées. Entre les animaux du meilleur groupe et les animaux du moins bon groupe, selon les résultats d'une approche SSGBLUP, nous avons observé une fréquence plus faible de 6% (fréquence de 22% dans le moins bon groupe, contre 16% dans le meilleur groupe) pour BLC, 4% pour BLD, 12% pour DER, 8% pour ER, 1% pour LI, 4% pour OBL et 7% pour US. Ce type de validation assez frustrant, vérifiant la cohérence des valeurs génétiques estimées avec les phénotypes, a été utilisé par ailleurs pour les caractères de santé (Chapinal *et al.*, 2013, Machioldi *et al.*, 2015, McNeel *et al.*, 2017, par exemple).

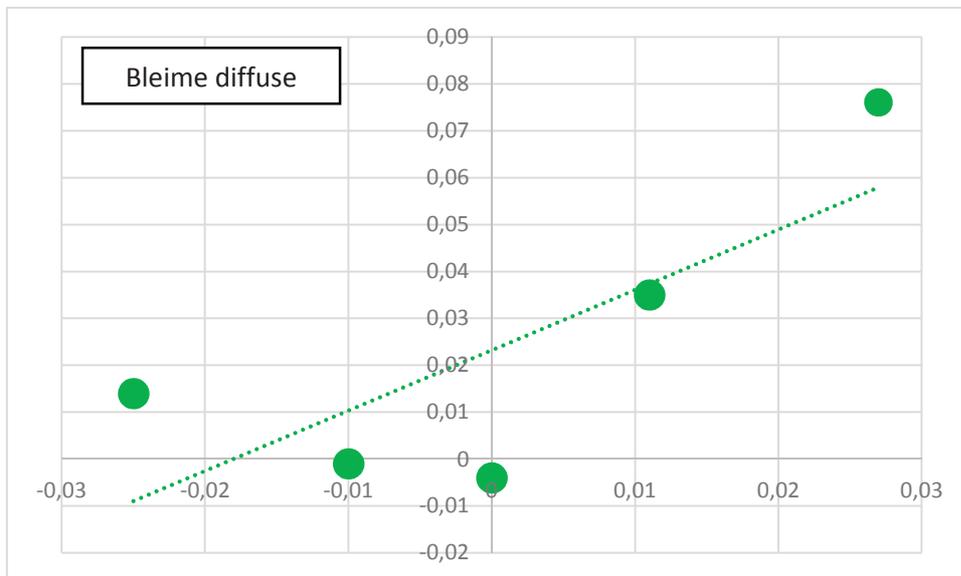


Figure 15. Evolution de la moyenne des performances corrigées (en ordonnée) avec la moyenne des valeurs génétiques prédites (en abscisse) des cinq classes d'animaux réalisées pour le caractère avec la plus faible corrélation entre moyennes des valeurs génétiques et moyennes performances corrigées (*la bleime diffuse*), lorsqu'une approche SSGBLUP est utilisée.

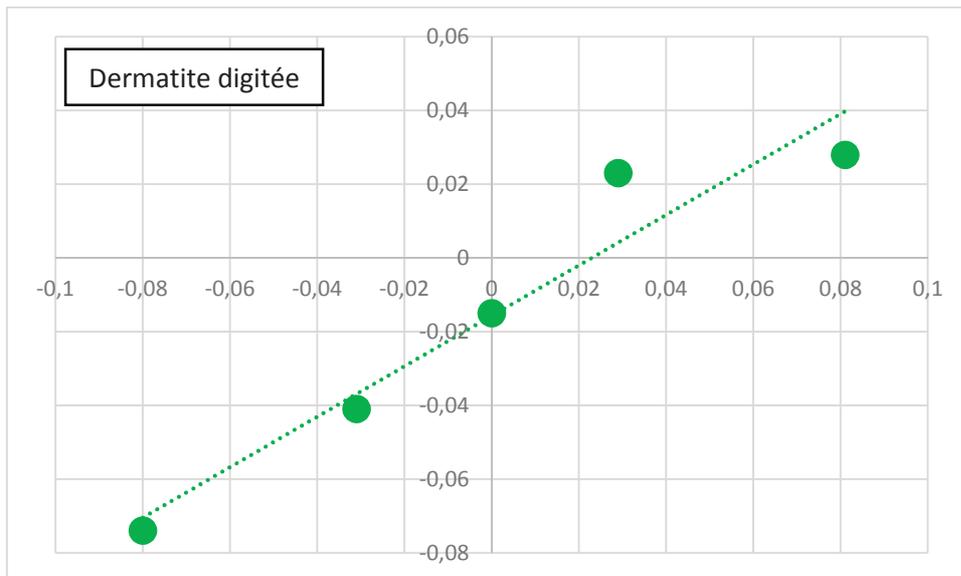


Figure 16. Evolution de la moyenne des performances corrigées (en ordonnée) avec la moyenne des valeurs génétiques prédites (en abscisse) des cinq classes d'animaux réalisées pour le caractère avec la plus haute corrélation entre moyennes des valeurs génétiques et moyennes performances corrigées (*la dermatite digitée*), lorsqu'une approche SSGBLUP est utilisée.

Nous avons également profité de cette étude pour confirmer les résultats concernant les pondérations de la matrice de parenté \mathbf{H} du SSGBLUP obtenus dans l'étude sur les caractères de carcasse des jeunes bovins. De façon similaire, nous avons observé peu de changement des précisions obtenues en modifiant le poids accordé à l'information polygénique (très légèrement diminution des précisions lorsque l'importance donnée à l'information polygénique augmente). Nous avons également observé une nette augmentation (donc une évolution défavorable) de la valeur des pentes de la régression des YD sur les valeurs génétiques prédites lorsque plus de poids est donné à l'information polygénique. Dans le cas des caractères de résistance aux lésions podales, les pentes sont déjà proches de l'unité en utilisant le paramétrage par défaut et augmenter le poids donné à l'information polygénique ne fait qu'augmenter le biais de l'évaluation SSGBLUP.

En complément de cette étude, la définition des seuils de détection des QTL et de la notion de QTL majeur mériterait d'être plus poussée, afin de les adapter plus finement aux données considérées. Par ailleurs, une détection de QTL utilisant l'approche SSGBLUP apporterait une base de comparaison intéressante. Nous pourrions également envisager de réaliser une évaluation génomique en utilisant la méthodologie française usuelle (basée sur un modèle de type BLUP assisté par marqueurs) sur la base des QTL identifiés, afin de comparer son efficacité à celle des approches testées.

E. Conclusions

Les travaux réalisés ont été valorisés sous plusieurs formes. L'étude polygénique a été régulièrement présentée aux comités de suivi du projet GENOSANTE, afin que les partenaires impliqués soient régulièrement informés des avancées. Outre l'article présenté ci-dessus, elle fera l'objet d'une présentation orale au congrès de l'EAAP 2017. Les études polygénique et génomique feront également l'objet d'une soumission au congrès mondial de génétique animale 2018. L'étude génomique sera formalisée sous forme d'article lorsque le volume de données disponibles le permettra.

Les premiers index produits par les entreprises de sélection partenaires de GENOSANTE pour la résistance aux lésions podales devraient être diffusés en novembre 2017.

Chapitre 3. Retour d'expérience : comment évaluer un nouveau caractère ?

Au cours de ma thèse, je me suis intéressée à des sujets variés, tant en termes de caractères que de méthodes. Malgré cette variété de sujets, le cœur de cette thèse a toujours été l'évaluation des nouveaux caractères et, dans la diversité des thèmes abordés, des généralités apparaissent. Ce dernier chapitre vise à les mettre en forme afin de dresser une liste de conseils propres au développement d'évaluations génétiques pour de nouveaux caractères. Je n'ai pas la prétention de détailler ici un protocole exhaustif ou une méthodologie absolue permettant de développer en un claquement de doigts une évaluation pour n'importe quel caractère, cette démarche restant à mon avis largement spécifique du caractère et de la race étudiés. Néanmoins je souhaite faire un retour d'expérience reprenant les points observés dans mes études, les surprises, les difficultés, les défis rencontrés, pouvant être utiles pour d'autres études et ainsi, je l'espère, donner une base de départ solide, constituée d'étapes incontournables, de pistes de réflexion et d'anticipation pour l'évaluation d'un nouveau caractère. Cette base de départ gagnerait à être étoffée au fur et à mesure de nos avancées dans l'évaluation de nouveaux caractères.

Que faire quand on cherche à développer une évaluation pour un nouveau caractère ? De mon point de vue, si l'essentiel du travail scientifique en tant que tel concerne la définition du modèle d'évaluation génétique puis le choix de la méthode d'évaluation génomique, la part la plus stratégique de l'évaluation d'un nouveau caractère se situe en amont, dans la collecte et le tri des données. Il est évident que, sans données, aucune évaluation ne peut être réalisée, mais il est également fondamental de disposer de données de qualité. Tout commence donc par la définition précise du ou des nouveaux caractères et l'obtention d'un jeu de données les représentant fidèlement.

I. La gestion des données

A. La définition des caractères

Avant même de s'intéresser aux données, il est important de décrire précisément le ou les caractère(s) que l'on souhaite évaluer, que la collecte de données ait déjà commencé (pour vérifier que les informations nécessaires sont bien remontées ou pour adapter la définition des caractères aux données disponibles) ou non (pour identifier les données d'intérêt). Si possible, cette étape

devrait avoir été entamée avant le début de la collecte, afin d'orienter la collecte et le tri des données, même si les hypothèses initiales peuvent être amenées à changer au fur et à mesure du projet, alors que l'on accumule de l'information (on pourra par exemple envisager de différencier les caractères selon leur milieu, selon le numéro de lactation...).

Cette définition se décline en plusieurs étapes. Tout d'abord, une caractérisation générale est nécessaire : il faut établir le type de performances auxquelles on s'intéresse et le groupe d'animaux d'intérêt, identifier la ou les caractéristique(s) de l'animal qu'on cherche à améliorer. Il faut ensuite déterminer finement quelle sera la mesure de la performance d'un animal donné (quand et comment est-ce que cette mesure doit être réalisée) pour chacun des caractères (voir figure 17). Encore une fois, cette démarche pourra être affinée ou modifiée par la suite.

Le but de cette étape est de décrire aussi clairement et finement que possible ce qu'on évalue et donc ce qu'on doit ou ne doit pas considérer comme une donnée intéressante pour l'évaluation. Elle permet également de commencer à dresser la liste des principales variables explicatives des caractères, qui devront être impérativement relevées avec les données.

Pour les caractères de carcasse, on cherche à améliorer les performances à l'abattage des jeunes bovins (identifiés comme tels par leur catégorie commerciale et leur âge) de races mixtes, ces caractères sont le poids de carcasse, l'âge à l'abattage et la conformation de carcasse, leurs définitions précises sont celles du système EUROP. Le phénotype d'un animal est la mesure ou l'appréciation (pour la conformation) de sa performance pour chacun des caractères.

Pour les caractères de santé des pieds, on cherche à améliorer la santé des pieds des vaches Holstein en lactation, plus spécifiquement la résistance aux lésions podales. Les lésions sélectionnées pour être incluses dans l'évaluation sont BLC, BLD, DER, ER, LI, OBL, US, les définitions de ces lésions sont celles de l'atlas ICAR (ICAR, 2015), à quelques adaptations spécifiques de la collecte de données française près. Le phénotype d'un animal est son statut atteint (la lésion est observée par un pareur sur au moins l'une des deux pattes arrières) ou non, pour chacune des lésions, lors du premier parage de sa vie productive. Malgré cette définition, l'information sur la sévérité de la lésion est remontée, afin que l'intérêt de la prise en compte du degré de sévérité puisse être testé, mais aussi et surtout à des fins de conseil en élevage.

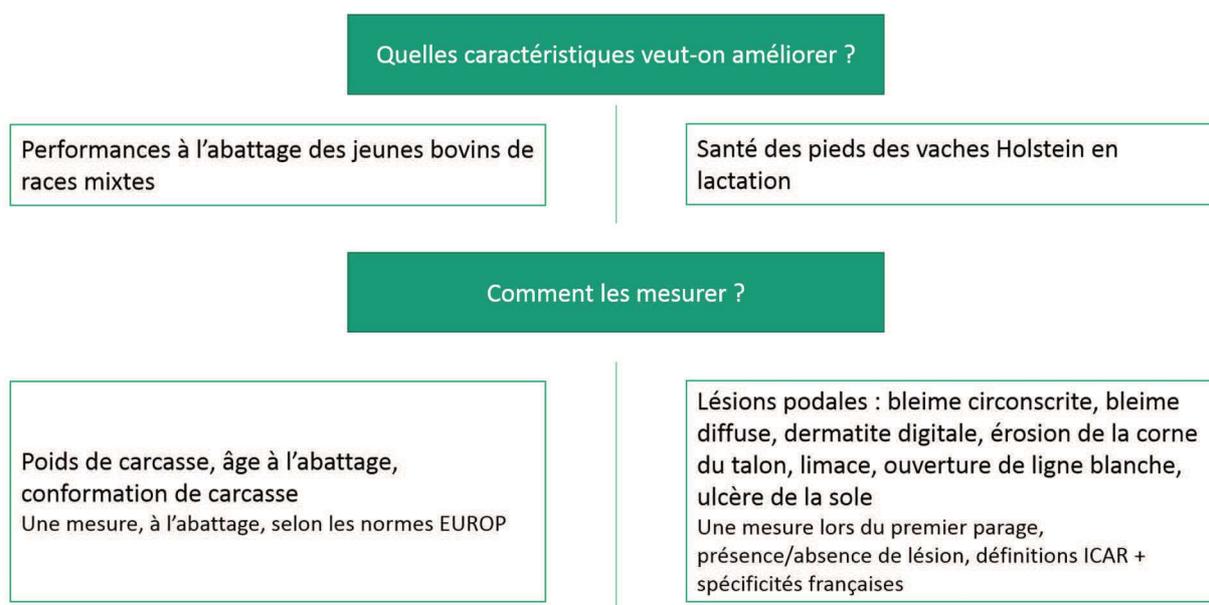


Figure 17. Démarche pour la définition d'un nouveau caractère

B. Qualité

Une fois les caractères déterminés, on peut s'intéresser de près à la qualité des données. Cette étape est absolument fondamentale : de sa rigueur dépend la précision de l'évaluation génétique, ainsi que de toute autre valorisation que l'on pourrait en faire.

Fonctionner par filtres successifs, éliminant des données selon l'utilité qu'on en a, permet de réaliser facilement des sous-ensembles de données, si celles-ci ont plusieurs usages possibles, et de mesurer la perte de données potentielle à chaque étape. L'ordre de ces filtres peut varier selon les besoins.

Un premier filtre concerne bien sûr la population d'intérêt : on ne conserve que les individus ciblés pour l'évaluation (vérification de la race et de critères de définition de la population). Dans le cas des jeunes bovins, par exemple, ne sont conservés que les mâles de la race d'intérêt, identifiés comme jeunes bovins par la catégorie commerciale déclarée à l'abattage, ayant un âge à l'abattage correspondant à la définition d'un jeune bovin.

Un autre filtre est spécifique des évaluations génétiques : toutes les données ne sont pas utiles à des fins d'évaluation. Les individus non « raccordés » à la population (parents inconnus) apportent peu d'information en évaluation polygénique (hormis la précision apportée au sein d'un groupe de contemporains). Les parents d'un individu doivent donc soit être déclarés dans les données ou pouvoir être récupérés au moyen de l'accès à sa parenté certifiée. Il faut également

disposer d'un nombre minimum d'animaux dans chaque classe d'effet fixe du modèle d'évaluation (cette étape pourra donc être modifiée au fur et à mesure de l'avancement de l'étude), voire si possible d'un minimum de descendants par taureau, afin d'estimer au mieux les effets du modèle et les valeurs génétiques.

Il faut bien évidemment également éliminer toute donnée considérée aberrante, dont la définition est dépendante du caractère étudié. Il existe néanmoins des étapes générales : éliminer les performances qui sont trop éloignées de la moyenne des performances (par exemple de trois ou quatre écarts-types d'écart avec la moyenne phénotypique, selon le nombre de données que l'on peut se permettre d'éliminer) et ne paraissent donc pas concevables, des performances pour lesquelles les effets d'environnement importants associés sont anormaux (une classe d'âge au vêlage incohérente avec le rang de vêlage, par exemple) ou inconnus et des données qui, par définition, ne devraient pas exister (une lésion podale de sévérité quatre, alors que le maximum est de trois, par exemple).

Au-delà de l'intérêt d'éviter d'inclure des données fausses dans l'évaluation, cette étape permet de repérer des erreurs dans les données. Ces erreurs peuvent être aléatoires (faute de frappe), mais peuvent révéler des problèmes plus importants et récurrents (problèmes dans la remontée de données, absence de contrôle au niveau d'un logiciel, mauvaises combinaisons de certaines informations, données ne correspondant pas à la définition déclarée). Il est donc crucial, d'une part de n'avoir aucune tolérance envers ces données clairement aberrantes et d'autre part de communiquer avec les personnes en charge de la collecte de données, pour comprendre si ces aberrations ont une cause identifiée et pour régler le problème pour la suite. Cette étape peut représenter des pertes de données importantes, mais nécessaires, et un travail régulier d'échange auprès des apporteurs de données peut permettre de réduire ces pertes à terme.

Un autre filtre de données possible concerne des données potentiellement biaisées : sans être aberrantes, elles peuvent représenter un risque de déviation trop important par rapport au reste des données et donc causer un biais dans l'évaluation si le modèle ne permet pas de prendre en compte leur particularité, ou tout simplement ne pas représenter d'intérêt. Les animaux qui pourraient être considérés comme « anormaux » pour diverses raisons ainsi que les données pour lesquelles on a connaissance d'un biais dans la façon dont la performance est relevée entrent dans cette catégorie. Dans le cas des caractères de carcasse, les jeunes bovins issus de transfert d'embryons et qui auront donc certainement bénéficié d'un traitement particulier ou les

individus issus de gestations gémellaires, probablement nettement moins développés que les autres, sont éliminés. Dans le cas des données de parage, nous avons éliminé les données issues de pareurs parant très peu d'animaux : elles pourraient être issues d'un formateur ou d'une personne réalisant une démonstration d'un logiciel plutôt que d'un pareur officiel. Nous avons également éliminé les lésions notées sur les pattes avant : étant donné qu'elles sont rarement parées, elles ne le sont souvent qu'en cas de lésions particulièrement graves.

Il existe de nombreux critères de qualité qui peuvent être ajoutés au cas par cas. Par exemple, dans le cas où plusieurs mesures sont supposées être réalisées sur un animal à la même date, il faut s'assurer qu'elles ont toutes été relevées (ou un nombre minimal considéré acceptable d'entre elles) et donc que la collecte de la donnée a été réalisée avec un minimum de rigueur et que toutes les mesures d'intérêt ont bien été remontées. Dans le cas des jeunes bovins, nous avons par exemple imposé que le poids de carcasse soit déclaré, considérant qu'une absence de poids de carcasse serait indicatrice d'un problème lors de la notation de la carcasse. Dans le cas des données de santé, nous avons exigé que les deux pattes arrières aient été notées par les pareurs, étant donné que le parage des membres postérieurs est le minimum attendu lors d'un parage. On peut également envisager l'addition de critères de contrôle qui viennent renforcer la qualité des données : l'adhésion de l'élevage au contrôle laitier officiel, permettant d'avoir accès à des données complémentaires (telles que la production laitière), l'élimination des catégories d'animaux peu représentées et potentiellement sélectionnées (vaches avec des rangs de lactation élevés). On peut enfin considérer de supprimer intégralement un caractère s'il ne peut pas faire l'objet d'une évaluation génétique de qualité. C'est notamment le cas des performances ayant une variabilité trop faible (la note d'état d'engraissement des jeunes bovins ou les lésions podales trop peu répandues dans la population, par exemple).

