



HAL
open science

Amélioration d'un programme de sélection massale sur la croissance chez la truite arc-en-ciel par introduction d'une sélection BLUP pour des caractères de qualités grâce aux empreintes génétiques

Pierrick Haffray

► **To cite this version:**

Pierrick Haffray. Amélioration d'un programme de sélection massale sur la croissance chez la truite arc-en-ciel par introduction d'une sélection BLUP pour des caractères de qualités grâce aux empreintes génétiques. Génétique animale. Agrocampus Ouest, 2018. Français. NNT : 2018NSARC136 . tel-02145732

HAL Id: tel-02145732

<https://theses.hal.science/tel-02145732>

Submitted on 3 Jun 2019

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.

THESE DE DOCTORAT DE

AGROCAMPUS OUEST

COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE Né600

Ecole doctorale Ecologie, Géosciences, Agronomie et Alimentation
Spécialité : Génotique et génomique des ressources biologiques pour
l'agriculture

Par **Pierrick HAFFRAY**

Amélioration d'un programme de sélection massale sur la croissance chez la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* par introduction d'une sélection BLUP pour des caractères de qualité grâce aux empreintes génétiques

Introduction d'une sélection sur apparentés en sélection massale chez la truite arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss*

Thèse présentée et soutenue à Rennes, le 9 novembre 2018

Unité de recherche : UMR 1348 PEGASE

Thèse Né : C-136_2018-21

Rapporteurs avant soutenance :

Hans Komen Professeur, Université de Wageningen (NL)

Pierre Boudry Chercheur, Ifremer

Composition du Jury :

Présidente : Sandrine Lagarrigue

Examineurs : Pierre Boudry

Hans Komen

François Allal

Dir. de thèse : Pascale Le Roy

Co-dir. de thèse : Mathilde Dupont-Nivet

Professeure, AGROCAMPUS OUEST

Chercheur, Ifremer

Professeur, Université Wageningen (NL)

Chercheur, Ifremer

Chercheuse, INRA

Chercheuse, INRA

Invité :

Bernard Coudurier

Ingénieur, INRA



THESE / AGROCAMPUS OUEST

Sous le label de l'Université Européenne de Bretagne

pour obtenir le diplôme de :

DOCTEUR DE L'INSTITUT SUPERIEUR DES SCIENCES AGRONOMIQUES, AGRO-ALIMENTAIRES, HORTICOLES ET DU PAYSAGE

Spécialité : «Génétique et génomique des ressources biologiques pour l'agriculture»

Ecole Doctorale : « Ecologie Géosciences Agronomie Alimentation»

présentée par :

« Pierrick HAFFRAY »

AMELIORATION D'UN PROGRAMME DE SELECTION MASSALE SUR LA CROISSANCE CHEZ LA TRUITE ARC-EN-CIEL PAR INTRODUCTION D'UNE SELECTION BLUP POUR DES CARACTERES DE QUALITE GRACE AUX EMPREINTES GENETIQUES

soutenue le 9 novembre 2018 devant la commission d'Examen

Composition du jury :

Rapporteurs : Pierre Boudry (Ifremer) et Hans Komen (Université de Wageningen)

Membres : Sandrine Lagarrigue (Agrocampus Ouest), Bernard Coudurier (INRA), François Allal (Ifremer)

Directrice de thèse : Pascale Le Roy (INRA)

Co-directrice : Mathilde Dupont-Nivet (INRA)

Avant-propos, déroulement et objectifs de la thèse

La thèse vise à l'étude des conditions pour l'introduction d'une sélection généalogique sur apparentés de type BLUP multicritère et multi génération pour améliorer des caractères qualitatifs dans des schémas de sélection massale intra-groupe de type « PROSPER » sur la croissance.

Ce travail constitue une étape dans un parcours professionnel qui s'appuie sur des travaux conduits avant la thèse, sans lesquels celle-ci n'aurait pu être réalisée. Les hypothèses et les protocoles ont été élaborés à partir de 2001 et l'obtention de financements publics complémentaires en 2005. L'élevage des animaux, la collecte des données de performances, les assignations de parentés et la majeure partie des traitements génétiques ont été réalisés entre l'automne 2004 et fin 2006. Les publications ont été soumises à partir de 2012.

Le travail s'appuie sur les résultats de deux programmes de recherche appliquée PROSPER+ et Quality-Truite conduits entre 2004 et 2007 avec :

- le soutien du Comité Interprofessionnel des Produits de l'Aquaculture (CIPA) comme maître d'ouvrage
- le SYSAAF comme maître d'œuvre et coordination des programmes par l'auteur de la thèse
- le partenariat avec les équipes des Laboratoires ou Unités INRA de Génétique des Poissons (LGP puis GABI, Jouy-en-Josas) et de physiologie des poissons (SCRIBE puis LPGP, Rennes), de l'Ifremer (Station de Palavas) et de l'entreprise de sélection de truites arc-en-ciel « Les Aquaculteurs Landais » devenue ensuite « Les Sources de l'Avance » (Pissos, Landes)
- la collaboration des autres entreprises de sélection de truite adhérentes au SYSAAF (Les Fils de Charles Murgat, Viviers de France, Bretagne Truite, Font-Rome Pisciculture).

L'introduction (chapitre I) réalise un point sur le développement de l'aquaculture mondiale. Elle rappelle ensuite les différentes méthodes de sélection génétiques utilisées en aquaculture et évoque différents facteurs susceptibles d'expliquer le développement encore limité de la sélection génétique des espèces aquacoles. Cette introduction détaille les étapes scientifiques et technologiques antérieures à la thèse ayant conduit à tester en France l'utilisation des empreintes génétiques par marqueurs microsatellites en aquaculture entre 1993 et fin 2004. Cette approche rétrospective peut par certains aspects paraître un peu rébarbative mais elle a

été préférée pour illustrer les acquis et les interrogations ayant abouti à la définition des objectifs du travail de thèse et resituer l'originalité de ses principaux résultats.

Le chapitre II présente le protocole général d'élevage, de phénotypage et de génotypage ayant permis de générer les résultats.

Les chapitres III à VIII présentent les résultats des travaux à l'aide des publications acceptées ou encore au stade de la soumission. Chacun des six articles est introduit en rappelant les objectifs et les principaux résultats et en les discutant au regard des dernières publications pour aider les lecteurs à mettre en perspective leur originalité scientifique.

Le chapitre VIII discute les résultats acquis dans un objectif scientifique mais d'application par les entreprises françaises en comparaison à d'autres stratégies de sélection plus classiques tout en intégrant les dernières avancées en matière de sélection génomique.

Ce travail s'inscrit dans un objectif de recherche appliquée et la thèse pourrait s'apparenter à une thèse de type CIFRE car à visée très appliquée. Le principal résultat en a été effectivement l'amélioration des programmes de sélection des entreprises françaises en validant les principes d'un mode original de sélection généalogique sur apparentés pour des caractères qualitatifs (morphologie, découpe, qualité de la chair) en sélection massale assistée par empreintes génétiques. Le principe testé a depuis été appliqué à l'estimation de paramètres génétiques d'autres caractères continus (performance de reproduction femelle, production de caviar d'esturgeon sibérien) mais aussi à des caractères à seuil (malformations, résistances à plusieurs maladies) ou à la prise en compte d'interactions entre génotypes et environnements d'élevage chez les poissons (cage *vs* bassin ; aptitude à la substitution végétale des aliments) puis chez des mollusques (huître creuse, palourde japonaise, ormeau) ou des crevettes bleue (Nouvelle Calédonie) ou à patte blanche (Thaïlande, Mexique). Les résultats obtenus chez la truite arc-en-ciel et la méthode de sélection validée ont donc permis d'introduire une sélection généalogique de type BLUP dans les schémas des entreprises françaises ou étrangères conseillées par le SYSAAF chez des poissons, des mollusques et des crustacés.

Remerciements

Cette thèse a été possible grâce à l'accord et l'appui des directeurs successifs du SYSAAF qui m'ont autorisé à investir en partie sur mon temps de travail dans cette aventure. Je remercie d'abord Bernard Coudurier avec qui nous avons imaginé dès 2000 le principe d'une indexation sur collatéraux en familles mélangées chez une espèce aquacole en utilisant les empreintes génétiques mais aussi les étapes de validation nécessaires ainsi que, et c'est tout aussi déterminant, obtenu les soutiens financiers publics nécessaires. Je remercie ensuite Daniel Guémené et le Président du SYSAAF Emmanuel Mazeiraud qui ont autorisé le détachement d'une partie de mon temps de travail cette dernière année pour me permettre son achèvement. Je remercie aussi le Comité Interprofessionnel du CIPA¹ et ses salariés dont Cyrilles Deshayes, Marine Levadoux, Cyrilles ayant aussi contribué à la genèse de l'idée du projet, un matin de l'an 2000 en voiture avec Bernard Coudurier en allant rendre visite à l'entreprise de sélection devenue aujourd'hui Bretagne Truite.

Mes remerciements vont aussi, et sans ordre d'importance, mais quand même, à Cédric Pincet, pour son aide à l'organisation de la collecte des données sur les chantiers de phénotypage. Sans Cédric, je ne pense pas que j'aurais pu disposer d'un jeu de données aussi propre.

Ce projet n'aurait pu être mené à bien sans l'appui initial et l'accompagnement des co-auteurs des publications dont Edwige Quillet et de Mathilde Dupont-Nivet (chercheuses au Département GABI de l'INRA), Mathilde, co-directrice de la thèse, ayant accepté la lourde et ingrate tâche de m'aider à mettre en forme et simplifier ce document.

Ma reconnaissance va bien sûr aussi à Marc Vandeputte pour ses discussions pointues, passionnées et souvent créatrices afin de tenter de comprendre les demandes de certains reviewers anonymes des publications (que je remercie ici) m'ayant permises de dépasser les résultats et de découvrir le domaine de la précision des valeurs génétiques ou celui du biais dans les populations tronquées.... Que de moments à tenter d'imaginer ce que les généticiens d'un autre ordre (celui des Mammifères) voulaient bien nous suggérer.