Le choix de ces différents filtres de sélection repose en partie sur des critères statistiques (par exemple, une déviation par rapport à la moyenne des performances) mais aussi, et surtout, sur la connaissance des contraintes de terrain influençant la collecte des données et des réalités physiologiques sous-jacentes aux performances mesurées. Avoir une bonne connaissance de la nature des données ou être en lien avec des personnes en charge de leur collecte ou pouvant apporter un éclairage physiologique ou vétérinaire est donc très important. C'est grâce à ce genre d'échanges que l'on peut mieux comprendre la structure et la nature des données (par exemple l'origine du pic d'abattage des jeunes bovins légèrement avant deux ans, suivi d'un arrêt brutal

ou encore l'existence de visites de parages concernant des effectifs très faibles) et ainsi adapter leur vérification à la réalité.

Une fois ces différentes étapes de sélection terminées, la remontée de données et leur mise en forme pour l'évaluation génétique devraient a priori rester stables et toute la phase de préparation des données devrait à l'avenir pouvoir être réalisée sans forte intervention humaine. Des vérifications régulières, au moyen de tableaux récapitulatifs donnant des statistiques générales sur la population, ainsi que le nombre d'individus éliminés à chaque étape de contrôle des données peuvent être un bon moyen d'assurer un suivi constant, afin de repérer d'éventuelles irrégularités.

Enfin, s'il est fondamental ici d'éliminer les données aberrantes, les autres critères de qualité (nombre minimal de phénotypes par classe d'effet d'environnement, par exemple) doivent toujours être considérés en regard de la quantité de données perdue qu'ils génèrent. Déterminer des critères sur lesquels on accepte une certaine tolérance et d'autres sur lesquels on est absolument intransigeant permet de trouver un équilibre entre l'épuration des données, qui permet d'assurer une évaluation plus sûre, et la valorisation de l'effort de collecte des données en en conservant un maximum. Deux phases différentes peuvent éventuellement être considérées : la phase d'étude, durant laquelle la sélection des données doit être assez drastique pour assurer une bonne estimation des paramètres génétiques, puis la phase d'évaluation en routine, pouvant inclure plus d'animaux. Dans le cas des jeunes bovins on a ainsi conservé uniquement les animaux issus de pères ayant au minimum cinq descendants avec performances dans la phase d'étude, puis toléré tous les individus avec pères connus dans l'évaluation.

La figure 18 résume les différentes étapes de tri et de contrôle de qualité des données pouvant être nécessaires en vue de la réalisation d'une évaluation génétique.

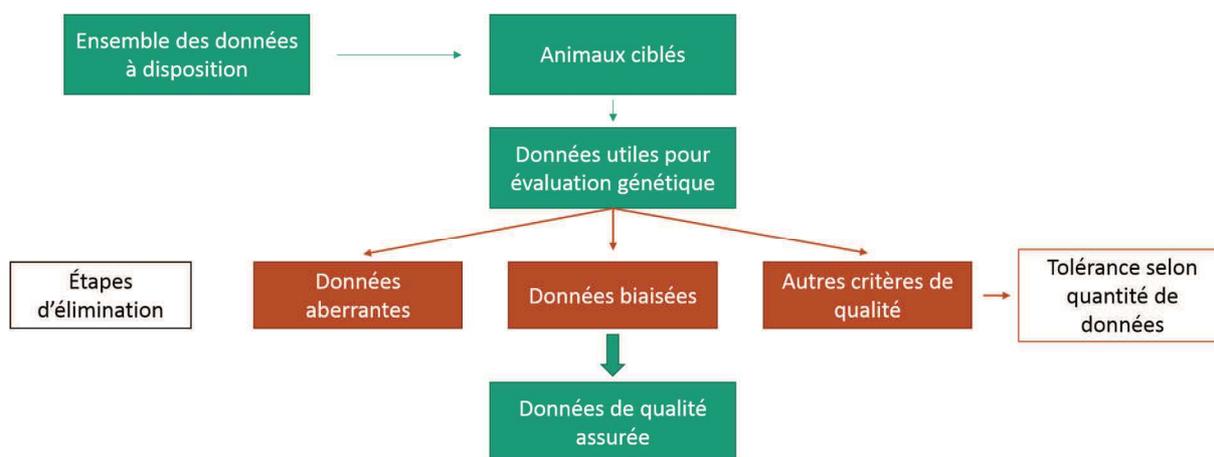


Figure 18. Tri et contrôle qualité des données.

C. Exhaustivité et représentativité de la population

Si la population sur laquelle est réalisée l'évaluation génétique n'est pas représentative de l'ensemble de la population d'intérêt, l'évaluation peut être biaisée.

Afin de disposer d'informations exhaustives, il est essentiel de réaliser un travail de sensibilisation auprès des apporteurs de données, ainsi que des éleveurs, si les informations sont directement récoltées dans les élevages, en insistant sur l'importance de l'exhaustivité pour l'obtention d'une évaluation génétique de qualité. Dans le cas d'informations coûteuses ou difficiles à récupérer, il est parfaitement compréhensible que, sans incitation, les données remontées ne le soient que pour un groupe d'animaux pour lequel il soit intéressant ou important pour l'éleveur de disposer de ces données. Le cas des données de santé en général est très représentatif de ce problème : par défaut, les seules données récoltées sont celles sur des animaux ayant été examinés par un vétérinaire, parés par un pareur ou traités pour un problème de santé par l'éleveur. Ces animaux sont donc soit atteints, soit a priori plus susceptibles que les autres animaux d'avoir eu un évènement de santé ayant entraîné l'enregistrement d'une information.

Malgré ce travail de sensibilisation, il est assez fréquent que les données à disposition ne soient pas exhaustives. Il y a certains moyens pour obtenir, à défaut d'exhaustivité, un jeu de données représentatif de la population d'intérêt, même si ce n'est pas toujours possible. On peut parfois tronquer le jeu de données pour ce faire, en éliminant certaines périodes (début de collecte) ou des catégories d'animaux (issus d'élevages ne remplissant pas certaines conditions), à condition de s'assurer de ne pas créer une autre forme de biais en procédant ainsi. Dans le cas des caractères de santé, on peut par exemple ne conserver dans l'évaluation que des animaux issus d'élevages

dans lesquels on dispose de données pour un pourcentage minimum d'animaux ou dans lesquels un minimum d'évènements de santé est déclaré, au risque d'entraîner une perte potentiellement conséquente de données et de causer un autre biais, en sélectionnant des élevages ayant une conduite d'élevage particulière. Ce problème d'exhaustivité n'est pas forcément similaire d'un caractère à l'autre : au sein des caractères de santé, par exemple, le cas des mammites cliniques (où les animaux pour lesquels un évènement de mammite clinique n'a pas été déclaré sont considérés comme sains) se distingue nettement du cas des lésions podales. Quoiqu'il en soit, il est nécessaire d'avoir accès à l'inventaire du cheptel si on veut connaître les animaux pour lesquels une performance n'a pas été relevée.

Par ailleurs si, pour des raisons de temps de calcul, il est nécessaire lors de la phase d'étude de ne conserver qu'un échantillon de la population à partir duquel seront estimés les paramètres génétiques ou sera développé le modèle, les critères de sélection des animaux ne doivent pas mener à sélectionner les individus sur une caractéristique liée à leurs performances (leur âge, par exemple) et donc un échantillon qui ne soit pas représentatif de la population. Il est préférable d'utiliser des critères aléatoires (en sélectionnant certains élevages selon leur numéro d'élevage, par exemple) ou des critères permettant de renforcer la précision de l'évaluation (nombre minimal de descendants par père et par niveau d'effet fixe).

D. Homogénéité

A moins qu'elle concerne une performance dont la notation soit purement objective (et encore, il faut alors s'assurer que les appareils de mesure sont bien réglés), une collecte de données est généralement sujette à des problèmes d'homogénéité.

Tout d'abord, si plusieurs personnes ou organismes participent à la collecte des données, la définition des performances à mesurer, les façons de les mesurer et de les noter doivent être aussi homogènes que possible. Dans le cas de notations subjectives, la formation des personnes réalisant la collecte de données est impérative. Une absence d'homogénéité dans la notation peut généralement être prise en compte à travers le modèle d'évaluation génétique mais une notation relativement homogène reste un gage de qualité de la collecte de données. Elle permet de s'assurer de la bonne compréhension des performances, de la bonne prise en main des outils permettant de relever les données.

A l'échelle internationale, une homogénéité des caractères relevés et des performances mesurées est la clef pour des collaborations de qualités : elle contribue à ce que les valeurs génétiques

estimées dans les différents pays soient plus comparables. Pour ces collaborations, les systèmes de normalisation des collectes de données jouent un rôle important (système EUROP pour les caractères de carcasse (Cartier et Moevi, 2007), consignes ICAR (ICAR, 2016)...).

E. Quantité

Afin d'assurer une estimation de paramètres génétiques d'une précision suffisante, il est nécessaire de disposer d'un volume de données conséquent.

Il est difficile de donner un chiffre minimal, tant la situation varie selon les caractères étudiés, et tant leurs héritabilités, leurs variabilités génétiques, ainsi que les volumes de données attendus sont différents selon les populations considérées. Néanmoins il faut définir relativement tôt un seuil minimal de données à atteindre avant de commencer à travailler à la conception du modèle. Ce seuil ne doit pas représenter une fin en soi, mais une base de départ considérée suffisante pour que les études menées sur ce premier échantillon soient robustes et représentatives de la population attendue à terme. Il n'est généralement pas pertinent de commencer à développer le modèle d'évaluation génétique sur un jeu de données trop réduit.

Cela ne signifie pas pour autant que le temps d'attente avant l'obtention d'un nombre de données suffisant soit du temps perdu. Ce temps peut être mis à profit pour repérer les éventuelles données erronées, de mettre en place les filtres de sélection des données, de faire remonter les inévitables problèmes inhérents à un début de collecte, voire de commencer à mettre en place les programmes informatiques d'évaluation et de tri des données, afin que toute la structure autour de l'évaluation génétique proprement dite soit en place lorsque les volumes de données suffisants seront atteints.

F. Communication et coordination

Dans le cas où une collecte de données implique plusieurs apporteurs, on peut mettre en place des rapports réguliers sur l'état de la collecte : des statistiques simples telles que des fréquences ou des moyennes de performances, sur l'ensemble de la population et détaillées par apporteur, le nombre d'élevages concernés par la collecte ou tout autre indicateur qui paraîtrait pertinent dans le cas concerné. Ces rapports permettent d'assurer le suivi de la collecte, de vérifier que le rythme d'arrivée de nouvelles données est cohérent avec ce qui est attendu, de s'assurer de l'homogénéité des performances remontées entre les apporteurs et de repérer tout changement qui semblerait anormal.

Les échanges avec l'ensemble des acteurs concernés permettent de signaler les problèmes potentiels révélés par ces rapports, mais également de transmettre à tous l'avancement du projet, de maintenir la motivation globale, qui peut être difficile à entretenir sur le long terme, particulièrement tant que les premiers résultats attendus ne sont pas encore disponibles et bien sûr de rappeler à chacun son rôle et l'importance d'un groupe multi-acteurs dans le développement d'une évaluation.

La figure 19 récapitule l'ensemble des étapes de gestion des données nécessaires dans le cadre du développement d'une évaluation génétique pour un nouveau caractère.

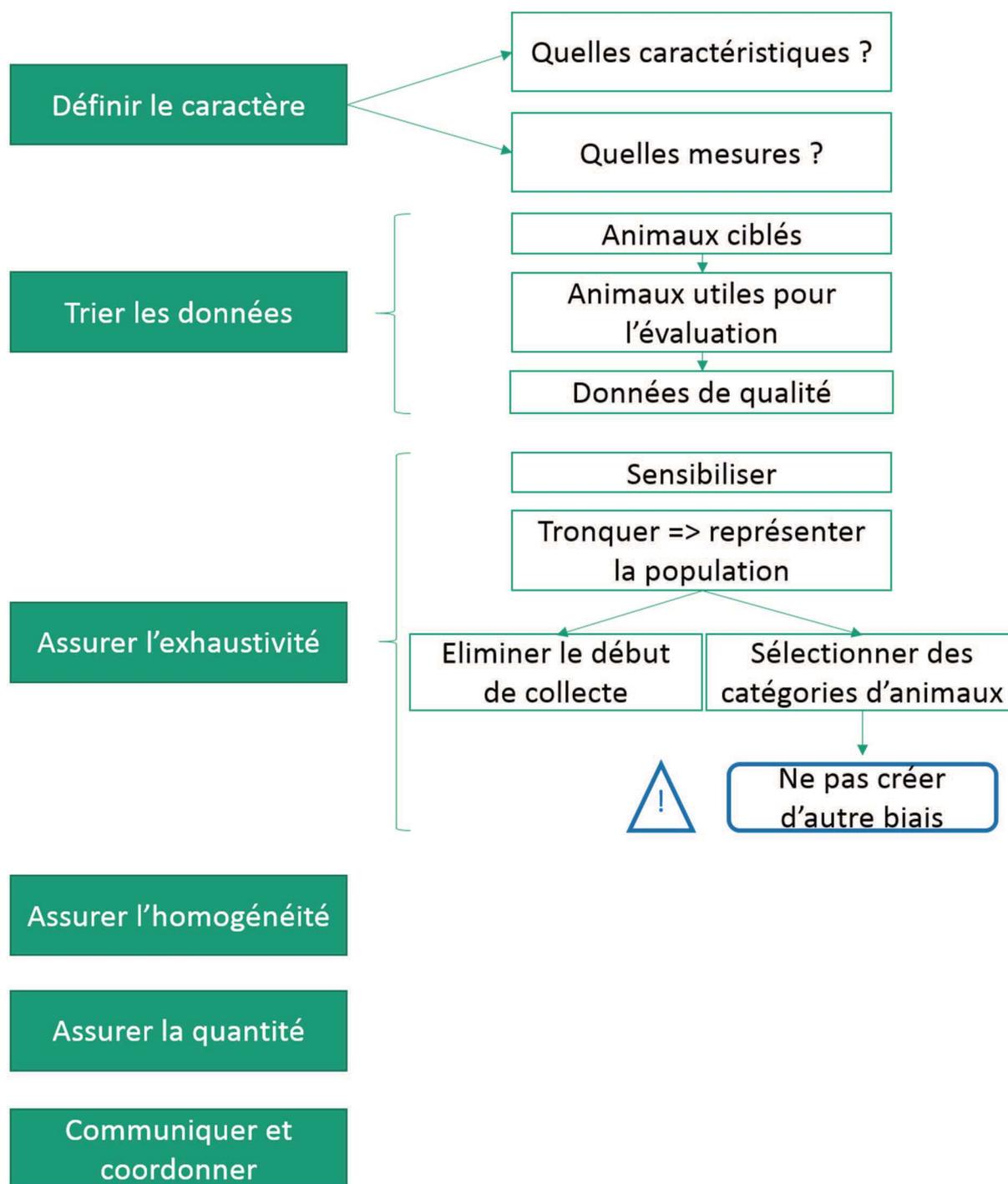


Figure 19. La gestion des données lors du développement d'une évaluation pour un nouveau caractère.

II. Développer un modèle d'évaluation

A. « Fouiller » les données

Développer un modèle d'évaluation nécessite, avant toutes choses, de bien connaître ce que les données peuvent nous apprendre.

Les performances en elles-mêmes comme les facteurs d'environnement les influençant doivent être étudiés de près. On peut s'intéresser à la distribution des données, à leur moyenne et leur variabilité en général et/ou selon certains facteurs environnementaux. On considère bien sûr également les effectifs d'animaux dans différentes classes d'effets d'environnement pressentis. Dans le cas de données répétées, on peut mesurer le pourcentage d'animaux avec données répétées, le nombre moyen de ces répétitions, la longueur des intervalles entre deux remontées de données et sa logique. Quels que soient les caractères considérés cette étape permet d'identifier les originalités du jeu de données puis de les prendre en compte dans le modèle d'évaluation. Dans notre cas, elle nous a permis de prendre conscience de la distribution particulière de l'âge à l'abattage chez les jeunes bovins, de la nécessité de prendre en compte un effet du parage pour les données de santé des pieds, que très peu d'éleveurs réalisaient des parages réguliers et répétés ou encore que les prévalences des lésions étaient très différentes dans des élevages avec des taux de parages très différents.

B. Définir les effets du modèle

Après cette étape de fouille des données, on doit s'intéresser à la définition des effets d'environnement influençant potentiellement le caractère étudié. On pourra tester des effets fréquemment utilisés dans des études similaires ainsi que les effets que l'étape d'investigation des données semble révéler comme importants. Généralement, on inclura un effet de « groupe de contemporains », comportant potentiellement peu d'animaux, reflétant la situation d'un groupe d'animaux précis dans un élevage à un moment donné (ou sur une courte période) ainsi que d'autres effets concernant potentiellement plus d'animaux à la fois et décrivant d'autres facteurs d'environnement. Le groupe de contemporains doit être suffisamment restreint pour qu'il soit bien représentatif d'une conduite spécifique du groupe. Il doit malgré tout être suffisamment grand pour éviter des pertes de données importantes résultant d'un minimum d'animaux par niveau trop restrictif. Une définition classique y combine l'élevage et une composante temporelle (l'année d'abattage pour les jeunes bovins, la date de visite pour les données de parage).

L'étape de fouille permet également, en fonction des différences de performances observées selon un facteur d'environnement donné, de juger si la façon la plus pertinente de le traiter est de le découper en classes ou de le considérer comme une covariable. Si on choisit de le découper en classes, on peut affiner les bornes des classes selon le nombre de phénotypes qu'elles incluent afin d'éviter des classes avec trop peu d'observations. C'est par exemple ce qui nous a conduit à ne pas découper les stades de lactation en classes au-delà de 400 jours de lactation pour les données de santé des pieds ou l'âge au vêlage de la mère au-delà de 85 mois dans le cas des jeunes bovins, le nombre d'animaux par classe allant décroissant à partir de ces seuils.

On peut alors vérifier, au moyen d'une analyse de variance sur un modèle intégrant les effets d'intérêt (mais, pour simplifier, pas nécessairement l'effet de l'animal), si les effets pressentis ont un effet significatif ou non sur les performances et comparer différents modèles (différentes combinaisons d'effets ou différents découpages en classes d'un effet fixe) via des critères statistiques, notamment le coefficient de détermination et les critères d'information Bayésien (BIC) ou d'Akaike (AIC), selon le modèle considéré et le volume de données disponible. Ces différents éléments fournissent des critères objectifs pour sélectionner le modèle expliquant le mieux les données. On peut également réaliser une évaluation génétique de test, prenant en compte l'effet de l'animal, afin d'estimer les valeurs des différents effets d'environnement, qui peuvent donner des informations complémentaires (facteurs environnementaux ayant des effets négligeables, gros écarts d'effets entre classes d'un facteur indiquant la nécessité d'un découpage de classes plus fin, vérification de la cohérence des effets...). C'est ce qui nous a fait prendre conscience d'un problème de confusion d'effets lorsque nous avons mis en place deux groupes de contemporains dans l'étude des caractères de carcasse de jeunes bovins, alors que les critères d'information statistiques étaient plutôt favorables à ce modèle. Plus généralement, vérifier l'ensemble des valeurs estimées des différents effets permet de s'assurer de l'adéquation du modèle aux données. Ce processus suppose plusieurs étapes de comparaison de modèles, avec calcul de critères d'information, d'évaluation test, jusqu'à ce qu'un modèle satisfaisant soit obtenu. Une fois les effets définis, cependant, le découpage en classes ne devrait pas être un sujet sur lequel il faille s'étendre trop longtemps : il faut assurer un découpage satisfaisant, mais bien souvent des petites variations dans la définition des classes d'effets fixes n'ont pas de conséquences sur l'estimation des paramètres ou des valeurs génétiques.

C. Adapter le modèle aux spécificités du jeu de données

La définition des effets peut se raisonner caractère par caractère mais, dans le cas d'une évaluation multicaractères, elle gagne à être réalisée pour l'ensemble des caractères simultanément, afin que les critères d'évaluation du modèle prennent en compte qu'il est utilisé pour analyser plusieurs variables de façon similaire. Il faut donc déterminer s'il est pertinent de réaliser une analyse multicaractères plutôt qu'unicaractère. Les paramètres génétiques sont les principaux critères à considérer dans cette décision (corrélations génétiques modérées entre les caractères, corrélations génétiques et résiduelles de sens opposé). Dans le cas des caractères de carcasse de jeunes bovins, où la majorité des corrélations génétiques étaient modérées à fortes, prendre l'ensemble des caractères en compte simultanément permettait d'intégrer les liens génétiques existant entre eux. L'âge à l'abattage peut certes représenter un caractère intéressant à améliorer pour les éleveurs, mais a aussi été intégré en tant que caractère afin que les deux autres caractères en soient mieux corrigés, notamment du fait des corrélations génétiques et résiduelles de sens opposé qui les relient. Une évaluation multicaractères peut intégrer des caractères qui ne sont pas directement des caractères d'intérêt, s'ils sont importants pour l'évaluation des autres caractères. C'est le cas du statut de parage pour les caractères de lésions podales, que nous avons utilisé comme indicateur de la présélection, mais qui ne présente a priori pas d'intérêt à être sélectionné en tant que tel. Quelle que soit l'étape de développement du modèle, il est important de garder à l'esprit les possibilités existantes en termes de capacités de calculs. Dans le cas des caractères de santé, par exemple, nous aurions pu, une fois les corrélations génétiques estimées, réaliser des évaluations génétiques séparées pour les caractères infectieux et non-infectieux, car ils étaient généralement liés par des corrélations génétiques faibles. Cependant, au vu des volumes de données concernées et des capacités de calcul disponibles, il était tout à fait possible de réaliser une évaluation multicaractères sur l'ensemble des caractères et ceci était moins contraignant que de développer deux chaînes d'évaluation distinctes.

Les deux groupes de caractères ont fait l'objet d'une étude visant à déterminer si les caractères devaient être analysés séparément selon certains facteurs environnementaux et si la prise en compte de variances résiduelles hétérogènes était souhaitable. La prise en compte de variances résiduelles hétérogènes ou d'interactions génotype-milieu passe tout d'abord par la définition, selon ce qu'on a pu observer des données, des facteurs environnementaux selon lesquels on veut différencier les caractères ou leur variance résiduelle. On peut ensuite réaliser une estimation de paramètres génétiques en considérant comme des caractères différents le même caractère dans

différents environnements, puis analyser les corrélations génétiques et les variances génétiques entre les caractères exprimés dans ces différents environnements. Si les corrélations génétiques sont faibles ou modérées entre des versions d'un même caractère dans différents environnements et les variances génétiques différentes selon l'environnement, la prise en compte d'interactions génotype-milieu est pertinente, voire impérative, sinon elle peut être ignorée. Si c'est le cas, on peut examiner les variances résiduelles. Si elles sont assez semblables, il n'est pas non plus pertinent de prendre en compte des variances résiduelles hétérogènes. Si elles sont manifestement très différentes, on peut comparer les valeurs génétiques estimées dans un cas où on considère des variances résiduelles hétérogènes et dans un cas dans lequel on ne les considère pas. En effet, il n'est pas forcément nécessaire de prendre en compte des variances résiduelles hétérogènes dans le modèle si cela ne change rien dans l'estimation finale des valeurs génétiques, même si l'étude des données suggère cette hétérogénéité. Néanmoins, comme cette prise en compte est assez négligeable en termes de temps de calcul, on peut aussi la conserver même si elle n'apporte que peu de différences. C'est sur la base de ces raisonnements pragmatiques que nous n'avons pas considéré d'interactions génotype-milieu selon l'intensité de parage des élevages dans le cas des caractères de lésions podales mais que nous avons conservé des variances résiduelles hétérogènes selon une combinaison $\text{parage} \times \text{année du parage}$. Nous n'avons à l'inverse pas conservé de variances résiduelles hétérogènes selon le nombre d'étés dans la vie d'un animal pour les caractères de carcasse des jeunes bovins lors de la mise en place de l'évaluation officielle. Ces choix traduisent une fois de plus la recherche d'un compromis entre complexité du modèle et bénéfice attendu.

Au cours de l'étude sur les caractères de santé des pieds, nous avons envisagé la possibilité de prendre en compte des données répétées. Au tout début de l'étude, nous avons pris en compte des informations multiples par animal, malgré le faible pourcentage d'individus avec données répétées. Ceci a allongé considérablement les temps de calcul d'estimation des paramètres génétiques, résultant surtout en des difficultés de convergence de l'algorithme utilisé et a rendu impossibles les analyses sur certains échantillons spécifiques de la population. Nous avons donc considéré uniquement la première information par animal, pour une perte de données de parage relativement minime. Cette décision n'a toutefois pas été sans soulever un certain nombre de questions, notamment lors de la prise en compte des individus non parés, comme évoqué un peu plus tôt. Par ailleurs, les caractères de lésions podales ayant de faibles héritabilités, il aurait été particulièrement intéressant de pouvoir bénéficier de données répétées, afin d'obtenir une

augmentation de la précision. Néanmoins, comme les autres spécificités du BLUP, la prise en compte de données répétées doit se raisonner en comparant son intérêt aux contreparties dues à son inclusion et, dans notre cas, l'inclusion de ces données répétées aurait été trop coûteuse en temps et surtout aurait représenté des risques de confusion entre l'effet génétique de l'animal et son effet d'environnement permanent au vu du faible nombre de données. Ce manque de données est principalement lié à la mise en place récente de la collecte de données, visant en premier lieu à récolter des données sur un maximum d'animaux différents. Par la suite, les animaux avec données répétées devraient être plus nombreux et la possibilité de prendre en compte plusieurs phénotypes par animal sera à reconsidérer.

Pour les deux groupes de caractères, nous avons été confrontés à la problématique d'une possible présélection des animaux pour lesquels nous disposons de données. Pour les jeunes bovins, nous disposons d'informations exhaustives pour les caractères concernés, mais il était possible que ces animaux aient été sélectionnés en amont. Pour les caractères de santé, nous ne disposons de données que pour les individus parés et donc choisis pour l'être. En-dehors des éliminations que l'on peut réaliser sur le jeu de données, il existe plusieurs possibilités pour contourner ou prendre en compte le fait qu'un jeu de données n'est pas représentatif de la population d'intérêt. Si le critère de choix des animaux (ou un critère pouvant influencer ce choix, par exemple un caractère génétiquement corrélé avec le caractère d'intérêt) pour lesquels on dispose de données est connu et qu'il est relevé sur un grand nombre d'animaux (dans l'idéal toute la population), il peut être intégré dans l'évaluation comme un facteur d'environnement ou comme un caractère supplémentaire. Le traiter comme un caractère supplémentaire permet d'inclure dans l'évaluation les animaux pour lesquels on ne dispose pas de phénotypes pour les caractères d'intérêt, mais qui font malgré tout partie des animaux ciblés pour l'évaluation, et pour lesquels on dispose d'informations sur le caractère supplémentaire, ce qui permet de disposer d'un échantillon représentatif de la population et d'informations supplémentaires. Dans le cas des caractères de santé des pieds, par exemple, certaines études utilisent les caractères de morphologie des pattes comme des caractères indicateurs de la santé des pieds et incluent les vaches non parées mais phénotypées pour la morphologie des pattes dans l'évaluation (Haggman *et al.*, 2013, Van der Linde *et al.*, 2010). C'est ce que nous avons voulu faire en étudiant la pertinence de prendre en compte le poids de naissance pour les jeunes bovins et le statut de parage pour les caractères de santé des pieds.

Si la non-exhaustivité des données peut effectivement être un problème, cela n'a malgré tout pas forcément de conséquences importantes pour l'évaluation génétique. D'une part, si les animaux retenus le sont aléatoirement ou d'une façon qui n'est pas directement liée aux performances, l'échantillon utilisé peut toujours être représentatif de la population. D'autre part, cette non-exhaustivité peut, même si elle est avérée, être sans importance pour l'estimation des paramètres génétiques et le classement des taureaux. Si les façons de prendre en compte la non-exhaustivité ou de la contourner sont trop lourdes à mettre en place en regard du biais causé, il peut être plus intéressant de ne pas la prendre en compte et de considérer le biais négligeable. Il est également possible que ce biais existe, soit important, mais qu'on ne dispose pas de moyen de le prendre en compte de façon satisfaisante. Il n'y a alors pas d'autre choix que de réaliser l'évaluation malgré tout, en envisageant une modification future (par exemple l'acquisition et l'inclusion d'information supplémentaires) permettant de corriger le problème, sachant que cela entraînera des changements dans les résultats de l'évaluation.

Les généalogies des bovins laitiers sont généralement bien connues. Il est malgré tout possible que certains ancêtres ne soient pas connus, si on remonte loin les généalogies, qu'une branche de la généalogie soit inutile (cas d'individus n'ayant qu'un seul descendant avec performances et non reliés à d'autres individus avec performances ; on considérera alors ces individus comme inconnus), que des parents soient d'origine étrangère et qu'on ne dispose pas des informations pour remonter leur généalogie... Implicitement, tous ces individus inconnus sont considérés comme ayant une espérance de leur valeur génétique nulle. Cette situation peut convenir dans certaines populations et pour certains caractères : s'il n'y a pas ou peu eu de progrès génétique ou de dégradation des valeurs génétiques par réponse corrélée induite par une sélection sur d'autres caractères, notamment. A l'inverse, si on observe un progrès génétique ou que certains individus sont issus de taureaux étrangers sélectionnés pour les caractères considérés, l'hypothèse d'une espérance nulle des valeurs génétiques des individus inconnus peut causer un important biais dans les évaluations. Il convient alors de mettre en place des « groupes de parents inconnus », au sein desquels les valeurs génétiques ont la même espérance (Quaas, 1988), afin d'intégrer une hétérogénéité de niveau génétique entre animaux issus des parents inconnus. La définition de ces groupes intègre presque systématiquement une composante temporelle afin de prendre en compte le progrès génétique (tous les parents inconnus d'individus nés au cours d'une période donnée sont regroupés), éventuellement le sexe de l'animal et du parent, pour intégrer des niveaux génétiques différentes entre les mâles et les femelles (regroupement des pères de mâles,

des pères de femelles, des mères de femelles, des mères de mâles), ainsi parfois qu'une composante géographique (regroupement des parents de taureaux étrangers selon leur pays d'origine). Dans le cas des jeunes bovins, la prise en compte de groupes de parents inconnus changeait peu l'estimation des valeurs génétiques, du fait du faible progrès génétique observé (quelques différences apparaissaient pour l'âge à l'abattage, qui était le caractère montrant le progrès génétique le plus important, du fait d'une réponse corrélée à une sélection sur la précocité laitière des femelles). Ils ont néanmoins été conservés, afin qu'un futur progrès génétique puisse facilement être pris en compte, l'accroissement des temps de calcul liés à l'inclusion de groupes de parents inconnus étant négligeable. Lors de la mise en place de l'évaluation des lésions podales des groupes de parents inconnus ont été utilisés, compte tenu de l'utilisation régulière de taureaux étrangers en race Holstein dont on ne connaît pas le niveau génétique sur ces caractères.

Les remarques ci-dessus donnent un aperçu des développements du modèle d'évaluation génétique que nous avons pu réaliser lors de l'analyse des deux groupes de caractères étudiés, ainsi que les critères qui ont été utilisés pour prendre la décision de conserver ou non ces développements.

D. Approfondir ses connaissances sur les caractères et l'évaluation considérés

Il existe diverses caractéristiques spécifiques des évaluations génétiques qu'on peut détailler lors du développement d'un modèle d'évaluation, pour en estimer la robustesse et la cohérence ou obtenir des informations supplémentaires sur les caractères étudiés.

Tout d'abord, dans le cas où les héritabilités estimées sont faibles, il est utile de regarder les écarts-types génétiques et de calculer les coefficients de variation génétique (ratio entre l'écart-type génétique et la moyenne phénotypique). En effet, une héritabilité faible peut indiquer aussi bien une faible variabilité génétique et donc peu de possibilités d'amélioration génétique qu'une très grande variabilité environnementale et donc une faible précision des valeurs génétiques. Calculer les coefficients de variation permet de s'assurer qu'une variabilité génétique suffisante est présente (ou non) dans la population pour qu'un progrès génétique puisse être obtenu. Ceci permet également d'avoir une idée du progrès génétique possible en unités physiques. Nous nous y sommes intéressés dans le cas des caractères de santé des pieds, dont les héritabilités estimées sont de l'ordre de 0,02 à 0,09, afin de confirmer qu'il était envisageable de réaliser une sélection génétique sur ces caractères.

On doit également s'intéresser au calcul des coefficients de détermination en réalisant une évaluation test. En calculer des moyennes pour différentes catégories d'animaux (individus avec performances, taureaux selon leur nombre de descendants) permet de savoir quelles sont exactement les précisions qui peuvent être attendues sur la base du modèle développé et de la structure de la population. Cette information permet notamment de déterminer si une évaluation polygénique peut être viable pour les animaux ne disposant pas d'information génomique ou si une information génomique sera absolument nécessaire pour l'obtention de précisions satisfaisantes lors de la sélection des jeunes reproducteurs mâles.

Il est également informatif d'étudier le progrès génétique observé, afin d'une part de s'assurer de sa cohérence et d'autre part de vérifier si les caractères considérés ont subi une évolution de leur niveau génétique moyen *via* des réponses corrélées induites par un progrès ou une dégradation d'autres caractères. Dans le cas des jeunes bovins, nous avons pu constater que ni le poids ni la conformation de carcasse n'avaient subi de dégradation marquée sur les années de données disponibles, malgré une impression générale dans la filière d'une diminution du potentiel boucher des animaux. Nous avons également pu observer un important progrès sur l'âge à l'abattage, relié à un progrès important de la précocité des animaux en race Normande observé par ailleurs (Roxane Vallée, communication personnelle), sous l'effet de la sélection laitière.

L'estimation des valeurs génétiques permet également de comparer plusieurs modèles entre eux. Calculer la corrélation entre les valeurs génétiques de l'ensemble de la population ou des animaux précisément évalués, estimées en utilisant un modèle ou un autre, permet de mesurer les différences entre chaque modèle. Ces corrélations doivent être observées en regard du CD des animaux pour ces caractères pour éviter de sur-interpréter des différences : des corrélations de 0,85 entre les valeurs génétiques des taureaux estimées avec deux modèles différents seront considérées hautes si les CD moyens sont faibles (comme dans le cas des caractères de santé des pieds), mais démontreront une différence assez marquée dans le cas de caractères avec des CD plus élevés. Ceci permet de mesurer l'ampleur des différences entre les essais réalisés.

Enfin, hors de toute considération de modèle, afin d'accroître notre connaissance sur les caractères étudiés, on peut étudier plus en détail les paramètres génétiques, notamment en examinant les valeurs et vecteurs propres de la matrice de (co)variances génétiques. Ceci permet de repérer si les données collectées présentent des redondances (si, sur 7 caractères, 4 vecteurs propres expliquent 98% de la variabilité génétique totale, alors 4 combinaisons de caractères

décrivent la quasi-totalité de cette variabilité génétique). On en déduit le rang auquel cette matrice peut être réduite sans entrainer de pertes importantes d'informations, s'il devient nécessaire de faire des analyses particulièrement lourdes (dans le cas d'analyses multicaractères avec un grand nombre de caractères par exemple) ou encore d'identifier des groupes de caractères entre lesquels il peut être envisageable de fixer les corrélations génétiques à zéro. Réduire le rang de la matrice de (co)variance génétique permet également d'éviter des problèmes numériques d'estimation des éléments de cette matrice (il est difficile d'estimer ces éléments si les variances génétiques sont proches de 0 et les corrélations génétiques proches de 1 ou -1).

Pour conclure, il existe de très nombreux paramètres permettant de tendre vers un modèle d'évaluation génétique aussi adapté que possible à un jeu de données et de nombreuses caractéristiques d'intérêt, lorsqu'on prévoit l'évaluation d'un nouveau caractère, permettant de préciser l'architecture génétique des caractères, la pertinence d'une évaluation ou de comparer différents modèles concurrents entre eux. Néanmoins, dans le cas des deux groupes de caractères considérés, les adaptations considérées ont, bien souvent, eu peu de conséquences sur l'estimation des paramètres génétiques et des valeurs génétiques, la méthodologie du BLUP étant extrêmement souple et robuste. Cela ne dispense pas, bien sûr, du travail détaillé ci-dessus, qui permet de se rapprocher du « modèle idéal ».

La figure 20 récapitule l'ensemble des étapes-clés du développement d'un modèle d'évaluation polygénique pour un nouveau caractère.

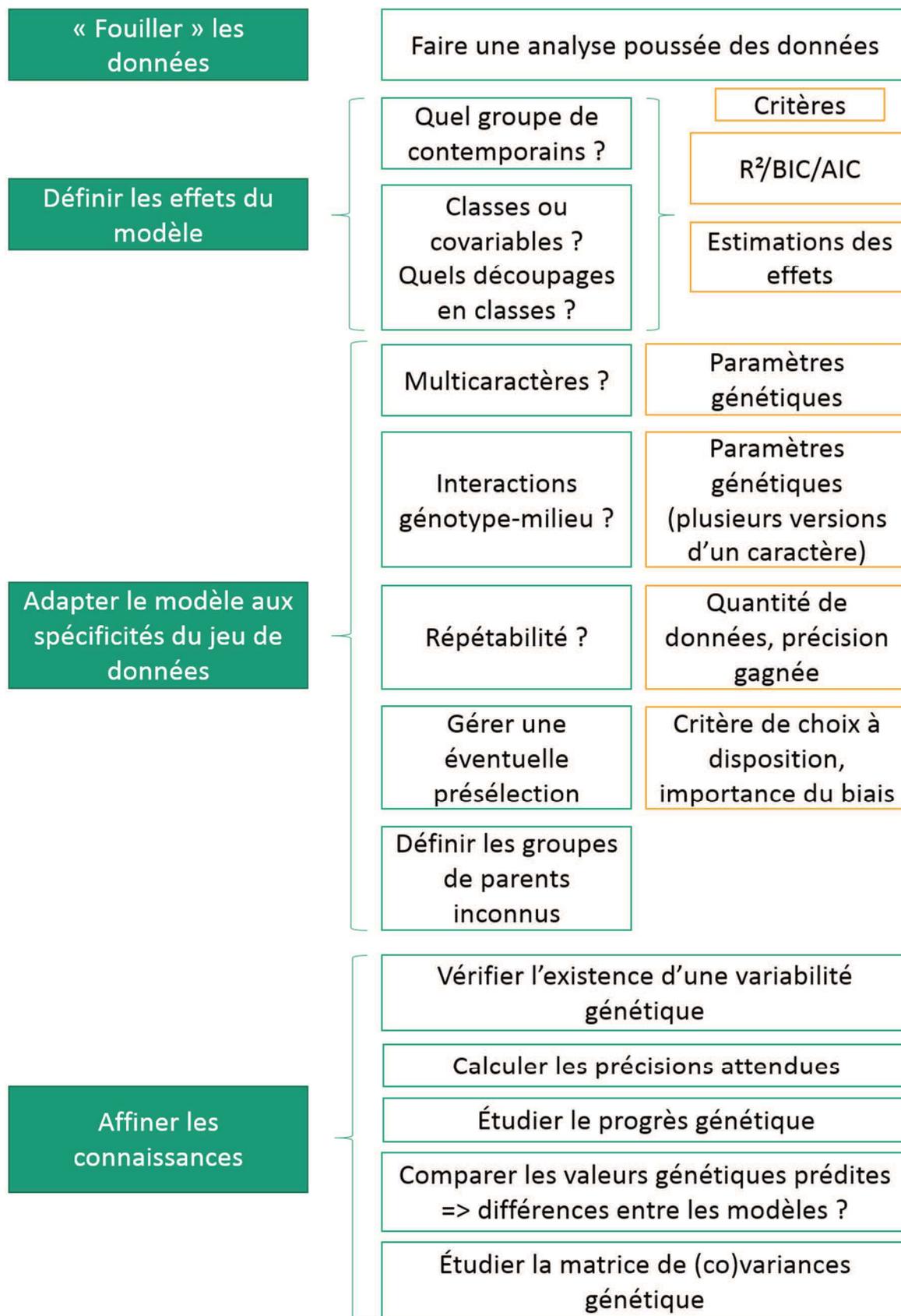


Figure 20. Le développement du modèle polygénique lors du développement d'une évaluation pour un nouveau caractère.