Je pense aussi à Hervé Chapuis pour son aide pour préparer la mise en forme des données sous SAS et leur traitement sous VCE et à leur interprétation mais aussi sa patience afin de tenter de déboguer les lignes de codes de SAS ou pour sa persévérance pour tenter continuellement de

¹ CIPA : Comité Interprofessionnel des Produits de l'Aquaculture

nous surpasser et viser l'épure de la génétique quantitative.... Merci Hervé aussi pour ces échanges souvent intenses mais toujours constructifs.

Je pense et remercie aussi Jérôme Bugeon pour sa patience pour organiser la collecte des données de qualité, ses idées et avis perspicaces pour identifier des prédicteurs de rendements de découpe, traiter les images de darnes (4000 !) en vision numérique et pour toutes ces discussions au café sur les significations biologiques et physiologiques des variations observées.

Avec l'arrivée de la base de données sous ACCESS INFAQUA au SYSAAF, je remercie Anastasia Bestin et Florian Enez pour leur assistance à la manipulation de notre fameux pipeline informatique de préparation de données KOALA. Je remercie tout particulièrement Florian pour son intérêt et son investissement à mes côtés pour rentrer dans les arcanes complexes des estimations de précisions des valeurs génétiques et des biais de sélection.

L'envie de soutenir cette thèse est née de nombreuses rencontres antérieures à l'idée de la thèse concernant leur passion pour la biologie et les statistiques parmi lesquelles Denise Viale (CNRS, Université de Corté), Jean Yves Monnat (Université de Brest) mais aussi l'aquaculture et l'amélioration génétique dont André Fauré (INRA), Jean Marie Blanc (INRA), Béatrice Chatain (Ifremer), Anna Sonesson (NOFIMA, Norvège) et Bernard Chevassus-au-Louis (INRA) sans qui ce projet n'aurait pu éclore.

Ce projet n'aurait pu être conduit sans l'élevage des poissons pendant 18 mois et la réalisation des chantiers de phénotypage de l'ordre de 6000 truites par les amis et collègues de la société Aqualande (Emmanuel Mazeiraud (encore lui..), Vincent Petit, Jérôme Doeflinger, Jean-Yves Gayral, Thierry Espinat, Jean Philippe Angama, Jean François Lamargot et Serge Sétino) mais aussi des autres entreprises de sélection de truite ayant participé aux deux longues semaines de découpe à Nantes parmi lesquels Philippe Hocdé (Les Fils de Charles Murgat, Beaurepaire), Jean-François Roure (Font Rome Pisciculture, Aubenas) ou Eric Willaume et Ludovic Leroux, (Viviers de France, Sarrance). Je pense aussi aux nombreux collègues du SYSAAF (Maryse Boulay, Pierrette Bourreau, Anne Marie Louiche, Paul Rault, Rosine Richer), de l'INRA (Marianne Cluzeaud, Georges Choubert, Edwige Quillet, Jean-Pierre Hiseux, Francine Krieg, Sandrine Le Guillou, Laure Grima, Sylvain Martineau, Maëlle Perrocheau, Lucas Lefèvre, Sophie Launey, Julien Leonard, Ayan Uyanik, Frédérique Vallée) et de l'Ifremer (Isabelle

Baud, Brigitte Bardiot, Camille Knockaert, Wilfried Louis, Jean-Luc Vallet, Alain Vergnet, Thomas Pinazo) ayant participé à cette saisie de données et manipulé plusieurs fois dans la semaine les 3 à 5 tonnes de carcasses de chacune des semaines de découpe (soit près de 15 T de truites...). Enfin je ne saurais oublier les collègues du Laboratoire de génotypage Labogéna au premier rang des quels Maryvonne Boscher pour son aide et ses conseils décisifs mais aussi Thaïs Pantano ou Marie-Noelle Rossignol pour le record d'assignations de parenté obtenu avec le panel de marqueurs microsatellites (> 99,8 % sur plus de 5000 descendants...).