III. Développer une évaluation génomique

A. Définition de la population de référence

La première étape dans la mise en place d'une étude génomique est la définition d'une population de référence. En bovins laitiers, le génotypage est de plus en plus fréquent. Néanmoins il est parfois nécessaire de réaliser des campagnes de génotypages spécifiques quand on étudie un nouveau caractère (ce qui a été le cas pour les lésions podales, par exemple), si on souhaite augmenter fortement le nombre d'animaux à la fois phénotypés et génotypés, afin de disposer d'une population de référence d'individus avec performances propres. La population de référence servant de base pour l'évaluation génomique, en permettant d'estimer les effets des SNP, il est important qu'elle contienne autant que possible des individus pour lesquels les phénotypes sont connus avec une bonne précision. En bovins laitiers, ces populations sont donc historiquement le plus souvent constituées de taureaux (disposant de DYD comme phénotypes). Dans le cas de nouveaux caractères, cependant, il peut être difficile de disposer de phénotypes précis de taureaux, à cause d'un manque de données ou d'héritabilités faibles. Il est donc pertinent d'intégrer des individus avec performances propres et génotypés à la population de référence, afin d'en augmenter nettement la taille. Nous avons été dans deux configurations assez différentes. Pour les caractères de carcasse des jeunes bovins, nous disposions de suffisamment de taureaux ayant des phénotypes précis (grâce à un nombre relativement important de descendants et des héritabilités moyennes des caractères) et nous n'avons pas intégré de jeunes bovins génotypés dans la population de référence. Pour les caractères de santé des pieds, les taureaux disposaient de phénotypes peu précis dans l'ensemble : la plupart avaient peu de filles avec performances et les héritabilités des caractères étaient nettement plus faibles. Nous avons donc intégré les femelles génotypées avec performances propres dans la population de référence. Cette population devrait rapidement gagner en qualité et en dimension, au vu de l'augmentation rapide des volumes de données collectés.

B. Définition de la population de validation

Afin de réaliser une étude de validation de l'évaluation génomique, il faut définir une sous-population de validation au sein de la population de référence, dont les autres animaux constitueront la population d'apprentissage. On peut parfois envisager plusieurs définitions de population de validation. Dans le cas d'une population de référence contenant plusieurs catégories d'animaux (des animaux avec performances propres et des taureaux évalués sur les

performances de leurs descendants), il semble préférable pour des raisons d'homogénéité d'utiliser des animaux provenant uniquement d'une catégorie. En effet, les corrélations de validation sont calculées en pondérant les valeurs génétiques estimées par la précision (potentiellement approximative) des DYD ou YD. Ainsi une corrélation de validation au sein d'une petite population contenant des individus avec performances propres et quelques taureaux reviendrait en pratique, si les taureaux sont bien connus sur descendance, à ne calculer cette corrélation que sur les taureaux. On préfère alors considérer les 20% plus jeunes individus génotypés et phénotypés si on dispose de suffisamment d'individus génotypés avec performances propres ou les 20% plus jeunes pères génotypés dans le cas inverse.

On peut envisager de définir plusieurs populations de validation différentes, afin de constituer des populations de validation particulièrement bien connues (en sélectionnant ces populations uniquement parmi les animaux disposant de suffisamment d'informations ou les animaux les plus fortement apparentés à la population d'apprentissage) ou correspondant autant que possible aux futurs candidats à la sélection. Les conséquences du choix d'une population de validation sur la gestion du jeu de données sont relativement évidentes pour les individus génotypés : on doit éliminer leurs performances (et ainsi réaliser l'évaluation comme s'ils n'avaient pas de performances). Les choses sont un peu moins simples pour les animaux disposant de performances mais pas de génotypes, qui sont pris en compte dans le calcul des DYD des pères génotypés ou dans une évaluation de type Single-Step. Les 20% plus jeunes animaux génotypés ou les descendants génotypés des 20% pères génotypés les plus jeunes ne représentent qu'une fraction des jeunes animaux dont on considère les performances. Il y a donc deux façons d'éliminer les performances afin de préparer une évaluation de validation : éliminer uniquement les performances des individus de la population de validation (ou de leurs descendants, dans le cas d'une population de validation constituée de taureaux) ou éliminer les performances de tous les individus nés après le plus vieux des individus de la population de validation (ou de leurs descendants, dans le cas d'une population de validation constituée de taureaux). Cette dernière solution, plus cohérente, peut représenter néanmoins une perte conséquente de données et doit être soigneusement réfléchi. C'est la stratégie que nous avons utilisée dans le cadre de nos études génomiques.

C. Remarques sur l'approche Single-Step

Les deux études génomiques – et tout particulièrement celle sur les caractères de carcasse des jeunes bovins – nous ont montré l'intérêt de bien pondérer l'importance donnée aux matrices de parenté génomique et polygénique en fonction du jeu de données considéré lorsqu'on utilise une méthode d'évaluation Single-Step, ainsi que l'aspect empirique de cette démarche. On peut raisonner le choix des pondérations de la même façon que le choix d'une approche d'évaluation génomique, au moyen d'une étude de validation, en étudiant les différences de précision et le contrôle du biais selon les pondérations utilisées. La modification des pondérations a un effet important sur le contrôle du biais, mais elle semble souvent avoir peu de conséquences sur la précision, critère prépondérant lors du choix d'une approche d'évaluation. Ainsi, même si la démarche de détermination des pondérations est peu satisfaisante, elle est nécessaire si l'on souhaite mettre en place une évaluation génomique de type Single-Step ou comparer les performances de cette méthode à d'autres méthodes génomiques. Néanmoins, cette étape est moins cruciale que celle de la détermination de l'approche à utiliser (choix d'une approche en une ou deux étapes ou de la meilleure approche en deux étapes).

Tester la méthode Single-Step alors qu'il n'était *a priori* pas envisagé de la mettre en place pour une évaluation en routine par souci d'homogénéité avec les autres évaluations génomiques officielles en France, nous a permis de démontrer son intérêt pour les deux groupes de caractères étudiés. L'approche SSGBLUP est en effet apparue comme la meilleure dans les deux cas. C'est par le biais d'études similaires à celles que nous avons réalisées qu'il est possible d'estimer l'intérêt d'une nouvelle approche relativement aux approches disponibles et qu'il devient ainsi envisageable de motiver une transition plus globale vers de nouveaux modèles ou de nouvelles méthodologies pour la réalisation d'évaluations officielles. En France comme dans d'autres pays, une transition dans les années à venir vers l'utilisation d'une approche SSGBLUP en routine est en cours de réflexion.

D. Choix de l'approche la plus appropriée

Lors du choix de méthode d'évaluation officielle (choix d'une approche, parmi les approches en une ou deux étapes possibles), plusieurs facteurs sont à prendre en compte. Tout d'abord, bien sûr, les résultats de la (ou des) étude(s) de validation. On donne généralement plus d'importance à la précision qu'au contrôle du biais et, si des études ont été réalisées sur plusieurs populations de validation différentes, il faut les analyser en fonction de l'importance qu'on accorde à chaque

population de validation (selon la précision des phénotypes de cette population et le point auquel elle reflète les candidats à la sélection). Ces résultats permettent de classer les différentes méthodes entre elles ainsi que d'avoir une estimation de la précision qu'elles permettront d'atteindre. Ensuite, ces résultats doivent toujours être analysés en lien avec des considérations pratiques : les temps de calcul et les besoins en mémoire nécessaires à la réalisation des évaluations sur la base des différentes approches peuvent être d'autres critères de décision, ainsi que l'homogénéité avec les autres évaluations en place ou les limitations de certaines approches en raison des volumes de données pouvant être traités. Ces critères de choix sont résumés dans la figure 21.

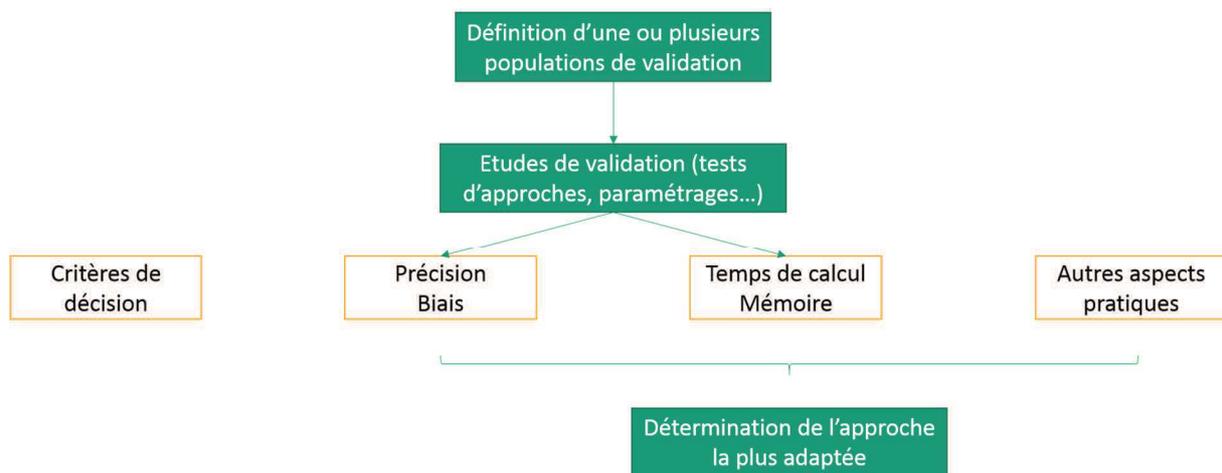


Figure 21. Choix de la méthode d'évaluation génomique.

Les études de validation permettent de comparer des méthodes génomiques en fonction de l'adéquation entre les valeurs génétiques estimées et une approximation des valeurs génétiques vraies (au travers des DYD ou YD) des animaux de la population de validation. Les estimations de la précision et du biais des méthodes comparées sont donc dépendantes de la précision des DYD ou YD utilisés. Encore une fois, nous avons été confrontés à deux cas très différents. Pour les caractères de carcasse des jeunes bovins, les DYD des taureaux étaient suffisamment précis pour que nous puissions interpréter simplement les résultats des études de validation. Dans le cas des caractères de résistance aux lésions podales, la situation était moins évidente : nous disposions de YD peu précis comme critère de validation et les précisions estimées sur ce critère étaient donc nécessairement faibles, sans pour autant que cela signifie que l'évaluation testée soit imprécise. Dans le cas de critères de validation peu précis, on peut donc être amené à relativiser les résultats des études de validation.

Pour ce faire, on peut diviser la corrélation utilisée pour estimer la précision des évaluations par la précision des YD, mais ceci peut poser deux problèmes. Pour certains caractères, cette précision est difficile à estimer (notamment pour des caractères évalués par des modèles à seuil ou pour la longévité). De plus, dans le cas de caractères avec des héritabilités très faibles, la précision des YD est faible et on divise donc la corrélation par une valeur faible, ainsi toute erreur minime d'estimation conduit à une sur- ou sous-estimation de la précision. Plusieurs autres pistes peuvent alors être envisagées par exemple en considérant, comme nous l'avons dit un peu plus haut, une population de validation uniquement constituée d'animaux bien connus (au risque qu'elle contienne très peu d'animaux). On peut également choisir une approche plus robuste (comme l'ont fait par exemple Chapinal *et al.*, 2013, Machioldi *et al.*, 2015 ou encore McNeel *et al.*, 2017) et réaliser une validation en regroupant les individus de la population de validation par classes selon leurs valeurs génomiques estimées (ou encore uniquement les 10 ou 20% meilleurs et moins bons animaux de la population de validation) et vérifier que ces classes correspondent bien à des animaux ayant de bons ou mauvais phénotypes ou performances corrigées. Dans le cas des caractères de santé des pieds, pour lesquels la nature des données (présence ou absence) et les héritabilités faibles conduisent à des précisions très faibles des YD, nous avons par exemple séparé les individus de la population de validation en 5 classes, selon leurs valeurs génomiques estimées. Nous avons alors calculé la moyenne des YD au sein de chaque classe, afin de contrôler si, globalement, les meilleurs et moins bons individus étaient bien discriminés. Ceci nous a permis de confirmer que l'évaluation génomique permettait globalement d'avoir une estimation correcte du niveau des individus extrêmes, malgré des corrélations « classiques » de validation très faibles. Quoi qu'il en soit, dans le cas des nouveaux caractères, les premières études de validation sont souvent réalisées en début de collecte et les populations de référence augmentent rapidement en taille et précision. La faible précision estimée de l'évaluation génomique est un argument supplémentaire pour le maintien d'une collecte de données dynamique.

E. Intérêt d'une détection de QTL

L'analyse des résultats d'une détection de QTL permet d'en savoir plus sur le déterminisme génétique des caractères étudiés, notamment si ces caractères sont principalement polygéniques (dépendant de l'effet d'un très grand nombre de gènes avec de petits effets sur le caractère) ou s'il existe des locus avec des effets nettement marqués sur les caractères. Cette connaissance permet

de choisir la méthode d'évaluation la plus appropriée : une évaluation de type GBLUP convient pour des caractères polygéniques mais gagne à être remplacée par une méthode Bayésienne ou une évaluation assistée par marqueurs si plusieurs « gros » QTL sont observés. Il est aussi possible de connaître les positions approximatives des QTL, via leur déséquilibre de liaison avec les SNP et donc d'intégrer les SNP concernés dans une sélection assistée par marqueurs si on fait ce choix, comme en France. Une détection de QTL permet également d'identifier les gènes connus existant dans les régions repérées, afin de déterminer s'ils sont liés aux caractères considérés. Réaliser une détection de QTL n'est pas forcément nécessaire ou intéressant si le but de l'analyse génomique est uniquement de développer une évaluation génomique et que l'approche choisie n'est pas une méthode intégrant des effets de QTL. Dans le cas de caractères dont on sait qu'ils sont gouvernés par de nombreux gènes avec de petits effets, réaliser une détection de QTL ne présente alors pas d'intérêt majeur.

La figure 22 récapitule les différentes étapes possibles lors d'une étude génomique d'un nouveau caractère.

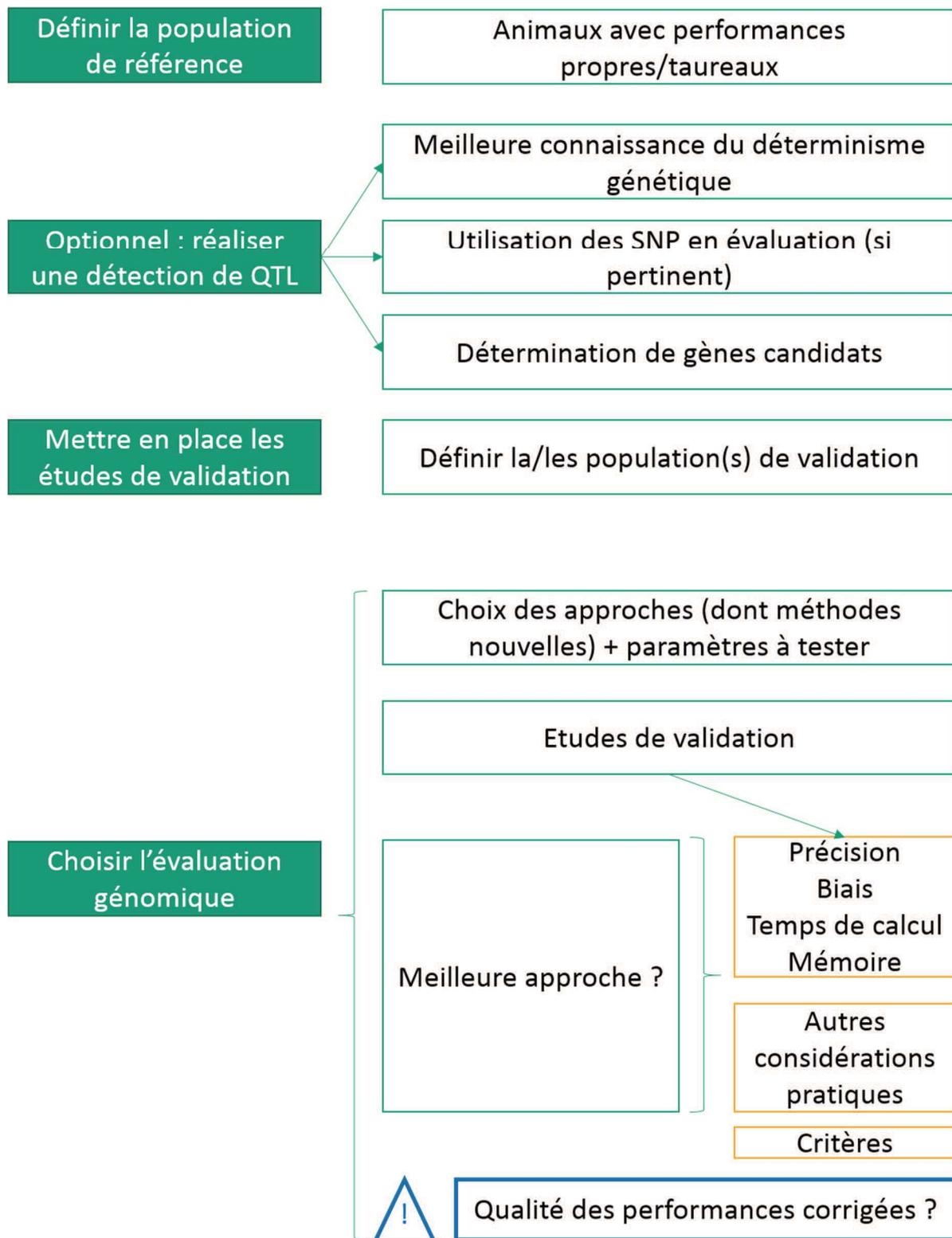


Figure 22. L'étude génomique lors du développement d'une évaluation pour un nouveau caractère. En bleu : points nécessitant une attention particulière ; en orange : critères de choix possibles.

IV. Transformer une étude en évaluation officielle

Nous avons retracé la démarche du développement d'une évaluation de nouveaux caractères et abordé les questions pratiques et théoriques autour de cette démarche. Cependant développer une évaluation pour un nouveau caractère ne se décide pas au sein d'un organisme de recherche seul. Ce développement n'a de sens que s'il est construit en accord avec les organismes de la sélection qui en auront l'utilité. L'évaluation se construit donc dans la perspective que le caractère considéré sera, à terme, inclus dans les objectifs de sélection des races concernées ou au moins utilisé pour le choix des reproducteurs. Il est donc important d'estimer les conséquences de la prise en compte des nouveaux caractères considérés sur les autres caractères sélectionnés, à travers l'estimation des corrélations génétiques entre ces deux groupes de caractères, comme cela a été fait pour les caractères de carcasse et devra être fait d'ici peu pour les caractères de santé des pieds. Des simulations de réponses à la sélection selon les caractères pris en compte dans l'objectif de sélection sont également un bon moyen d'illustrer l'effet des nouveaux caractères sur l'orientation du niveau génétique des candidats à la reproduction. Les caractères analysés dans cette thèse sont directement inscrits dans ce type de démarche : le choix des caractères et des races s'est fait en fonction des attentes des organismes de sélection concernés pour les caractères de carcasse et à l'initiative d'EVOLUTION dans le cas de caractères de santé.