Sommaire

Avant-propos, déroulement et objectifs de la thèse.....	1
Remerciements.....	5
Sommaire.....	11
Liste des figures et tableaux.....	17
1. Chapitre 1 – Introduction.....	23
1.1. L’aquaculture : Une production diversifiée et incontournable en développement rapide.....	25
1.2. Pourquoi s’intéresser à l’amélioration des rendements de découpe et de qualité de la chair ?.....	28
1.3. Rappels sur les principes de la sélection génétique appliquée à l’aquaculture	31
1.3.1. Les méthodes de sélection	31
1.3.2. L’héritabilité d’un caractère.....	32
1.3.3. La corrélation génétique entre caractères.....	33
1.3.4. La sélection massale	34
1.3.5. La sélection généalogique et le BLUP.....	34
1.3.6. La valeur génétique additive et la précision de son estimation.....	35
1.4. La sélection des espèces aquacoles, une activité récente.....	37
1.5. Pourquoi seulement 6,5 % de la production aquacole mondiale est sélectionnée ?.....	39
1.6. La méthode de sélection massale intragroupe PROSPER pour améliorer la croissance	41
1.7. Le transfert et l’amélioration de la méthode PROSPER par le SYSAAF.....	44
1.8. L’arrivée des empreintes génétiques en aquaculture	47
1.9. L’arrivée des empreintes génétiques chez les sélectionneurs aquacoles français	48
1.9.1. Le développement de panels d’assignation de parenté chez le turbot et la truite.....	49
1.9.2. Une première analyse de variabilité familiale de la sexe-ratio chez le bar	50
1.9.3. Le projet CRAFT-Truite	51
1.9.4. Introduction de l’assignation de parenté en sélection commerciale pour gérer la consanguinité	53
1.10. Questions pour envisager une sélection BLUP sur apparenté en sélection massale de type PROSPER	54
2. Chapitre 2 - Protocole et traitements statistiques	59
2.1. Contexte général.....	61
2.2.1. Création et production des 600 familles	62

2.2.3.	Le lot « Effet Maternel » (ou MAX).....	68
2.2.4.	Le lot « Sélectionné » (ou SEL).....	68
2.2.5.	Caractéristiques des sites d'élevage.....	68
2.3.	Phénotypage de la croissance et des caractères de qualité.....	70
2.3.1.	Organisation général et planning des phénotypages	71
2.3.2.	Chantier de phénotypage n°1 : Caractérisation qualitative externe sur poissons vivants du lot « Sélectionné » (semaine 12-2006)	72
2.3.3.	Chantier de phénotypage n°2 : Caractérisation qualitative sur animal abattu du lot « Sélectionné » (semaine 14-2006).....	74
2.3.4.	Chantier de phénotypage n°3 : Caractérisation qualitative sur animal abattu du lot « Témoin » (semaine 17-2006).....	78
2.4.	Prélèvements ADN, génotypages et assignations de parentés	79
2.5.	Performance des auto-triploïdes dans le lot « Témoin » et élimination des sujets triploïdes	80
3.	Chapitre 3 - Publications acceptées ou en cours de soumission	83
3.1.	Article 1 : Publication n° 1 : Haffray, P., Vandeputte, M., Petit, V., Pincet, P., Chatain, B., Chapuis, H., Coudurier, B., Quillet, E., Dupont-Nivet, M., 2012. Minimizing non-genetic maternal effect in salmonid families mixed since eyed stages and a posteriori DNA-pedigreed. <i>Livestock Science</i> , 150, 170-178.....	85
1.1.1.	Résumé	85
1.1.2.	Principaux résultats et discussion	85
3.2.	Article 2 : Haffray, P., Pincet, C., Chapuis, H., Mazeiraud, E., Petit, V., Rault, P., Bugeon, J., Chatain, B., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., 2012. Negative genetic correlations between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (<i>Oncorhynchus mykiss</i>). <i>Aquaculture</i> , 368–369, 145-152. .	99
3.2.1.	Résumé	99
3.2.2.	Principaux résultats et discussion	99
3.3.	Article 3: Haffray, P., Bugeon, J, Rivard, Q., Quittet, B., Puyo, S., Allamelou, J.M., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., 2013. Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (<i>Oncorhynchus mykiss</i>). <i>Aquaculture</i> , 410-411, 236-244.	113
3.3.1.	Résumé	113
3.3.2.	Principaux résultats et discussion	113
3.4.	Article 4 : Haffray, P., Enez, F., Bugeon, J., Chapuis, H., Chatain, B., Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., 2018. Accuracy of BLUP breeding values in a factorial mating design with mixed families and marker-based parentage assignment in rainbow trout <i>Oncorhynchus mykiss</i> . <i>Aquaculture</i> 490, 350-354.....	129

3.4.1.	Résumé	129
3.4.2.	Principaux résultats et discussion	129
3.5.	Article 5: Haffray, P., Coudurier, B., Pincet, C., Enez, F., Bugeon, J., Bestin, A., Quillet, E., Chapuis, H., Chatain, B., Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., 2017. Reliability and bias of breeding values derived from pre-selected sib information in rainbow trout <i>Oncorhynchus mykiss</i> in a mixed family factorial design. Submitted in GSE.	139
3.5.1.	Résumé	139
3.5.2.	Principaux résultats et discussion	139
3.6.	Article 6 : Vandeputte, M., Haffray, P., 2014. Parentage assignment with genomic markers: a major advance for understanding and exploiting genetic variation of quantitative traits in farmed aquatic animals. <i>Frontiers in Genetics, Livestock Genomics</i> , 5, Article 432. doi: 10.3389/fgene.2014.00432.	165
3.6.1.	Résumé	165
3.6.2.	Principaux résultats et discussion	165
4.	Chapitre 4 - Discussion et perspectives	179
4.1.	Rappel du contexte et des objectifs.....	180
4.2.	Le contrôle de l'effet maternel non génétique double l'héritabilité de la du poids à 70 g	183
4.3.	Des héritabilités intermédiaires pour l'ensemble des caractères de découpe et de qualité	184
4.4.	La résiduelle de l'écart à la régression avec le poids vif s'impose à la place des rendements.....	186
4.5.	Les ultra-sons permettent de prédire les rendements de découpe sur animal vivant	188
4.6.	Les plans factoriels génèrent des précisions des valeurs génétiques plutôt assez élevées	191
4.7.	L'estimation de valeurs génétiques à partir de sujets présélectionnées n'est pas à recommander.....	193
4.8.	Transfert du principe pour estimer des paramètres génétiques d'autres caractères chez la truite arc-en-ciel	193
4.9.	Introduction du BLUP dans les entreprises de sélection françaises d'autres espèces aquacoles	195
4.10.	Contraintes biologiques et solutions pour introduire une sélection généalogique en sélection massale chez d'autres espèces aquacoles	200
5.	Chapitre 5 - Références citées	205

Liste des figures et tableaux

Figure 1 : Evolution des débarquements par la pêche et l'aquaculture (FAO, 2016) et des captures par la pêche récemment ré-estimées (Pauly and Zeller, 2016).	26
Figure 2 : Efficacité de conversion alimentaire et protéique des principales espèces d'élevage (HLPE, 2014)	27
Figure 3 : Emissions d'azote et de phosphore des différentes productions animales par tonne de protéine produite (HLPE, 2014).....	27
Figure 4 : Perte de productivité de la découpe de grande truite par rapport à celle du saumon. La figure compare l'impact des différences successives de rendement de découpe entre les deux espèces lors d'abattages expérimentaux de truites de grande taille triploïdes monosexes de souche française produite en France et des saumon atlantique d'origine génétique écossaise élevés en rade de Cherbourg (Bugeon et al., 2005).	29
Figure 5 : Gains d'efficacité écologique relatifs générés par une sélection sur des caractères de rendement au filetage ou de croissance pendant 5 générations avec des pression de sélection respectivement 20 ou 10 % ou 10 ou 3 % (Haffray et al., 2015).	30
Figure 6 : Méthodes de caractérisation externes du rendement à l'éviscération par a) morphologie (Douirin et al., 1994) et b) échographie (Fauconneau et al., 1996) et de la teneur en lipides des filets par c) micro-ondes (Douirin et al., 1998).	31
Figure 7 : Principes de contrôle des effets maternels non génétiques et d'utilisation des effets sociaux par tris de sélection et de remise en compétitions successifs (ici sur 2 tris) de la méthode de sélection massale intra-groupe PROSPER (Chevassus et al., 2004).....	43
Figure 8 : Réponse réalisée après 4 générations de sélection massale intra-groupe PROSPER fonction de l'âge de mesure de la réponse pour la lignée témoin (○), la lignée sélectionnée (□) et la réponse relative (▲) chez la truite commune (Chevassus et al., 2004)	44
Figure 9 : Evolution des programmes de sélection massale intra-groupe de type PROSPER par intégration de caractères qualitatifs externes et de l'assignation de parenté pour gérer la consanguinité et optimiser les plan de fécondation.....	53
Figure 10 : Dispositif de croisements factoriels en 10 factoriels respectivement des pontes de 8 mères fécondées par les spermés de 10 pères ayant permis de générer 800 familles à partir de 80 mères et 100 pères (ici seulement 2 factoriels sont représentés).....	63
Figure 11 : Longueur moyennes (\pm SD) des 10 lots (n = 100 par lot) après pilotage de leurs croissances et avant la 1 ^{ère} troncature de sélection pour créer le lot « Sélectionné » ou pour constituer par dérivation le lot non sélectionné « Témoin » à J147.	64
Figure 12 : Protocole de création des 3 lots « Effet maternel », « Témoin » et « Sélectionné »	