Il est également essentiel que la démarche de collecte des données soit mise en place de façon durable : si une étude pour le développement d'une évaluation génétique peut se faire sur un jeu de données limité, mettre en place une évaluation de routine n'a de sens que si les données remontées le sont de façon régulière et systématique. Il faut donc que les bases de cette collecte de données existent aussi tôt que possible et qu'elles soient réfléchies de façon à ce que la remontée des données soit automatisée, pérenne, homogène entre les différents apporteurs et que les données collectées soient facilement accessibles pour l'évaluation génétique, sous une forme bien définie et facilement manipulables. Ceci s'applique aux performances et informations décrivant l'environnement, ainsi qu'à l'état civil. Comme évoqué un peu plus tôt, il faut créer et maintenir un lien entre les personnes en charge du développement d'une évaluation et les apporteurs de données, afin que ces points soient clarifiés et qu'en cas d'incompréhension ou d'erreurs dans les données, les interlocuteurs soient clairement identifiés. Si des bases de données incluant les données d'intérêt existent, même si elles n'ont pas été créées avec la vocation de servir de base au développement d'évaluations génétiques à l'origine, elles devraient autant que possible

être utilisées en priorité, afin de limiter les coûts inhérents à la mise en place de la collecte de données.

Pour conclure, la coordination entre l'étude statistique et génétique d'un caractère et la mise en place d'une évaluation en routine est primordiale. La communication entre les personnes en charge de l'étude et de la mise en place future, doit être aussi bonne que possible et, dans l'idéal, les mêmes outils doivent être utilisés dans la phase d'étude et la phase de développement afin de gagner en clarté. En effet, des adaptations seront sans doute impératives (jeux de données différents, modifications de modèle...) lors de la phase de transition vers une évaluation en routine et des changements d'outils ne peuvent qu'ajouter de la confusion. Enfin, et nous y avons régulièrement fait référence dans ce qui précède, le développement d'une évaluation génétique repose autant sur des considérations pratiques que théoriques. Une étude concernant la mise en place d'une évaluation génétique doit donc se raisonner à la lumière des possibilités existantes en termes de méthodes, de logiciels, de moyens de calcul, de volumes de données disponibles, mais également de la facilité à « automatiser » la future évaluation en routine. Dans le cas où un des éléments de l'évaluation n'est pas envisageable à court terme mais présente un intérêt certain pour l'évaluation des caractères et qu'il semble vraisemblable de l'intégrer à moyen terme (la prise en compte de données répétées pour les caractères de santé ou l'utilisation d'une méthode d'évaluation différente, par exemple), il faut pouvoir prendre du recul sur l'étude et préparer autant que possible son intégration dès l'étape de construction de l'évaluation.

Conclusion

Les attentes des éleveurs, des organismes de la sélection et de la société envers l'élevage sont en constante évolution. La sélection génétique est l'un des leviers pour répondre à ces attentes, en ce qu'elle permet l'obtention d'animaux qui sont plus adaptés à ces attentes au fil des générations. Tout d'abord principalement orientée vers l'amélioration de la production laitière, la sélection génétique des grandes races bovines laitières intègre aujourd'hui des caractères aussi divers que des caractères de santé (résistance aux mammites), de morphologie (taille, muscularité, conformation de la mamelle), de fertilité, de longévité ou encore de facilité de vêlage (Idele, 2015a). Cette transition continue repose en partie sur une évolution des attentes et du potentiel des animaux, mais également sur des avancées théoriques et technologiques des évaluations génétiques. La mise en place de la sélection génomique, en 2009 en France (Boichard *et al.*, 2012), a permis l'obtention d'importants gains de progrès génétique, en réduisant fortement l'intervalle de génération, ainsi qu'en augmentant l'intensité de sélection et la précision des évaluations (Schaeffer, 2006 ; Lillehammer *et al.*, 2011; Pryce *et al.*, 2010). Les évaluations génomiques permettent également le développement d'évaluations pour des caractères jusqu'alors impossible à considérer, pour des raisons de coût ou de manque de précision (Boichard *et al.*, 2013, Calus *et al.*, 2013, Chesnais *et al.*, 2016). Grâce à ces développements, il devient donc possible d'intégrer de nouveaux caractères aux objectifs de sélection raciaux, sans causer de perte de progrès génétique sur les caractères de production laitière, en comparaison à une situation où la sélection génomique ne serait pas utilisée. Pour ce faire, ces nouveaux caractères, une fois identifiés, doivent disposer d'évaluations génétiques.

Développer une évaluation génétique pour un nouveau caractère requiert en premier lieu que ce caractère soit finement défini et que les performances animales correspondant à cette définition soient relevées régulièrement. Les principales étapes sont ensuite de développer le modèle d'évaluation polygénique, d'estimer les paramètres génétiques puis de choisir une méthode d'évaluation génomique appropriée.

Dans cette thèse, nous nous sommes intéressés à deux groupes de caractères, actuellement au cœur des attentes des filières concernées : tout d'abord les caractères de carcasse des jeunes bovins de races mixtes, dans un contexte d'amélioration du potentiel boucher des races mixtes, puis les

caractères de résistance aux lésions podales en race Holstein, au sein d'une démarche d'amélioration de la santé des animaux.

En premier lieu, nous avons établi un modèle d'évaluation polygénique pour les caractères de carcasse des jeunes bovins. Les principaux enjeux de cette étude étaient d'estimer les paramètres génétiques pour les caractères concernés, ainsi que les corrélations génétiques entre ces caractères et les autres caractères déjà évalués, notamment ceux de production laitière. Nous avons conclu que les caractères de carcasse de jeunes bovins pouvaient relativement aisément être améliorés par sélection, qu'ils étaient généralement favorablement corrélés aux caractères de muscularité des vaches et aux caractères de carcasse des veaux de boucherie et que leurs corrélations étaient nulles ou légèrement favorables avec les caractères de production laitière.

Nous avons ensuite comparé plusieurs méthodes d'évaluation génomique pour l'évaluation de ces nouveaux caractères. Les enjeux étaient avant tout de déterminer la méthode la plus adaptée à leur évaluation, ainsi que de tester les améliorations pouvant être apportées à la définition de la matrice de parenté du SSGBLUP. Le SSGBLUP s'est révélé prometteur pour l'évaluation de ces caractères, sous réserve d'une construction adéquate de la matrice de parenté. Dans l'ensemble, les méthodes testées donnent des résultats proches, mais le SSGBLUP permet une meilleure précision et un meilleur contrôle du biais pour l'âge à l'abattage.

Nous nous sommes ensuite intéressés à l'évaluation polygénique des caractères de résistance aux lésions podales. Les enjeux de cette étude étaient de déterminer si les caractères pouvaient être améliorés par sélection, d'estimer les paramètres génétiques associés et de statuer sur la façon la plus adaptée de gérer le fait que les animaux pour lesquels nous disposons de données sont pré-sélectionnés. Nous avons estimé des héritabilités faibles pour l'ensemble des sept caractères étudiés, mais associés à l'existence d'une variabilité génétique relativement importante. Nous avons donc établi qu'il est possible d'obtenir des animaux moins sujets aux lésions podales par sélection sur la base de données collectées pendant le parage, mais avec de faibles précisions d'évaluation. Les paramètres génétiques révèlent également deux groupes de caractères bien distincts : les caractères infectieux et les caractères non-infectieux.

Enfin, nous avons réalisé une comparaison de plusieurs méthodes d'évaluation génomique pour l'évaluation des caractères de résistance aux lésions podales et nous avons réalisé une détection de QTL sur la base d'une approche Bayésienne. Etant donné le faible nombre et la faible précision des données utilisées, il n'est pas possible de porter de conclusion définitive sur cette étude.

Néanmoins des tendances se dessinent. Le SSGBLUP s'impose une fois encore comme la méthode la mieux adaptée, principalement pour le contrôle du biais. Plusieurs QTL importants ont été identifiés et pourraient être inclus dans l'évaluation génomique.

Ces caractères ont été choisis en raison de l'intérêt qui leur était porté dans les filières bovines laitières et de la disponibilité des données et les études menées ont permis la mise en place rapide d'évaluations génétiques : l'évaluation des caractères de carcasse des jeunes bovins a été diffusée officiellement en août 2017 et le lancement des index santé des pieds par le consortium GENOSANTE devrait avoir lieu en novembre 2017.

Au-delà de cette finalité pratique, le développement de ces deux évaluations a permis de dégager des généralités dans la démarche visant la mise en place d'une évaluation d'un nouveau caractère, partagées même entre groupes de caractères présentant des situations aussi différentes que les deux concernés. Nous les avons rassemblées au sein d'une esquisse de méthodologie pour le développement de nouvelles évaluations, qui pourrait servir de point de départ pour d'autres études. Les nouveaux caractères à évaluer sont encore nombreux, chacun avec leurs enjeux spécifiques et autant de défis à relever !

Bien sûr, les avancées scientifiques en sélection génomique et plus particulièrement celles relatives aux évaluations génomiques sont bien trop récentes pour avoir une idée précise de ce que sera « l'état de l'art » dans 5 ou 10 ans. On peut néanmoins imaginer une généralisation de l'utilisation des approches « Single-Step », compte-tenu des progrès récents en matière de modélisation et de calcul intensif dans de très grandes populations, mais aussi parce qu'elles semblent permettre de s'affranchir de biais importants dans les évaluations génétiques « classiques » lorsque la pression de sélection sur les jeunes animaux génotypés est très forte. Il est aussi probable que le coût plus abordable d'un séquençage complet et l'amélioration des techniques bio-informatiques permettront un accès plus rapide et plus précis aux mutations causales, ouvrant la voie à des évaluations génomiques (multi-races ?) encore plus précises. On peut espérer que toutes ces avancées bénéficieront à la mise au point d'une « amélioration génétique de précision » au service d'un élevage plus durable et plus compatible avec nos choix sociétaux.

Bibliographie

Aguilar, I., Misztal, I., Johnson, D. L., Legarra, A., Tsuruta, S., & Lawlor, T. J. (2010). Hot topic: a unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *Journal of Dairy Science*, 93(2), 743–52. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2730>.

Bayes, T. (1763). An essay towards solving a problem in the doctrine of changes. *Philosophical transactions*, 53, 370-418.

Berry, D. P. (2014). Breeding the dairy cow of the future—what do we need? *Proceedings of the 5th Australasian Dairy Science Symposium*, 16–33. <https://doi.org/10.1071/AN14835>

Boichard, D. (2000). Production et fertilité chez la vache laitière. *Commission Bovine*, 24-25 octobre, Draveil, France.

Boichard, D., Guillaume, F., Baur, A., Croiseau, P., Rossignol, M. N., Boscher, M. Y., Druet, T., Genestout, L., Colleau, J. J., Journaux, L., Ducrocq, V. & Fritz, S. (2012). Genomic selection in French dairy cattle. *Animal Production Science*, 52(2–3), 115–120. <https://doi.org/10.1071/AN11119>

Boichard, D. (2013). La sélection génomique, une opportunité pour améliorer la santé des animaux d'élevage. *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France*, 166(1), 25–32.

Bruijnis, M. R. N., Hogeveen, H., & Stassen, E. N. (2010). Assessing economic consequences of foot disorders in dairy cattle using a dynamic stochastic simulation model. *Journal of Dairy Science*, 93(6), 2419–2432. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2721>

Butty, A., Wilson, A., Osborne, V., Baes, C. & Miglior, F. (2016). Feed efficiency and methane emissions in dairy cattle: overview of the current data recording, *Book of abstracts of the 67th EAAP annual meeting*, 449.

Byskov, K., Buch, L. H., & Aamand, G. P. (2012). Possibilities of implementing measures from Automatic Milking Systems in routine evaluations of Udder Conformation and Milking Speed. *Interbull Bulletin*, 46, 28–32.

Calus, M. P. L., de Haas, Y., Pszczola, M., & Veerkamp, R. F. (2013). Predicted accuracy of and response to genomic selection for new traits in dairy cattle. *Animal*, 7(2), 183–91. <https://doi.org/10.1017/S1751731112001450>

Carlström, C., Pettersson, G., Johansson, K., Strandberg, E., Stålhammar, H., & Philipsson, J. (2013). Feasibility of using automatic milking system data from commercial herds for genetic analysis of milkability. *Journal of Dairy Science*, 96(8), 5324–32. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-6221>

Cartier, P. et Moevi, I. (2007). Le point sur... La qualité des carcasses et des viandes de gros bovins. Consulté le 12 Octobre 2015 sur

http://www.agrireseau.qc.ca/bovinsboucherie/documents/qualite_carcasse_viande_bovin_2008%20%20p.pdf

Chapinal, N., Koeck, A., Sewalem, A., Kelton, D. F., Mason, S., Cramer, G., & Miglior, F. (2013). Genetic parameters for hoof lesions and their relationship with feet and leg traits in Canadian Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, 96(4), 2596–604. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-6071>

Charfeddine, N., & Pérez-Cabal, M. A. (2014). Genetic parameters of claw health traits in Spanish dairy cows. *Interbull Bulletin*, 48, 1–6.

Charfeddine, N., & Pérez-Cabal, M. A. (2017). Effect of claw disorders on milk production, fertility, and longevity, and their economic impact in Spanish Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, 100(1), 653–665. <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11434>

Chesnais, J. P., Cooper, T. A., Wiggans, G. R., Sargolzaei, M., Pryce, J. E., & Miglior, F. (2016). Using genomics to enhance selection of novel traits in North American dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 99(3), 2413–2427. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-9970>

Christensen, O. F., & Lund, M. S. (2010). Genomic prediction when some animals are not genotyped. *Genetics Selection Evolution*, 42(1), 2. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-42-2>

Christensen, O. F., Madsen, P., Nielsen, B., Ostersen, T., & Su, G. (2012). Single-step methods for genomic evaluation in pigs. *Animal*, 6(10), 1565–1571. <https://doi.org/10.1017/S1751731112000742>

Cole, J. B., & Null, D. J. (2009). Genetic evaluation of lactation persistency for five breeds of dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 92(5), 2248–2258. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1825>

Croiseau, P., Baur, A., Jónás, D., Hozé, C., Promp, J., Boichard, D., Fritz, S., & Ducrocq, V. (2015). Comparison of different Marker-Assisted BLUP models for a new French genomic evaluation. *Book of abstracts of the 66th annual EAAP meeting*, 248.

Croué, I., Promp, J., Vinet, A., Launay, A., Saintilan, R., Fouilloux, M. N., Venot, E., Govignon-Gion, A., Ducrocq, V., & Mattalia, S. (2016). Genetic Evaluation of Carcass Traits in Dairy Cattle. *Interbull Bulletin*, 50, 39–44.

Croué, I., Fouilloux, M. N., Saintilan, R., & Ducrocq, V. (2017). Carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle: genetic parameters and genetic correlations with veal calf, type and production traits. *Animal*, 11(6), 929–937. <https://doi.org/10.1017/S1751731116002184>

De Haas, Y., Pryce, J.E., Wall, E., McParland, S., Difford, G. & Lassen, J. (2016). Genetic and genomic analysis of enteric methane emissions of dairy cattle. *Book of abstracts of the 67th EAAP annual meeting*, 449.

Dehareng, F., Delfosse, C., Froidmont, E., Soyeurt, H., Martin, C., Gengler, N., Vanlierde, A., & Dardenne, P. (2012). Potential use of milk mid-infrared spectra to predict individual methane emission of dairy cows. *Animal*, 6(10), 1694–1701. <https://doi.org/10.1017/S1751731112000456>

Delanoue, E., Roguet C. & Dockes A.C. (2014). Controverses sur l'élevage bovin en France., Consulté le 19/07/2017 sur <https://www.gis-elevages-demain.org/Publications-du-GIS/Communications-et-articles/Acceptabilite-sociale-de-l-elevage/Autres-publications-issues-du-travail-du-Groupe-de-Travail>

Delanoue, E., & Roguet, C. (2015). Acceptabilité sociale de l'élevage en France : Recensement et analyse des principales controverses à partir des regards croisés de différents acteurs. *Productions Animales*, 28(1), 39–50.

De Rochambeau, H. (1992). Le progrès génétique et sa réalisation dans les expériences de sélection. *INRA Productions Animales, Hors-série*, 83–86.

Dockès, A., Magdelaine, P., Daridan, D., Guillaumin, A., Rémondet, A., Selmi, A., Gilbert, H., Mignon-Grasteau, S., & Phocas, F. (2011). Attentes en matière d'élevage des acteurs de la sélection animale, des filières de l'agroalimentaire et des associations. *INRA Productions Animales*, 24(4), 285–296.

Ducrocq, V. (1987). An analysis of length of productive life in dairy cattle, thèse, Cornell University, New York.

Efron, B. (1979). Bootstrap Methods: Another Look at the Jackknife. *The Annals of Statistics*, 7(1), 1–26. <https://doi.org/10.1214/aos/1176344552>

Efron, B., & Tibshirani, R. (1986). Bootstrap Methods for Standard Errors, Confidence Intervals, and Other Measures of Statistical Accuracy. *Statistical Science*, 1(1), 54–75. <https://doi.org/10.1214/ss/1177013815>

Egger-Danner, C., Cole, J. B., Pryce, J. E., Gengler, N., Heringstad, B., Bradley, A., & Stock, K. F. (2015). Overview of new traits and phenotyping strategies in dairy cattle with a focus on functional traits. *Animal*, 9(2), 191–207. <https://doi.org/10.1017/S1751731114002614>

Engellandt, Th., Reinsch, N., Schild, H. J., & Kalm, E. (1999). Beef trait progeny test in German Simmental – organization, genetic parameters and breeding values. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 116(1), 47-60. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.1999.00174.x>

Enting, H., Kooij, D., Dijkhuizen, A. A., Huirne, R. B. M., & Noordhuizen-Stassen, E. N. (1997). Economic losses due to clinical lameness in dairy cattle. *Livestock Production Science*, 49(3), 259–267. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(97\)00051-1](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(97)00051-1)

Eriksson, S., Näsholm, A., Johansson, K., & Philipsson, J. (2003). Genetic analyses of field-recorded growth and carcass traits for Swedish beef cattle. *Livestock Production Science*, 84(1), 53–62. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(03\)00049-6](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(03)00049-6)

Esvan, S., Dragan, C., Varenne, A., Astruc, J. M., Barillet, F., Boichard, D., Brunshwig, P., Dubrulle, A., Faucon-Lahalle, F., Ferlay, A., Lagriffoul, G., Larroque, H., Legarto, J., Palhière, I., Peyraud, J.L., Rupp, R., & Brochard, M. (2010). PhénoFinlait, 1ers résultats : influence de l'alimentation, de l'état physiologique et de la génétique sur la composition en acides gras des laits de vache, brebis et chèvre. *Rencontres autour de la Recherche sur les Ruminants*.

EVOLUTION (n.d.a). Génosanté : l'index « Acétonémie » en août !. Consulté le 17/07/2017 sur <http://fr.calameo.com/read/0010464687d0cb324b1fe?page=20>

EVOLUTION (n.d.b). GENOSANTE : de nouveaux index pour la santé des vaches laitières. Consulté le 17/07/2017 sur <https://www.evolution-xy.fr/fr/zoom/genosante-nouveaux-index-sante-vaches-laitieres>

Fernando, R. L., Dekkers, J. C., & Garrick, D. J. (2014). A class of Bayesian methods to combine large numbers of genotyped and non-genotyped animals for whole-genome analyses. *Genetics Selection Evolution*, 46(1), 50. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-46-50>

Fernando, R. L., Cheng, H., Golden, B. L., & Garrick, D. J. (2016). Computational strategies for alternative single-step Bayesian regression models with large numbers of genotyped and non-genotyped animals. *Genetics Selection Evolution*, 48(1), 96. <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0273-2>

Fouilloux, M. N., Venot, E., & Laloë, D. (2008). Fattening beef for froggies, post-weaning evaluations in French beef breeds.

France Génétique Élevage (2011a). Les étapes de la sélection – la sélection génomique. Consulté le 17/07/2017 sur <http://fr.france-genetique-elevage.org/La-selection-genomique.html>

France Génétique Élevage (2011b). Les étapes de la sélection – les objectifs de sélection. Consulté le 20/07/2017 sur <http://fr.france-genetique-elevage.org/Les-objectifs-de-selection.html>

France Génétique Élevage (2012). PARABOV : Collecte des données de parage des bovins. Consulté le 29/09/2016 sur http://Idele.fr/no_cache/recherche/publication/Idelesolr/recommends/document-de-synthese-programme-fge-parabov.html

Gao, H., Christensen, O. F., Madsen, P., Nielsen, U. S., Zhang, Y., Lund, M. S., & Su, G. (2012). Comparison on genomic predictions using three GBLUP methods and two single-step blending methods in the Nordic Holstein population. *Genetics Selection Evolution*, 44(1), 8. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-44-8>

Gènes Diffusion (n.d.). Le GD MERIT : une synthèse tournée vers l'avenir. Consulté le 17/07/2017 sur <http://www.genesdiffusion.com/Bovin/GD-MERIT.aspx>

Gengler, N., Vanderick, S., Arnould, V., & Soyeurt, H. (2010). Genetic evaluation for milk fat composition in the Walloon region of Belgium, *Interbull Bulletin*, 42, 81–84.

Gernand, E., Döhne, D. A., & König, S. (2013). Genetic background of claw disorders in the course of lactation and their relationships with type traits. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 130(6), 435–444. <https://doi.org/10.1111/jbg.12046>

Gianola, D. (1986). On selection criteria and estimation of parameters when the variance is heterogeneous. *Theoretical and Applied Genetics*, 72(5), 671–677. <https://doi.org/10.1007/BF00289007>

- Goddard, M. E., & Hayes, B. J. (2009). Mapping genes for complex traits in domestic animals and their use in breeding programmes. *Nature Reviews Genetics*, 10(6), 381–391. <https://doi.org/10.1038/nrg2575>
- Gunia, M., Saintilan, R., Venot, E., Hozé, C., Fouilloux, M. N., & Phocas, F. (2014). Genomic prediction in French Charolais beef cattle using high-density single nucleotide polymorphism markers. *Journal of Animal Science*, 92(8), 3258–3269. <https://doi.org/10.2527/jas2013-7478>
- Habier, D., Fernando, R. L., Kizilkaya, K., & Garrick, D. J. (2011). Extension of the bayesian alphabet for genomic selection. *BMC Bioinformatics*, 12(186). <https://doi.org/10.1186/1471-2105-12-186>
- Häggman, J., Juga, J., Sillanpää, M. J., & Thompson, R. (2013). Genetic parameters for claw health and feet and leg conformation traits in Finnish Ayrshire cows. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 130(2), 89–97. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0388.2012.01007>.
- Harris, B., & Johnson, D. (1998). Approximate reliability of genetic evaluations under an animal model. *Journal of Dairy Science*, 81(10), 2723–2728. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(98\)75829-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(98)75829-1)
- Hayes, B. J., Bowman, P. J., Chamberlain, A. J., & Goddard, M. E. (2009). Invited review: Genomic selection in dairy cattle: Progress and challenges. *Journal of Dairy Science*, 92(2), 433–443. <https://doi.org/10.3168/jds.2008-1646>
- Henderson, C.R. (1963). Selection index and expected genetic advance. *Statistical Genetics and Plant Breeding*, 982, 141-163.
- Henderson, C.R. (1973). Sire evaluation and genetic trends. *Journal of animal science*, 1973(Suppl), 10-41. doi:10.2527/1973.1973Symposium10x
- Henderson, C.R. (1984). Application of Linear Models in Animal Breeding. Guelph, Edité par : University of Guelph.
- Heringstad, B., Egger-Danner, C., Stock, K. F., Pryce, J. E., Gengler, N., Charfeddine, N., & Cole, J. B. (2017). Genetic evaluation of claw health – challenges and recommendations. *Book of abstracts of the 68th EAAP annual meeting*, 125.
- Hickey, J. M., Keane, M. G., Kenny, D. A., Cromie, A. R., & Veerkamp, R. F. (2007). Genetic parameters for EUROP carcass traits within different groups of cattle in Ireland. *Journal of Animal Science*, 85(2), 314–321. <https://doi.org/10.2527/jas.2006-263>
- Huquet, B., Leclerc, H., & Ducrocq, V. (2012). Modelling and estimation of genotype by environment interactions for production traits in French dairy cattle. *Genetics Selection Evolution*, 44(1), 35. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-44-35>
- Institut de l'Élevage (2013). Projet PARABOV (2011-2012) – Bilan de la collecte. Consulté le 29/09/2016 sur http://Idele.fr/no_cache/recherche/publication/Idelesolr/recommends/projet-parabov-2011-2012.html

Institut de l'Élevage (2015a). Évaluation génétique, Méthodes et Définitions. Consulté le 26/08/2015 sur http://Idele.fr/fileadmin/medias/Documents/Nomenclatures/Nomenclature_BL_fr.pdf

Institut de l'Élevage (2015b). Guide de compréhension des indicateurs de variabilité génétique, Compte-rendu n°0015203011

Institut de l'Élevage (2015c). Évaluation multiraciale sur les performances à l'abattage des veaux de boucherie, note IBL n°2015-1.

Institut de l'Élevage (2016). Chiffres clés Ruminants 2016. Consulté le 03/04/2017 sur <http://Idele.fr/presse/publication/Idelesolr/recommends/dispositif-genetique-chiffres-cles-ruminants-2016.html>

Institut de l'Élevage (2017). Méthode et résultats de l'évaluation IBOVAL 2017 pour les races bovines à viande. Consulté le 21/07/2017 sur <http://Idele.fr/reseaux-et-partenariats/inosys-reseaux-delevage/publication/Idelesolr/recommends/methodes-et-resultats-de-levaluation-iboval-2017-pour-les-races-bovines-a-viande.html>

Institut National de Recherche Agronomique et Institut de l'Élevage (2001). Protocole de testage sur descendance des taureaux laitiers. IE/CR n°3069

Institut National de Recherche Agronomique, (2014). Maîtrise des boiteries dans les troupeaux laitiers. Consulté le 15/06/2016 sur https://www6.angers-nantes.inra.fr/bioepar/content/download/3712/42024/file/Guides_boiteries_2015.pdf

Institut National de Recherche Agronomique, Institut du Porc, Institut de l'Élevage, Institut Technique Aviculture et Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles (2015). Outils et leviers pour favoriser le développement d'une génétique animale adaptée aux enjeux de l'agro-écologie. Consulté le 29/05/2017 sur http://Idele.fr/fileadmin/medias/Documents/Agro_ecologie_final_16Oct.pdf

International Committee for Animal Recording (2015). ICAR claw health Atlas. Consulté le 17/05/2016 sur <http://www.icar.org/wp-content/uploads/2016/02/ICAR-Claw-Health-Atlas.pdf>

International Committee for Animal Recording (2015). ICAR recording guidelines. Consulté le 21/07/2017 <http://www.icar.org/wp-content/uploads/2016/03/Guidelines-Edition-2016.pdf>

Interprofession Bétail et Viande, (2015). Normabev. Consulté le 12/08/2015 sur www.interbev.fr/interbev/historique/normabev/

Interprofession Bétail et Viande, (2016). L'essentiel de la filière viande bovine française 2016. Consulté le 03/04/2017 sur <http://www.interbev.fr/wp-content/uploads/2014/10/LIVRET-VIANDES-Bovine-2016-BD.pdf>

Jamrozik, J., Koeck, A., Kistemaker, G. J., & Miglior, F. (2016a). Multiple-trait estimates of genetic parameters for metabolic disease traits, fertility disorders, and their predictors in Canadian Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 99(3), 1990–1998. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-10505>

- Jamrozik, J., Kistemaker, G. J., Doormaal, B. J. Van, Fleming, A., Koeck, A., & Miglior, F. (2016b). An Update on Metabolic Disease Evaluation, Consulté le 21/04/2017 sur https://www.cdn.ca/Articles/GEBOCT2016/5_Metabolic_Diseases-%20Janusz.pdf
- Johansson, H. (2012). Genotype by environment interactions of claw health in Swedish dairy cattle in tie stalls and loose-housing. Rapport de stage, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala.
- Johansson, K., Pösö, J., Nielsen, U. S., Eriksson, J.-Å., & Aamand, G. P. (2008). Joint Genetic Evaluation of Other Disease Traits in Denmark, Finland and Sweden. *Interbull Bulletin*, 38, 107–112.
- Johansson, K., Sander Nielsen, U., Pösö, J., Eriksson, J.-A., & Aamand, G. P. (2009). Joint Nordic Genetic Evaluation of Growth and Carcass traits in Dairy Breeds. *Interbull Bulletin*, 40, 49–54.
- Johansson, K., Eriksson, J. A., Sander Nielsen, U., Pösö, J., & Aamand, G. P. (2011). Genetic evaluation of claw health in Denmark, Finland and Sweden. *Interbull Bulletin*, 44.
- Jónás, D., Ducrocq, V., Fouilloux, M.-N., & Croiseau, P. (2016). Alternative haplotype construction methods for genomic evaluation. *Journal of Dairy Science*, 99(6), 4537–4546. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-10433>
- Jorjani, H., Jakobsen, J. H., Forabosco, F., Hjerpe, E., & Fikse, W. F. (2007). An International Perspective on Breeding for Robustness in Dairy Cattle. *Proceedings of the 58th EAAP Meeting*, 26–29 Août, Dublin, Irlande.
- Kang, M. S., Balzarini, M., Guerra, J. L. L (2004). Genotype-by-environment interaction. Consulté le 17/07/2017 sur https://www.researchgate.net/publication/286931762_Genotype-by-Environment_interaction
- Kause, A., Mikkola, L., Strandén, I., & Sirkko, K. (2014). Genetic parameters for carcass weight, conformation and fat in five beef cattle breeds. *Animal*, 9(1), 35–42. <https://doi.org/10.1017/S1751731114001992>
- King, M. T. M., Dancy, K. M., LeBlanc, S. J., Pajor, E. A., & DeVries, T. J. (2017). Deviations in behavior and productivity data before diagnosis of health disorders in cows milked with an automated system. *Journal of Dairy Science*, 1–14. <https://doi.org/10.3168/jds.2017-12723>
- Koenig, S., Sharifi, A. R., Wentrot, H., Landmann, D., Eise, M., & Simianer, H. (2005). Genetic Parameters of Claw and Foot Disorders Estimated with Logistic Models. *Journal of Dairy Science*, 88(9), 3316–3325. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)73015-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)73015-0)
- Koivula, M., Strandén, I., Pösö, J., Aamand, G. P., & Mäntysaari, E. A. (2015). Single-step genomic evaluation using multitrait random regression model and test-day data. *Journal of Dairy Science*, 98(4), 2775–84. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-8975>
- Lassen, J., Løvendahl, P., Su, G. & Sahana, G. (2016). Genome-wide association study and genomic prediction for methane emission in Danish Holstein cattle, *Book of abstracts of the 67th EAAP annual meeting*, 450.

Lazenby, D., Bohlsen, E., Hand, K.J., Kelton, D.F., Miglior, F., Lissemore, K.D. (2002). Methods to estimate 24-hour yields for milk, fat and protein in robotic milking herds. *33rd biennial Session of the International Committee for Animal Recording*, 26-31 mai, Interlaken, Suisse.

Leclerc, H., Barbat, A., Philippe, M., Fritz, S., Davière, J.B., Manciaux, L., Guillaume, F., De Bretagne, T. & Boichard, D. (2016). GénoSanté : Improve the productive health of dairy cows by genomic selection and management. *Book of Abstracts of the 67th EAAP Annual Meeting*, 187.

Leclerc, H., Duclos, D., Barbat, A., Druet, T., & Ducrocq, V. (2008). Environmental effects on lactation curves included in a test-day model genetic evaluation. *Animal*, 2(2008), 344-353. <https://doi.org/doi:10.1017/S175173110700119X>

Legarra, A., Christensen, O. F., Aguilar, I., & Misztal, I. (2014). Single Step, a general approach for genomic selection. *Livestock Science*, 166, 54-65. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.04.029>

Legarra, A. (2015). Bases for genomic prediction. Consulté le 21/07/2017 sur http://genoweb.toulouse.inra.fr/~alegarra/GSIP_git.pdf

Legarra, A., Croiseau, P., Sanchez, M. P., Teyssèdre, S., Sallé, G., Allais, S., Fritz, S., Moreno, C. R., Ricard, A., & Elsen, J.-M. (2015). A comparison of methods for whole-genome QTL mapping using dense markers in four livestock species. *Genetics Selection Evolution*, 47(1), 6. <https://doi.org/10.1186/s12711-015-0087-7>

Lillehammer, M., Meuwissen, T. H. E., & Sonesson, A. K. (2011). A comparison of dairy cattle breeding designs that use genomic selection. *Journal of Dairy Science*, 94(1), 493-500. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3518>

Lourenco, D. A. L., Misztal, I., Tsuruta, S., Aguilar, I., Ezra, E., Ron, M., Shirak, A., & Weller, J. I. (2014). Methods for genomic evaluation of a relatively small genotyped dairy population and effect of genotyped cow information in multiparity analyses. *Journal of Dairy Science*, 97(3), 1742-1752. <https://doi.org/10.3168/jds.2013-6916>

Malchiodi, F., Koeck, A., Chapinal, N., Sargolzaei, M., Fleming, A., Kelton, D. F., Schenkel, F. S., & Miglior, F. (2015). Genetic Analyses of Hoof Lesions in Canadian Holsteins Using an Alternative Contemporary Group. *Interbull Bulletin*, 49, 64-68.

Malchiodi, F., Koeck, A., Mason, S., Christen, A. M., Kelton, D. F., Schenkel, F. S., & Miglior, F. (2017). Genetic parameters for hoof health traits estimated with linear and threshold models using alternative cohorts. *Journal of Dairy Science*, 100(4), 2828-2836. <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11558>

McNeel, A. K., Reiter, B. C., Weigel, D., Osterstock, J., & Di Croce, F. A. (2017). Validation of genomic predictions for wellness traits in US Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, *In press*. <http://dx.doi.org/10.3168/jds.2016-12323>

McParland, S., Banos, G., Wall, E., Coffey, M. P., Soyeurt, H., Veerkamp, R. F., & Berry, D. P. (2011). The use of mid-infrared spectrometry to predict body energy status of Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, 94(7), 3651-3661. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3965>

- McParland, S., Lewis, E., Kennedy, E., Moore, S. G., McCarthy, B., O'Donovan, M., Buttler, S.T., Pryce, J.E. & Berry, D. P. (2014). Mid-infrared spectrometry of milk as a predictor of energy intake and efficiency in lactating dairy cows. *Journal of Dairy Science*, 97(9), 5863–5871. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-8214>
- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., & Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*, 157(4), 1819–1829. <https://doi.org/11290733>
- Miglior, F., Muir, B. L., & Van Doormaal, B. J. (2005). Selection Indices in Holstein Cattle of Various Countries. *Journal of Dairy Science*, 88(3), 1255–1263. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)72792-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)72792-2)
- Misztal, I. (2008). Reliable computing in estimation of variance components. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 125, 363-370.
- Misztal, I., Legarra, A., & Aguilar, I. (2009). Computing procedures for genetic evaluation including phenotypic, full pedigree, and genomic information. *Journal of Dairy Science*, 92(9), 4648–4655. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2064>
- Misztal, I. (2016). Inexpensive computation of the inverse of the genomic relationship matrix in populations with small effective population size. *Genetics*, 202(2), 401–409. <https://doi.org/10.1534/genetics.115.182089>
- Misztal, I., Tsuruta, S., Masuda, Y., Lourenco, D., & Bradford, H. (2017). Studies on inflation of GEBV in single-step GBLUP for type. *Proceedings of the 2017 Interbull Meeting*, 26-28 août, Tallinn, Estonie.
- Nguyen, T. T. T., Bowman, P. J., Haile-Mariam, M., Pryce, J. E., & Hayes, B. J. (2016). Genomic selection for tolerance to heat stress in Australian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 99(4), 2849–2862. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-9685>
- Ødegard, C., Svendsen, M., & Heringstad, B. (2013). Genomic Breeding Values for Claw Health in Norwegian Red. *Interbull Bulletin*, 47, 138–141.
- Ødegard, C., Svendsen, M., & Heringstad, B. (2015). Foot and leg conformation traits have a small effect on genomic predictions of claw disorders in Norwegian Red cows. *Journal of Dairy Science*, 98(6), 4139–47. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-9186>
- Organisme de Sélection Montbéliarde, (n.d.). Une autre valorisation de la Montbéliarde. Consulté le 17/07/2017 sur <http://www.montbeliarde.org/les-viandes.html>
- Organisme de Sélection Normande, (n.d.). Description de la race Normande. Consulté le 17/07/2017 sur https://www.lanormande.com/description_race_normande.html
- Parker Gaddis K.L., Tooker, M.E., Wright, J.R., Megonigal, Jr., J.H., Clay, J.S., Cole, J.B. & VanRaden, P.M. (2017). Development of genomic evaluations for direct measures of health in U.S. Holsteins and their correlations with fitness traits. *Proceedings of the 2017 Interbull Meeting*, 26-28 août, Tallinn, Estonie.

- Patry, C., & Ducrocq, V. (2011). Evidence of biases in genetic evaluations due to genomic preselection in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 94(2), 1011–1020. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3804>
- Penasa, M., Tiezzi, F., Gottardo, P., Cassandro, M., & De Marchi, M. (2015). Genetics of milk fatty acid groups predicted during routine data recording in Holstein dairy cattle. *Livestock Science*, 173, 9–13. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.12.014>
- Pérez-Cabal, M. A., & Charfeddine, N. (2015). Models for genetic evaluations of claw health traits in Spanish dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 98(11), 8186–8194. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-9562>
- Pinard, D., Regaldo, D., & Guerrier, J. (2013). Un modèle bioéconomique pour mettre à jour l'objectif de sélection de la race Prim'Holstein. *Rencontres autour de la Recherche sur les Ruminants*, 20, 137–140.
- Prompt, J. (2012). Developing a large scale genetic evaluation on veal calf slaughter performance for both dairy and beef breeds: genetic parameters, opportunities and limits. Rapport de stage, AgroParisTech, Paris.
- Pryce, J. E., Goddard, M. E., Raadsma, H. W., & Hayes, B. J. (2010). Deterministic models of breeding scheme designs that incorporate genomic selection. *Journal of Dairy Science*, 93(11), 5455–5466. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3256>
- Quaas, R.L (1988). Additive genetic model with groups and relationships. *Journal of Dairy Science*, 71(5), 1338-1345
- Raphaka, K., Matika, O., Sanchez-Molano, E., Mrode, R., Coffey, M., Glass, E.J., Woolliams, J.A., Riggio, V., Bishop, S.C. & Banos, G. (2016). Genome-wide association identify regions underlying bovine tuberculosis resistance in dairy cattle. *Book of Abstracts of the 67th EAAP Annual Meeting*, 188
- Relun, A. (2011). Évaluation des mesures de maîtrise de la dermatite digitée dans les troupeaux bovins laitiers. Thèse. École nationale vétérinaire, agroalimentaire et de l'alimentation. Nantes.
- Robert-Granié, C., Legarra, A., & Ducrocq, V. (2011). Principes de base de la sélection génomique. *Productions Animales*, 24(4), 331–340.
- Rossoni, A., Bonetti, O., Nicoletti, C., Samoré, A., & Bagnato, A. (2008). Genetic Evaluation for Casein Contents in Italian Brown Swiss : Preliminary Results. *Interbull Bulletin*, 38, 52–54.
- Sanchez, M.P., Guattéo, R., Davergne, A., Grohs, C., Capitan, A., Blanquefort, P., Delafosse, A., Joly, A., Fourichon, C. & Boichard, D. (2016). GWAS of resistance to paratuberculosis in French Holstein and Normande cattle. *Book of Abstracts of the 67th EAAP Annual Meeting*, 189.
- Schaeffer, L. R. (2006). Strategy for applying genome wide selection in dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 123(4), 218–223.
- Schaeffer, L.R. (n.d.). Animal model - notes. Consulté le 17/07/2017 sur <http://www.aps.uoguelph.ca/~lrs/ABModels/notesx.html>