<i>à partir de 600 familles de truite arc-en-ciel et utilisation des différents lots en fonction des publications (①, ②, ③, ④ et ⑤) réalisées. n = effectif de sujets génotypés par lot.</i>	<i>65</i>
Figure 13 : Prélèvement de nageoire pour assignation de parenté par empreintes génétiques	65
Figure 14 : Injection d'un transpondeur RFID pour le marquage individuel des poissons.	66
Figure 15 : Mortalité hebdomadaire sur la pisciculture de Belin-Béliet du 11 juillet 2005 au 25 décembre 2005.	66
Figure 16 : Syndrome d'irritation branchiale ayant entraîné un pic de mortalité dans le lot « Témoin » suite vraisemblablement à la fuite électrique d'une pompe.....	67
Figure 17 : Pisciculture de Pissos (40) sur laquelle a été effectuée la reproduction, l'élevage et la caractérisation de performance des lots « Effet Maternel » et « Sélectionné ».....	69
Figure 18 : Pisciculture des Viviers de la Hountine (Belin-Beliet, 40) sur laquelle ont été réalisé l'élevage et les biométries intermédiaires du lot « Témoin ».	70
Figure 19 : Mesure d'épaisseur du filet par échographie en position e8.....	73
Figure 20 : Positionnement de la sonde échographique (7.5 MHz) pour mesurer les différentes épaisseurs (e5, e6, e7, e8 et e11, e17, e20) ou profondeurs (e23) corporelles.	73
Figure 21 : Positions de la sonde du Fat Meter pour la caractérisation de la teneur en lipides du filet par micro-ondes (2 GHz) sur animal vivant (Lot « Sélectionné » semaine 12-2006, (Fat 1 et Fat 3)) ou sur animal abattu (Lots « Sélectionné » semaine 14-2006 (Fat 1 et Fat 3) et « Témoin » semaine 17-2006, (Fat 1, Fat 3 et Fat 9))......	74
Figure 22 : Atelier expérimental de mareyage d'IFREMER Nantes dans lequel a été réalisé la caractérisation des lots « Témoins» et « Sélectionnés » abattus.	75
Figure 23 : Organisation des chantiers de mesures sur animaux abattus des lots « Sélectionnés » (semaine 14) et « Témoin » (semaine 17).....	76
Figure 24 : Estimation de la teneur en lipides des filets avec le Torry Fish Fat Meter (ici en position Fat 9).....	77
Figure 25 : Mesure des paramètres de coloration du filet avec le chromamètre Minolta CR200.	78
Figure 26 : Positions 1 (antérieure), 2 (médiane) et 3 (postérieure) de la sonde du chromamètre Minolta CR200 sur le filet.....	78
Figure 27 : Effet du nombre de collatéraux de plein-frères et ou de plein-frères et de demi-frères sur la précision des valeurs génétiques (EBV) des candidats du lot CAND pour le caractère de rendement à l'éviscération Carc% dans le lot REF de collatéraux non sélectionnés.....	131
Figure 28 : Images de darnes de deux truites présentant une épaisseur musculaire abdominale (ici mesurée par e8) et une profondeur de cavité abdominale (ici mesurée par e23) différentes.	

.....	189
Figure 29 : Evolution de la morphologie visualisée par incrustation Procruste d'une lignée de truite sélectionnée pendant 5 générations en combinant une sélection sur candidats par ultrasons et une sélection sur collatéraux sur le rendement à l'éviscération (Bugeon et al., et Les Sources de l'Avance, communication personnelle).....	190
Figure 30: Evolution des programmes de sélection massale intra-groupe de type PROSPER par intégration successive en 1996 de caractères qualitatifs externes et de l'assignation de parenté pour gérer la consanguinité et optimiser les plan de fécondation et en 2004 d'une sélection BLUP sur collatéraux sur des caractères qualitatif ou ultérieurement de reproduction ou de résistance à des pathogènes ou pour prendre en compte une interaction entre génotypes et milieu d'élevage.	196
Figure 31 : Introduction de différents caractères dans les schémas de sélection aquacoles français depuis 1991 avec en orange les caractères sélectionnés sur collatéraux. Espèces concernée : Om, truite arc-en-ciel ; Ab, esturgeon sibérien ; Ar, maigre ; Cg, huître creuse ; Dl, bar ; Ht, ormeau européen ; Ls, crevette bleue ; Pf, perche européenne ; Pv, crevette à patte blanche ; Rp, palourde japonaise ; Sa, daurade royale ; Sm ; turbot ; St, truite fario.	197
Figure 32 : Avancement de l'application de la sélection sur collatéraux assistée par empreintes génétique en sélection massale dans les entreprises de sélection françaises en fonction des lignées d'espèces et du nombre de générations.....	198
Figure 33 : Evolution du nombre de sujets génotypés pour de l'assignation de parenté par les entreprises de sélection aquacole adhérentes au SYSAAF entre 1997 et 2016.	199

Liste des Tableaux

Tableau 1 : Synthèse de l'efficacité de l'assignation pour chacun des trois lots.	79
--	----