- Sewalem, A., Kistemaker, G., Miglior, F., & Van Doormaal. (2004). Analysis of the relationship between type traits and functional survival in Canadian Holsteins using a Weibull proportional hazards model. *Journal of Dairy Science*, 87, 3938–3946. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73896-X](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73896-X)
- Sewalem, A., Miglior, F., Kistemaker, G. J., Sullivan, P., Huapaya, G., & Van Doormaal, B. J. (2007). Short communication: Modification of genetic evaluation of herd life from a three-trait to a five-trait model in Canadian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 90(4), 2025–2028. <https://doi.org/10.3168/jds.2006-719>
- Snell, E. J. (1964). A Scaling Procedure for Ordered Categorical Data. *Biometrics*, 20(3), 592–607.
- Soyeurt, H., Dehareng, F., Gengler, N., McParland, S., Wall, E., Berry, D. P., ... Dardenne, P. (2011). Mid-infrared prediction of bovine milk fatty acids across multiple breeds, production systems, and countries. *Journal of Dairy Science*, 94(4), 1657–1667. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3408>
- Stoop, W. M., de Jong, G., van Pelt, M. L., & van der Linde, C. (2010). Implementation of a claw health index in the Netherlands. *Interbull Bulletin*, 42, 1-4. Retrieved from <https://journal.interbull.org/index.php/ib/article/view/1165/1156>
- Stoop, W. M., de Haer, L. C. M., & de Jong, G. (2012). An All Breed Genetic Evaluation for Beef Traits in the Dutch / Flemish Evaluation. *Interbull Bulletin*, 46, 55–60.
- Taskinen, M., Mäntysaari, E. A., & Strandén, I. (2017). Single-step SNP-BLUP with on-the-fly imputed genotypes and residual polygenic effects. *Genetics Selection Evolution*, 49(1), 36. <https://doi.org/10.1186/s12711-017-0310-9>
- Thompson, R. & Meyer, K. (1986). A review of the theoretical aspects in the estimations of breeding values for multi-trait selection. *Livestock Production Science*, 15, 299-313.
- Tsuruta, S., Misztal, I., Aguilar, I., & Lawlor, T. J. (2011). Multiple-trait genomic evaluation of linear type traits using genomic and phenotypic data in US Holsteins. *Journal of Dairy Science*, 94(8), 4198–4204. <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4256>
- Unité Mixte Technologique Gestion Génétique et Génomique des populations bovines (UMT 3G) (2012). Note IBL n°2012-2 ISU 2012 : les objectifs de sélection évoluent. Consulté le 12/07/2017 sur <http://Idele.fr/presse/publication/Idelesolr/recommends/ibl-2012-2-isu-2012-les-objectifs-de-selection-evoluent.html>
- Van der Linde, C., de Jong, G., Koenen, E. P. C., & Eding, H. (2010). Claw health index for Dutch dairy cattle based on claw trimming and conformation data. *Journal of Dairy Science*, 93(10), 4883–91. <https://doi.org/10.3168/jds.2010-3183>
- Van der Spek, D., van Arendonk, J. A. M., Vallée, A. A. A., & Bovenhuis, H. (2013). Genetic parameters for claw disorders and the effect of preselecting cows for trimming. *Journal of Dairy Science*, 96(9), 6070–8. <https://doi.org/10.3168/jds.2013-6833>
- Van der Waaij, E. H., Holzhauer, M., Ellen, E., Kamphuis, C., & Jong, G. de. (2005). Genetic parameters for claw disorders in Dutch dairy cattle and correlations with conformation traits.

Journal of Dairy Science, 88(10), 3672–3678. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(05\)73053-8](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(05)73053-8)

VanRaden, P. M. (2008). Efficient Methods to Compute Genomic Predictions. *Journal of Dairy Science*, 91(11), 4414–4423. <https://doi.org/10.3168/jds.2007-0980>

Veysset, P., Wallet, P., & Prugnard, E. (2001). Le robot de traite : pour qui ? pourquoi ? Caractérisation des exploitations équipées, simulations économiques et éléments de réflexion avant investissement. *INRA Productions Animales*, 14(1), 51–61.

Vitezica, Z. G., Aguilar, I., Misztal, I., & Legarra, A. (2011). Bias in genomic predictions for populations under selection. *Genetics Research*, 93(5), 357–66. <https://doi.org/10.1017/S001667231100022X>

Vosman, J. J., Jong, G. De, Eding, H., & Knijn, H. (2015). Genetic Evaluation for Ketosis in the Netherlands Based on FTIR Measurements. *Interbull Bulletin*, 49, 1–5.

Vukasinovic, N., Bacciu, N., Przybyła, C. A., Boddhireddy, P., & DeNise, S. K. (2016). Development of genetic and genomic evaluation for wellness traits in US Holstein cows. *Journal of Dairy Science*, 100(1), 428–438. <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11520>

Wang, H., Misztal, I., Aguilar, I., Legarra, A., & Muir, W. M. (2012). Genome-wide association mapping including phenotypes from relatives without genotypes. *Genetics Research*, 94(2), 73–83. <https://doi.org/10.1017/S0016672312000274>

Weller, J. I., Ezra, E., & Leitner, G. (2006). Genetic analysis of persistency in the Israeli Holstein population by the multitrait animal model. *Journal of Dairy Science*, 89(7), 2738–46. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(06\)72350-5](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(06)72350-5)

Zhang, X., Lourenco, D., Aguilar, I., Legarra, A., & Misztal, I. (2016). Weighting strategies for single-step genomic BLUP: An iterative approach for accurate calculation of GEBV and GWAS. *Frontiers in Genetics*, 7, 1–14. <https://doi.org/10.3389/fgene.2016.00151>

Zoetis (n.d.). Build a healthier herd through better genetics. Consulté le 17/07/2017 sur <https://www.zoetisus.com/animal-genetics/dairy/clarifide/clarifide-plus.aspx>

Liste des publications

Communications en congrès internationaux

Croué I, Fouilloux M-N, Saintilan R et Ducrocq V. (2015) Paramètres génétiques des caractéristiques à l'abattage des jeunes bovins de races Montbéliarde et Normande. *Rencontres autour de la Recherche sur les Ruminants*, Paris, France (poster).

Croué I, Fouilloux M-N, Saintilan R et Ducrocq V. (2015) Genetic parameters for carcass weight, age at slaughter and conformation of young bulls. *Annual meeting of the European Federation of Animal Science*, Varsovie, Pologne (communication orale).

Croué I, Promp J, Vinet A, Launay A, Saintilan R, Fouilloux M-N, Venot E, Govignon-Gion A, Ducrocq V et Mattalia S (2016). Valorisation des données d'abattage de bovins laitiers à des fins d'évaluation génétique. *Rencontres autour de la recherche sur les ruminants*, Paris, France (communication orale)

Promp J, Croué I, Vinet A, Launay A, Saintilan R, Fouilloux M-N, Venot E, Govignon-Gion A, Ducrocq V et Mattalia S (2016). Genetic evaluation of carcass traits in dairy cattle. *Interbull meeting*, Chili (communication orale).

Croué I et Ducrocq V. (2016) Genomic evaluation of carcass traits of young bulls: comparison of two-step and single-step approaches. *Annual meeting of the European Federation of Animal Science*, Belfast, Irlande (communication orale).

Croué I, Fikse F, Johnsson K, Carlén E, Thomas G, Leclerc H et Ducrocq V. (2017) Genetic Evaluation of claw health traits accounting for potential preselection of cows to be trimmed. . *Annual meeting of the European Federation of Animal Science*, Tallinn, Estonie (communication orale).

Articles scientifiques

Croué I, Fouilloux M-N, Saintilan R et Ducrocq V. (2016) Carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle: genetic parameters and genetic correlations with veal calf, type and production traits. *Animal*, 11(6), 929-937.

Croué I et Ducrocq V. (2016) Genomic and Single-Step evaluations of carcass traits of young bulls in dual-purpose cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 134, 300-307.

Croué I, Fikse F, Johnsson K, Carlén E, Thomas G, Leclerc H et Ducrocq V. (2017) Genetic Evaluation of claw health traits accounting for potential preselection of cows to be trimmed. *Journal of Dairy Science*, in press.

Annexes

Annexe 1 : Mode d'emploi pour l'enregistrement des données de parage chez les bovins

Annexe 2 : Liste des QTL détectés pour les caractères de résistance aux lésions podales

OBJET – CHAMP D'APPLICATION :

Le présent mode opératoire définit les règles de collecte et d'enregistrement de données de lésions de pieds enregistrées par un pareur. Il fait suite à un projet FGE intitulé PARABOV qui a permis de définir un référentiel de collecte et de gestion de ce type de données. Cette collecte de phénotypes a été conçue pour permettre deux finalités: une utilisation à des fins d'évaluation génétique et/ou une valorisation dans le cadre d'appui technique aux éleveurs.
Il concerne les deux filières bovines lait et viande.

Tout organisme partenaire peut utiliser ce protocole pour mettre en place un dispositif de collecte de données de parage.

Cet organisme doit disposer parmi ses salariés d'un ou de pareur(s) expérimenté(s) chargé(s) de participer à la collecte ou contractualiser avec des entreprises réalisant le parage pour définir les conditions de leur participation à cette collecte.

EVOLUTION DU REFERENTIEL :

Ce mode opératoire est susceptible d'évoluer dans le temps. Sa maintenance sera effectuée dans le cadre de FGE avec le soutien du CFPPA du Rheu et l'Institut de l'Élevage.

SYNTHESE DES MODIFICATIONS :

Date	Nature de la modification
2012 11 15	Version initiale

DEFINITIONS

Parage fonctionnel : Acte de taille des onglons interne et externe des pieds afin qu'ils soient de même longueur et de même hauteur. Le rééquilibrage des charges entre onglons a alors été réalisé.

Lésion de pieds : blessure ou tout autre dommage tissulaire observée par le pareur à différents endroits du pied. En fonction de la gravité ou du stade d'évolution, une notation lui est attribuée.

Interventions préventive / curative :

Les données qui sont collectées, pour en maximiser les valorisations possibles tant au niveau de l'analyse du déterminisme génétique qu'au niveau de l'appui technique, doivent être accompagnées d'un témoin d'exhaustivité de la collecte qui apporte une indication sur les critères de choix des animaux parés.

On distingue deux types d'interventions:

- Les actions de parage « curatif » réalisées uniquement sur quelques animaux boiteux.
- Les actions de parage « préventif » réalisés sur un lot d'animaux constitués d'animaux boiteux et non boiteux ou sur la totalité du troupeau.

PRE-REQUIS : FORMATION DU PAREUR

Les pareurs chargés de la collecte doivent être formés à celle-ci par l'équipe de formation du CFPPA du Rheu et l'Institut de l'Élevage, soit à travers la formation Pédicure Bovin intégrant depuis 2012 les modalités de collecte de données de parage, soit à travers des formations spécifiques à la collecte de données proposées par l'Institut de l'élevage (si elle n'était pas intégrée dans le cursus de formation global).

DESCRIPTION DU MODE OPERATOIRE

1 Définition des élevages à collecter et interventions.

La collecte est réalisée dans des élevages bovins de race laitière ou allaitante. Si, pour des raisons de logistique, une intervention préventive est réalisée en plusieurs fois dans un élevage, il est nécessaire de disposer de l'exhaustivité des informations collectées durant les différentes interventions.

Cette collecte peut-être intégrée dans le cadre de l'activité « habituelle » des pareurs.

NB : Les utilisations à des fins d'évaluation génétique ne pourront concerner que des élevages adhérents à la Certification de Parenté des Bovins (CPB).

Accord de l'éleveur :

L'organisme apporteur de données de parage doit prendre toutes les dispositions adéquates vis à vis de l'éleveur en matière d'information, d'autorisation de transmission et d'utilisation des données en particulier si des valorisations collectives sont prévues. Pour cela, il est fortement conseillé de :

- garantir l'anonymat de l'éleveur dans le cadre de toute publication issue d'une utilisation collective (par l'organisme ou par ses partenaires),
- demander en amont l'accord de l'éleveur.

2 Choix des animaux en élevage

Afin de pouvoir valoriser au mieux les informations, il est nécessaire d'avoir dans le cadre des interventions préventives un échantillon représentatif du troupeau actif présent dans l'élevage avec des animaux à problèmes et sans problèmes de pieds.

Pour cela, il est conseillé d'éviter de la part de l'éleveur ou du pareur un pré-tri subjectif des animaux qui seront parés. Afin que le diagnostic à l'échelle du troupeau soit le plus fiable possible, l'échantillon doit comporter des vaches primipares et multipares, des vaches en début (moins de 90 jours) et en milieu de lactation.

3 Enregistrement lors du chantier de parage

3.1 Modalités de collecte des données

La collecte des données de lésions de pied s'intègre aux opérations de parage et nécessite l'observation par le pareur de l'état des onglons de chaque vache parée.

Attention ! Cela concerne l'ensemble des vaches parées qu'elles présentent ou pas des lésions podales.

La collecte se base uniquement sur les observations réalisées sur **les membres postérieurs**.

N.B : La collecte des données pour les membres antérieurs est possible. Elle nécessite au moment de l'enregistrement une attention particulière afin de bien distinguer les informations relevant de chaque type de membre.

Dès le début de l'opération de parage d'une vache, le pareur enregistre ses observations concernant l'érosion de la corne du talon.

Les autres lésions sont enregistrées une fois le parage fonctionnel réalisé, c'est-à-dire lorsque les onglons interne et externe sont de même longueur et de même hauteur.

3.2 Moyens d'enregistrement

Lors du parage, le pareur peut disposer de différentes solutions pour enregistrer les lésions de chaque vache :

- un outil informatique mobile type tablette ou PC durci (car adapté aux contraintes du chantier de parage) intégrant un logiciel dédié lui permettant de saisir les données tel que présentées dans la grille de collecte en annexe 3.

- une grille de collecte papier, mais le temps de ressaisie peut s'avérer très important. Dans ce cas, il est conseillé d'utiliser un support papier résistant à l'eau et de s'équiper d'un système de fixation de la grille papier sur la cage.

3.3 Nature des données collectées

Pour chaque bovin paré, il est nécessaire d'enregistrer :

- **Le code agent du pareur** ;

Chaque organisme attribue à un pareur un code agent respectant la nomenclature suivante : P + N° de département (2 chiffres) + numéro incrémenté à 2 chiffres.

N.B : Chaque organisme est tenu de gérer sa liste de pareurs. L'affectation nationale des numéros a pour clé d'entrée : Code agent + Code Organisme.

- **Le type d'intervention** : préventive / curative (cf. Définitions) ;
- **La date de l'intervention** ;
- Le **numéro EdE** de l'élevage concerné (FR + 8 chiffres) ;
- Le **numéro officiel d'identification de chaque vache parée** : code pays 2 caractères + numéro à 10 chiffres.
- S'il y a observation, la **notation** d'au minimum les **12 lésions de pied** suivantes sur au moins chacun des membres postérieurs :
 - o Lésion typique de la dermatite digitée ;
 - o Erosion de la corne du talon ;
 - o Bleime circonscrite ;
 - o Bleime diffuse ;
 - o Ulcère de la sole
 - o Cerise ;
 - o Ouverture de la ligne blanche ;
 - o Limace ;
 - o Nécrose de la pince ;
 - o Décollement de la sole ;
 - o Seime ;
 - o Rotation de l'onglon.

Remarque : Les lésions sont collectées selon la méthode définie par le « Guide d'intervention pour la maîtrise des boiteries en troupeaux de vaches laitières ». Ce guide est intégré au cycle de formation des pédicures bovins.

Les lésions de pied sont notés à partir de :

- Degrés de gravité, définis dans le tableau en annexe 1 pour l'ensemble des lésions ;
- Stades d'évolution, définis en annexe 2 pour la dermatite digitée.

Une grille de collecte des données est proposée en annexe 3.

3.4 Transmission des données.

L'organisme mettant en place la collecte de données peut s'appuyer sur les possibilités d'enregistrement informatiques du dispositif de données particulières 'PARABOV' du SIG (Système d'Information Génétique bovin). *Pour plus d'informations, vous pouvez prendre contact avec votre opérateur SIG local (l'ARSOE de votre zone).*

L'enregistrement dans le SIG n'est permis que via des entreprises membres d'une des fédérations représentées au sein de FGE. Un pareur indépendant ne peut participer au système qu'en passant un contrat avec une de ces entreprises qui enregistre les données sous sa responsabilité.

Le dispositif de données particulières PARABOV dispose d'un système de droits d'accès assurant à tout organisme la privatisation de ses informations et la confidentialité des données y étant intégré. L'organisme définit lui-même à qui il souhaite transmettre ces données.

Il est rappelé ici qu'un accord de l'éleveur est conseillé avant toute valorisation de données collectées au sein de son élevage. (cf. paragraphe 1)

Format

Afin de disposer de données exploitables collectivement, le logiciel d'enregistrement doit exporter les données du parage selon le format et les modalités d'envoi définis au niveau du cahier des charges intitulé « PARABOV - Echanges de données XML » disponible sur demande auprès de FGE.

La liste des logiciels compatibles avec le dispositif est consultable sur le site de l'Institut de l'Élevage.

4 Piste de valorisation des données dans le cadre d'action d'appui technique

Selon le souhait de l'organisme, une action de valorisation des données auprès des éleveurs peut être engagée pour réaliser un diagnostic différentiel hiérarchisé (Appui technique). Elle se base sur les éléments existants dispensés aux pareurs lors de la formation « Pédicure bovin » (UC3). Dans tous les cas, un retour d'information aux éleveurs systématique et rapide est préconisé afin de maintenir leur motivation dans le programme.

Un exemple de fiche élevage type est proposé en annexe 4.

Annexe 1 : Critères de notation des lésions selon le niveau de gravité

	Note 1	Note 2	Note 3
<i>Abcès de la Sole</i>	NA	Etendue limitée	Lésion affectant toute la sole et/ou atteintes profondes
<i>Fracture de la Corne</i>	Cassure uniquement de la corne	Situation intermédiaire	Cassure jusqu'au vif engendrant une boiterie
Seime	Lésion touchant uniquement la corne	Lésion atteignant le vif associée à une boiterie	Lésion atteignant la couronne et associée à un chéloïde (interne)
<i>Corne friable</i>	Corne friable sur une petite zone (1 cm ²)	Situation intermédiaire	Corne friable sur une zone très étendue (moitié de la sole et plus)
<i>Concavité et cerclage de la muraille</i>	Concavité et cerclage légers	Situation intermédiaire	Concavité et cerclage très marqués
Rotation de l'onglon	Rotation légère	Situation intermédiaire	Rotation très marquée
Décollement ou Dédoublage de la sole	Décollement peu étendu et limité (1 cm ²)	Décollement s'étendant sur le quart de la surface de la sole	Décollement touchant toute la sole
Ouverture de la ligne blanche	Trace d'ouverture plus ou moins étendue avec fistulisation présente mais très peu profonde	Ouverture profonde avec début de fistulisation	Ouverture profonde avec fistulisation, jusqu'à la couronne et complications infectieuses
<i>Coloration jaune sale de la corne</i>	Coloration jaune pâle et peu étendue	Coloration jaune et assez étendue	Coloration jaune foncée et très étendue (moitié de la sole et plus)
Bleime diffuse	Coloration rose pâle et peu étendue	Coloration rose foncé et assez étendue	Coloration foncée, noirâtre et très étendue (moitié de la sole et plus)
Bleime Circonscrite	Coloration rose pâle	Coloration rose foncé	Coloration foncée, noirâtre
Ulcère de la sole ou Cerise	Petite lésion	Situation intermédiaire	Grosse lésion avec complication infectieuse profonde
<i>Décollement de la corne du talon</i>	Décollement superficiel (par exemple, 3 mm de profondeur)	Situation intermédiaire	Décollement profond (par exemple, 3 cm de profondeur) avec ulcère au fond
Erosion de la corne du talon	Erosion limitée en profondeur	Situation intermédiaire	Sillon en V très marqué, profond et large, avec hypertrophie des glomes
Limace	Petite limace (moins d'1 cm)	Limace de taille moyenne (2 cm environ)	Limace longue et large
<i>Plaie interdigitée</i>	Simple excoriation Superficielle	Situation intermédiaire	« Eclatement » de la peau avec plaie sur plusieurs cm
<i>Lésion typique de panaris</i>	NA	Inflammation symétrique modérée de la couronne et du paturon	Inflammation symétrique très marquée de la couronne et du paturon
Lésion typique de dermatite digitée	Notation de la lésion sur 4 stades d'évolution. Cf. classification internationale en annexe 2		
Nécrose de la Pince	NA	Lésion nécrotique en pince de faible étendue n'atteignant pas la troisième phalange	Lésion nécrotique en pince avec atteinte de la troisième phalange

NA : Non applicable

Annexe 2 : Classification des degrés de sévérité des lésions pour la dermatite digitée

Notation des lésions de DD

Chaque postérieur a été noté en 5 stades selon la classification initialement décrite par Döpfer et al. (1997) [4] et validée au dernier congrès international sur les boiteries des ruminants (2008) [5], comme décrit ci-dessous.