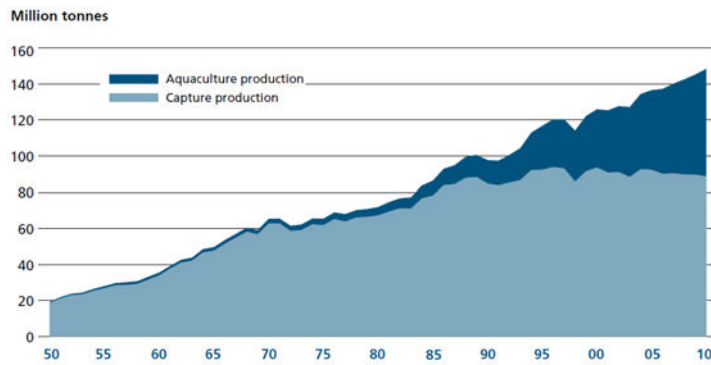
1. Chapitre 1 – Introduction

1.1. L'aquaculture : Une production diversifiée et incontournable en développement rapide

L'aquaculture représente l'ensemble des activités de cultures végétales (micro-algues, macro-algues) ou d'élevages d'invertébrés (essentiellement crustacés, mollusques, échinodermes) et de vertébrés (poissons, reptiles) aquatiques. La FAO recense 567 espèces élevées (FAO, 2016). Ce nombre diffère grandement des productions animales terrestres dominées par un nombre beaucoup plus limité d'espèces domestiquées (Diamond, 2002). Le premier groupe biologique élevé ou cultivé est celui des poissons (44,2 millions de tonnes), suivi de celui des algues de grande taille dites macro-algues (24,5 millions de tonnes), des mollusques (15,2 millions de tonnes), des crustacés (6,4 millions de tonnes) et des autres espèces animales (0,9 millions de tonnes). L'essentiel de la production mondiale est réalisé en zone tropicale et en Asie (88,4 %). Dix pays fournissent 88 % de la production mondiale: la Chine (44,1 millions de tonnes), l'Inde (4,2 millions de tonnes), le Vietnam (3,1 millions de tonnes), l'Indonésie (3,1 millions de tonnes) auxquels s'ajoutent le Bangladesh, la Norvège, la Thaïlande, le Chili, l'Égypte et le Myanmar.

Selon la FAO, la production aquacole mondiale a connu une croissance continue entre 2002 et 2012 avec un taux de croissance annuel de 6,1 % pour un volume de production de 66,6 millions de tonnes (hors algues) et une valeur de 137,7 milliards de dollars (Figure 1). En 2012, la production aquacole mondiale représentait de l'ordre de 42 % des 158 millions de tonnes débarqués par la pêche ou l'aquaculture, non compris les 30 à 40 millions de tonnes de captures sous estimées récemment rapportées (Pauly and Zeller, 2016) ni les rejets. L'aquaculture constitue la production agricole mondiale connaissant la croissance la plus rapide. Elle représente 16,7 % des protéines animales consommées et 6,5 % de toutes les protéines consommées à l'échelle mondiale en 2010. La production se concentre essentiellement en eaux douces et saumâtres qui représentent 63 % du volume de production contre 37 % pour les productions marines. Enfin, elle emploie de l'ordre de 18 millions de personnes de par le monde.

a)



b)

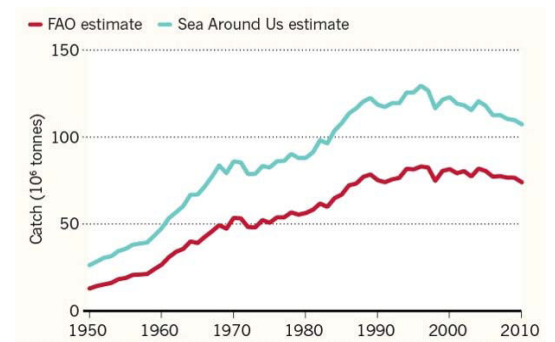


Figure 1 : Evolution des débarquements par la pêche et l'aquaculture (FAO, 2016) et des captures par la pêche récemment ré-estimées (Pauly and Zeller, 2016).

La population mondiale, estimée à 7 milliards en 2012, devrait augmenter de 30 % en 2050 pour atteindre 9 milliards. Cette augmentation, associée à l'amélioration des revenus, l'urbanisation croissante et la demande pour une alimentation de meilleure valeur nutritionnelle et qualité devrait doubler la demande alimentaire (Diouf, 2009) sachant que 11,7 % de la population mondiale était considérée en état de sous-alimentation chronique en 2012 (FAO et al., 2015). Dans un contexte de compétition grandissant pour l'accès aux ressources naturelles, de déforestation, de surpêche (Pauly and Zeller, 2016), de réchauffement climatique et de ralentissement des gains de productivité des récoltes terrestres (+ 3 % en 1980 à + 1 % en 2009), la Banque Mondiale estime nécessaire le soutien public ou d'organismes internationaux pour améliorer la productivité agricole (World Bank, 2009; p 17).

Différentes synthèses (Brummett, 2013; Hall et al., 2011; HLPE, 2014) soulignent aussi la plus grande efficacité écologique des élevages d'animaux aquatiques par rapport aux élevages des animaux terrestres (Figure 2). Elles situent la production de poissons au même niveau d'efficacité que celles des volailles en termes de rétention protéique ou d'émission d'azote ou de phosphore (Figure 3). En ne considérant que les salmonidés, Gjedrem et al. (2012) rapportent des efficacités de fixation d'énergie (+63,1 et + 125,5 %) et de protéines (+75,4 % et +51,7 %) supérieures à celles des productions porcines et avicoles .