				
Absence de lésion cutanée circonscrite	Stade précoce : petite érosion de la peau digitée, circonscrite, < 2 cm de diamètre	Stade aigu : altération de la peau digitée, active, ulcéralive ou granulomateuse, > 2 cm de diamètre	Stade en guérison : lorsque la lésion active se couvre d'une pseudo-croûte	Stade chronique tardif : lésion dyskératosique, proliférative ou les deux
LESIONS AIGUES			LESIONS CHRONIQUES	

Annexe 3 : Notation des lésions et des maladies en cause lors du parage

N° Exploitation : Nom de l'éleveur : Type Intervention (C/P) : Date du parage :/...../.....
 Adresse : Nom du pareur : Code agent :

												Numéro de la vache											
												<i>Note de synthèse sur la posture</i>											
												<i>Numéro de lactation (Primi/Multi)</i>											
												<i>Stade de lactation (<90j / >90j)</i>											
G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	G	D	Membres postérieurs		G	D	G	D	G	D	G	D	G	D
												<i>Abcès de la sole</i>											
												<i>Fracture de la corne</i>											
												Seime											
												<i>Corne friable</i>											
												Concavité et cerclage de la muraille											
												<i>Décollement ou dédoublement de la sole</i>											
												Ouverture de la ligne blanche											
												<i>Coloration jaune sale de la corne</i>											
												Bleime diffuse											
												Bleime circonscrite											
												Ulcère de la sole											
												<i>Cerise</i>											
												<i>Décollement de la corne du talon</i>											
												Erosion de la corne du talon											
												Limace											
												Plaie interdigitée											
												<i>Lésion typique de panaris</i>											
												Lésion typique de Mortellaro											
												<i>Nécrose de la pince</i>											
												Rotation de l'onglon											
												<i>Autres</i>											

Annexe 4 : Exemple de fiche de restitution aux éleveurs

Fiche utilisée dans le cadre de la phase pilote du projet PARABOV



PARABOV - Synthèse Visite d'élevage

LE PRINCIPAL :
 PARABOV est un projet innovant d'harmonisation de la collecte d'informations sur les lésions des onglons des bovins. Il est mis en œuvre par l'Institut de l'Élevage à la demande de France Génétique Elevage, en collaboration avec GDS France et France Conseil Elevage.
 Il a pour objectifs :

- De favoriser le développement du conseil à l'éleveur dans le domaine de la prévention des boiteries ;
- De collecter des informations utilisables pour une sélection génétique sur la résistance aux boiteries.

N° de l'élevage : Paireur :
 Nom de l'élevage : Date de la visite :

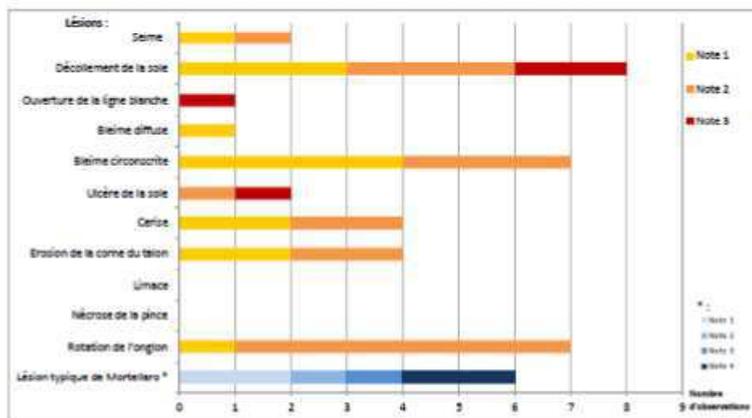
Effectif de vaches parées :
 Effectif de vaches présentes :



Tableau récapitulatif des vaches parées :

Numéro de la vache	Numéro de travail	Observation de lésions (Notice explicative en annexe de la fiche)											Total de lésions observées par animal		
		Seime	Décollement et de la sole	Ouverture de la ligne blanche	Blème diffuse	Blème circonscrite	Ulcère de la sole	Cerise	Erosion de la corne du talon	Limace	Lésion typique de Mortellaro *	Nécrose de la pince		Rotation de l'onglon	
FR2601151383	3383		3	3		2						3			3
FR3802003571	3571							2	2			1			2
FR3802079874	9874											1			0
FR3802351880	1880		2					1						2	3
FR3802385423	5423														0
FR3802444613	4613					1						2		2	2
FR3802492013	2013														0
FR3802496615	6615					1			1						2
FR3802511123	1123													1	1
FR3802586058	6058														0
FR3802622670	2670					1								2	2
FR3802642668	2668											4			0
FR3802656635	6635														0
FR3802679967	9967		2	2		2		2						2	4
FR3802683428	3428	2									4				1
FR3802692696	2696							2		1					2
FR3802692827	2827													2	1
FR3802692853	2853														0
FR3802716642	6642													2	1
FR3802719262	9262		2					1							2
FR3802728461	8461	1	1			1	1								4
FR3802728471	8471		3					3		2					3
FR3802747494	7494														0
FR3802747611	7611			1											1
FR3802762787	2787		1			2									2
Total d'observations par lésion		2	8	1	1	7	2	4	4	0	6	0	7		

Graphique général : Nombre de cas par lésion et par note de gravité (ou stade d'évolution)



Annexe 2 : Liste des QTL détectés pour les caractères de résistance aux lésions podales

Caractère ¹	Chromosome	Début (MB)	Fin (MB)	Position du pic (MB)	LogBF ² du pic
BLC	1	43,317853	43,932562	43,317853	7,0
BLC	1	47,389301	47,94521	47,94521	6,0
BLC	2	28,195054	28,692603	28,692603	6,2
BLC	4	28,572239	28,847032	28,847032	6,1
BLC	6	45,813845	46,083225	46,083225	6,7
BLC	15	75,107863	75,215172	75,215172	8,7
BLC	16	11,797915	12,238539	12,238539	6,8
BLC	18	50,388296	51,42899	51,218571	8,5
BLC	25	36,20147	36,873499	36,448529	6,2
BLC	26	8,686502	8,686502	8,686502	6,1
BLC	26	27,972961	28,834901	27,972961	6,4
BLD	1	147,383154	147,920597	147,484581	6,6
BLD	11	6,508112	7,214239	7,118255	6,3
BLD	17	12,37264	12,81913	12,613243	6,3
BLD	17	34,429947	34,624087	34,429947	6,8
BLD	17	73,466889	73,511787	73,466889	6,6
BLD	19	62,390766	62,478817	62,390766	6,3
BLD	23	3,239987	3,544538	3,544538	6,9
BLD	23	48,253839	48,563085	48,563085	7,9
BLD	28	44,030986	44,649351	44,453761	6,7
DER	1	46,138869	47,417243	46,556034	6,2
DER	1	55,995337	55,995337	55,995337	6,4
DER	1	59,279533	59,279533	59,279533	6,8
DER	1	153,727592	154,638002	153,775818	9,3
DER	2	83,349093	83,349093	83,349093	6,8
DER	2	97,99964	98,666598	98,522351	6,2
DER	2	134,59043	135,09606	134,59043	7,1
DER	3	77,160399	77,28255	77,160399	6,4
DER	3	102,722726	102,775859	102,745604	7,9
DER	4	10,078207	10,078207	10,078207	6,7
DER	4	24,150445	24,209956	24,209956	6,6
DER	4	58,349221	58,634866	58,395811	6,7
DER	5	14,0008	14,0008	14,0008	7,7
DER	6	71,350048	71,910076	71,910076	6,6
DER	7	12,617924	13,912342	13,526016	7,4
DER	7	85,418365	85,418365	85,418365	6,7
DER	7	86,169121	86,669785	86,669785	8,1
DER	8	1,794446	1,794446	1,794446	6,6
DER	8	105,898019	106,611663	105,999334	6,9
DER	9	98,483346	98,784166	98,483346	7,1
DER	10	101,760343	102,544951	102,210987	6,6
DER	14	16,9239	16,9239	16,9239	6,1
DER	14	50,323759	50,323759	50,323759	7,0

DER	14	52,855851	52,855851	52,855851	7,0
DER	14	77,222049	77,475737	77,475737	6,0
DER	16	14,906548	14,906548	14,906548	9,1
DER	16	47,850219	47,850219	47,850219	8,0
DER	17	33,401754	33,495581	33,495581	10,8
DER	18	9,978547	10,002426	9,978547	7,1
DER	19	28,450297	28,545943	28,545943	6,5
DER	19	43,170256	43,441993	43,170256	6,3
DER	19	44,080121	44,899442	44,080121	8,0
DER	20	63,379853	63,702307	63,379853	6,0
DER	21	61,885578	62,402185	61,919398	6,6
DER	22	43,59582	44,030499	44,030499	6,1
DER	22	58,489232	59,458932	58,489232	6,6
DER	23	23,780769	24,568625	24,157504	6,2
DER	25	21,043603	21,779048	21,779048	6,5
DER	26	49,394472	49,394472	49,394472	6,2
DER	27	39,518936	39,612032	39,518936	10,2
ER	1	48,904842	48,971016	48,904842	8,7
ER	1	108,199006	108,249215	108,249215	6,4
ER	2	50,188289	50,188289	50,188289	7,8
ER	2	92,610012	92,610012	92,610012	8,5
ER	3	3,471942	3,765987	3,765987	6,4
ER	3	15,6001	16,400127	15,950208	7,5
ER	4	114,713614	115,04819	115,04819	7,6
ER	7	12,617924	12,617924	12,617924	6,2
ER	8	59,245157	59,382947	59,245157	6,2
ER	10	47,11415	47,782815	47,782815	6,8
ER	12	1,546821	2,015196	1,546821	7,2
ER	12	65,931247	65,931247	65,931247	6,5
ER	14	56,203511	56,203511	56,203511	9,1
ER	14	83,255426	83,255426	83,255426	6,1
ER	16	43,642297	44,459269	43,642297	9,4
ER	19	17,236707	18,158785	18,016729	6,3
ER	20	24,50397	24,831468	24,797067	6,3
ER	21	64,29233	64,354251	64,354251	6,3
ER	22	6,712302	6,916862	6,916862	6,5
ER	22	42,791065	44,296938	43,862404	6,4
ER	24	34,810919	34,810919	34,810919	6,7
ER	25	1,086505	1,205232	1,086505	7,6
ER	26	16,662006	16,662006	16,662006	8,7
ER	26	51,539404	51,680135	51,680135	6,3
ER	27	25,366905	25,529207	25,50192	6,6
ER	29	1,348472	1,348472	1,348472	9,6
ER	29	12,868932	12,926913	12,868932	6,4
ER	29	26,697399	27,16371	26,697399	6,8
LI	1	90,377648	90,561071	90,561071	10,5

LI	3	22,069239	22,508008	22,069239	6,5
LI	3	83,41009	83,599565	83,41009	6,3
LI	4	24,150445	24,209956	24,150445	6,8
LI	5	9,126222	9,922225	9,437669	7,3
LI	5	88,659509	89,09898	88,659509	6,8
LI	6	100,45514	100,921725	100,802891	6,7
LI	6	102,612328	103,079093	102,684648	6,8
LI	7	3,248028	3,269338	3,248028	7,6
LI	7	100,765281	100,765281	100,765281	6,2
LI	8	98,299383	98,299383	98,299383	6,3
LI	9	25,852948	26,295194	25,852948	6,4
LI	9	102,301291	102,788323	102,788323	7,2
LI	10	94,258071	94,258071	94,258071	6,3
LI	12	68,678678	68,678678	68,678678	6,0
LI	13	20,011204	20,788173	20,011204	9,4
LI	14	3,664511	4,84875	4,149375	6,1
LI	14	11,600913	11,600913	11,600913	10,3
LI	15	37,726788	37,856701	37,756194	7,8
LI	17	65,987715	66,555864	66,555864	7,0
LI	18	4,685705	4,723911	4,723911	9,3
LI	18	40,246397	40,42615	40,246397	7,7
LI	18	65,100461	65,100461	65,100461	7,3
LI	19	28,545943	28,545943	28,545943	6,3
LI	19	57,714094	57,714094	57,714094	7,3
LI	19	58,591027	58,61856	58,61856	6,0
LI	21	65,586228	65,586228	65,586228	7,0
LI	22	42,791065	42,791065	42,791065	6,7
LI	25	15,594301	15,752362	15,594301	7,3
LI	26	7,653183	7,653183	7,653183	6,2
LI	29	21,693781	21,693781	21,693781	6,3
OBL	1	39,692931	39,902902	39,692931	7,0
OBL	3	115,36982	116,13196	115,36982	6,1
OBL	7	1,656983	1,656983	1,656983	8,4
OBL	7	2,45775	3,020183	3,020183	9,1
OBL	8	36,489881	36,489881	36,489881	7,0
OBL	8	45,041779	45,13029	45,041779	6,2
OBL	8	62,575787	62,575787	62,575787	6,2
OBL	8	112,345659	113,367096	113,367096	7,1
OBL	9	65,203849	65,543624	65,309511	7,4
OBL	10	39,572913	39,572913	39,572913	8,0
OBL	10	98,817467	99,47555	98,817467	6,8
OBL	10	101,051178	101,916247	101,792221	6,8
OBL	11	37,261133	37,73347	37,73347	10,1
OBL	17	2,061283	2,520482	2,520482	7,9
OBL	18	29,181633	29,181633	29,181633	6,3
OBL	18	42,136113	42,856641	42,136113	8,2

OBL	18	58,06731	58,06731	58,06731	6,6
OBL	22	0,921678	0,921678	0,921678	6,5
OBL	23	41,313003	41,457147	41,349455	7,2
OBL	28	15,100045	15,411008	15,224521	6,8
OBL	28	30,76047	30,76047	30,76047	6,5
US	4	25,722942	26,518653	26,435273	6,4
US	4	28,117205	28,621554	28,621554	8,9
US	5	67,031023	67,153683	67,031023	6,3
US	9	15,767136	15,802561	15,802561	7,9
US	10	26,406685	26,406685	26,406685	6,6
US	11	4,590066	4,730528	4,730528	8,2
US	11	5,290404	6,518328	5,290404	6,1
US	11	91,172628	91,172628	91,172628	8,1
US	15	80,21662	80,21662	80,21662	6,1
US	17	4,585172	5,357573	4,868261	6,1
US	17	65,188947	65,218329	65,218329	7,9
US	18	47,154726	47,292259	47,154726	6,8
US	19	34,120456	34,229311	34,229311	6,1
US	22	12,470007	12,806792	12,806792	7,8
US	23	4,948668	4,996089	4,996089	6,6
US	24	7,596334	8,007163	8,007163	7,3
US	24	31,90897	32,171355	32,171355	7,1
US	24	34,702292	34,702292	34,702292	7,7
US	24	50,306117	50,413079	50,413079	6,4
US	29	2,396643	2,396643	2,396643	7,0
US	29	4,264009	4,719212	4,264009	6,7

¹BLC : Bleime circonscrite ; BLD : Bleime diffuse ; DER : Dermatite digitée ; ER : Érosion de la corne du talon ; LI : Limace ; OBL : Ouverture de ligne blanche ; US : Ulcère de la sole

²logBF : Log Bayes Factor

Titre : Évaluation génétique et génomique de nouveaux caractères en bovins laitiers

Mots clés : Évaluation génétique, évaluation génomique, nouveaux caractères, bovins laitiers, lésions podales, caractères bouchers

Résumé : La mise en place de la sélection génomique rend possible l'inclusion de nouveaux caractères dans les objectifs de sélection, en profitant des marges offertes par l'augmentation du progrès génétique sur les caractères historiques. En parallèle, les attentes des éleveurs, de la société et des filières orientent la sélection génétique vers des objectifs plus larges et complexes.

Deux groupes de nouveaux caractères ont été analysés dans le cadre de l'amélioration génétique des bovins laitiers : les caractères de carcasse des jeunes bovins de races mixtes et les caractères de résistance aux lésions podales en race Holstein, afin de préparer la mise en place d'une sélection génétique et génomique de ces caractères.

Pour ces deux caractères, les modèles d'évaluation polygénique les plus pertinents ont été développés et les paramètres génétiques correspondant ont été estimés. Ces derniers révèlent que la sélection génétique des caractères de carcasse des jeunes bovins sera relativement aisée, alors que celle de la résistance aux lésions podales sera plus difficile, mais possible, du fait de l'existence d'une variabilité génétique. Ils mettent également en évidence qu'un progrès génétique sur les

caractères de carcasse des jeunes bovins n'est pas génétiquement opposé à un progrès génétique sur la production laitière. Ils mettent enfin en évidence deux groupes de lésions podales génétiquement distinctes. Par ailleurs, plusieurs stratégies pour prendre en compte la non-exhaustivité des données de lésions podales ont été testées.

Plusieurs approches d'évaluation ont été comparées. Pour les deux groupes de caractères, l'approche dite « Single-Step Genomic BLUP » s'est révélée la plus prometteuse, même si les autres approches génomiques « en deux étapes », donnaient des résultats aux caractéristiques relativement proches. Ces études ont mené à la mise en place d'évaluations génétiques et génomiques en routine pour les deux groupes de caractères, pour lesquelles les méthodes d'évaluation classiques ont été retenues par souci de cohérence avec les évaluations actuelles, tout en démontrant l'intérêt d'une évolution vers l'approche en une étape à moyen terme.

Les principales questions soulevées et les grandes étapes identifiées lors des études de ces deux caractères ont été rassemblées au sein d'une ébauche de méthodologie pour le développement d'évaluations génétiques pour de nouveaux caractères.

Title: Genetic and genomic evaluations of new traits in dairy cattle

Keywords: Genetic evaluation, genomic evaluation, new traits, dairy cattle, claw health, carcass traits

Abstract: The implementation of genomic selection makes possible the inclusion of new traits in breeding goals, by taking advantage of the opportunities coming from the increased genetic trend on traits currently under selection. Breeders, breeding companies and society all have changing expectations regarding genetic selection.

Two groups of new traits were analyzed in the context of genetic improvement of dairy cattle: carcass traits of young bulls in dual-purpose breeds and claw health traits in Holstein, in order to prepare the implementation of genetic and genomic selection on these traits.

For both sets of traits, suitable genetic evaluation models were developed and genetic parameters were estimated. Genetic parameters reveal that genetic selection of carcass traits of young bulls appears to be fairly easy and that selection of claw health traits is going to be more difficult, but possible, given the existing genetic variation. They also highlight that there

is no strong negative genetic correlation between carcass traits of young bulls and dairy production traits. Finally, they reveal that there are two genetically distinct groups of claw health traits. Several strategies to account for non-exhaustive recording of cows for trimming were tested.

Several evaluation approaches were compared. For both sets of traits, Single-Step Genomic BLUP was the most promising approach, although other (two-step) genomic approaches allowed for relatively similar accuracies and control of bias. These studies led to the implementation of routine genetic and genomic evaluations for both sets of traits, for which a usual two-step genomic approach was preferred over Single-Step Genomic BLUP for consistency with the current evaluation of other traits. However these two examples illustrate the benefit of implementing routine Single-Step Genomic BLUP evaluations.

The main questions and principal steps identified in these studies were gathered into tentative guidelines for the development of genetic evaluations for new traits.