Commodity	Dairy	Carp	Eggs	Chicken	Pork	Beef
Feed conversion ratio (mass of feed/mass of edible product) – FCR	0.7	2.3	4.2	4.2	10.7	31.7
Feed conversion efficiency (mass of edible product/mass of feed) – FCE	143%	43%	24%	24%	9%	3%
Protein content (% of edible mass)	3.5%	18%	13%	20%	14%	15%
Protein conversion efficiency (protein in edible product/protein in feed)	40%	30%	30%	18%	13%	5%

Source: Hall *et al.* (2011). Protein conversion figure from Smil (2001). Calculation based on average United States of America feed requirements in 1999.

Figure 2 : Efficacité de conversion alimentaire et protéique des principales espèces d'élevage (HLPE, 2014)

Malgré une meilleure utilisation relative des ressources naturelles et un moindre impact écologique que les autres productions animales, les productions aquacoles sont confrontées à divers challenges économiques, sociologiques, biologiques et technologiques dont ceux de la domestication et de l'amélioration génétique des espèces aquacoles (Béné *et al.*, 2015; HLPE, 2014; World Bank, 2012).

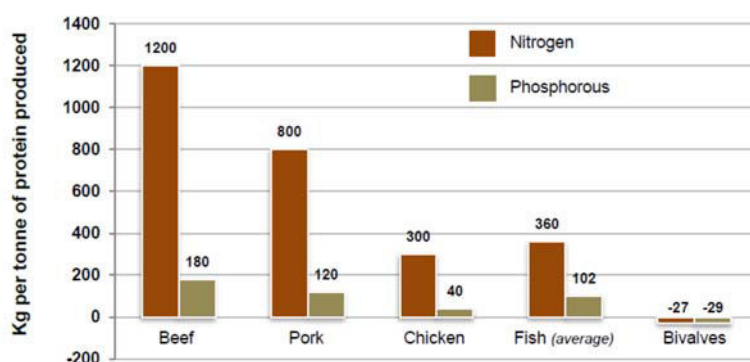


Figure 3 : Emissions d'azote et de phosphore des différentes productions animales par tonne de protéine produite (HLPE, 2014).

La production aquacole française s'avère stable depuis le début des travaux faisant l'objet de la thèse en 2004 avec de l'ordre de 45 000 T de poissons (FEAP, 2016), 80 000 T d'huîtres dont 4 000 T d'huître plate, 70 000 T de moules (CNC, 2016) et de 2 000 T de crevettes. Cette production est réalisée par l'élevage de 23 espèces animales (12 piscicoles, 8 conchylicoles et 3 crustacées) et la culture de 2 espèces de macro-algues (*Laminaria latissima*, *Chondrus crispus*) dont plusieurs sont en voie ou essais de domestication. Ceci ne prend pas en compte l'élevage des proies vivantes en éclosier de poissons marins (*Artemia salina* et *Brachyonus plicatilis*) ainsi que la culture d'un nombre difficilement définissable de souches de plusieurs espèces de micro-algues. Plus globalement, cette production est réalisée par environ 4500

entreprises (essentiellement des TPE et PME) employant 12000 équivalents temps pleins pour un chiffre d'affaire de l'ordre de 0,9 milliard €, (Agreste, 2009a, b, 2014), hors la production d'huître perlière en Polynésie Française. Cette production se caractérise aussi par un niveau de transformation élevé grâce à la production de truites femelles stériles triploïdes destinées à la fumaison (20 000 T, \approx 40 % de la production) mais aussi une diversification élevée en terme de produits avec par exemple des huîtres stériles triploïdes (\approx 4 milliards de naissains en 2017) ou la production de caviar de truite (\approx 200-300 T) ou d'esturgeon (40 T).

1.2. Pourquoi s'intéresser à l'amélioration des rendements de découpe et de qualité de la chair ?

L'amélioration des rendements de découpe et de la qualité de la chair par sélection constitue une stratégie complémentaire à celle de l'amélioration la vitesse de croissance initiée en France en 1993 (voir chapitre 1.7.). La découpe peut passer par différentes étapes (ou niveaux de commercialisation) que sont l'éviscération, l'étêtage, le filetage, le parage des filets ou la découpe de darnes ou de pavés. Ces différents niveaux de découpe sont fonction des attentes des marchés de la vente en frais et/ou de celles de la transformation industrielle comme pour la congélation (filets de tilapia ou saumon, darnes, pavés) ou la fumaison (saumon, truite).

Au plan mondial, la truite arc-en-ciel produite en eau douce est essentiellement ($>$ 95 %) vendue à la taille portion (\approx 350 g) au contraire de la production réalisée en cages en mer ou en eau saumâtre. En France, et grâce aux travaux de l'INRA sur le monosexage femelle et la triploïdisation, (Piferrer et al., 2009), la production de grandes truites en eau douce ($>$ 2,5 kg) destinées au fumage constitue une spécificité avec plus de 12000 T, ou 35 % de production annuelle (FEAP, 2016).

Nos travaux antérieurs ont montré dès 2002 une perte cumulative de compétitivité de la grande truite par rapport au saumon à chacun des stades successifs de sa découpe (éviscération, filetage, parage) atteignant en final -23,7 % (Figure 4) jusqu'au filet paré des gras dorsaux et abdominaux (Bugeon et al., 2005).

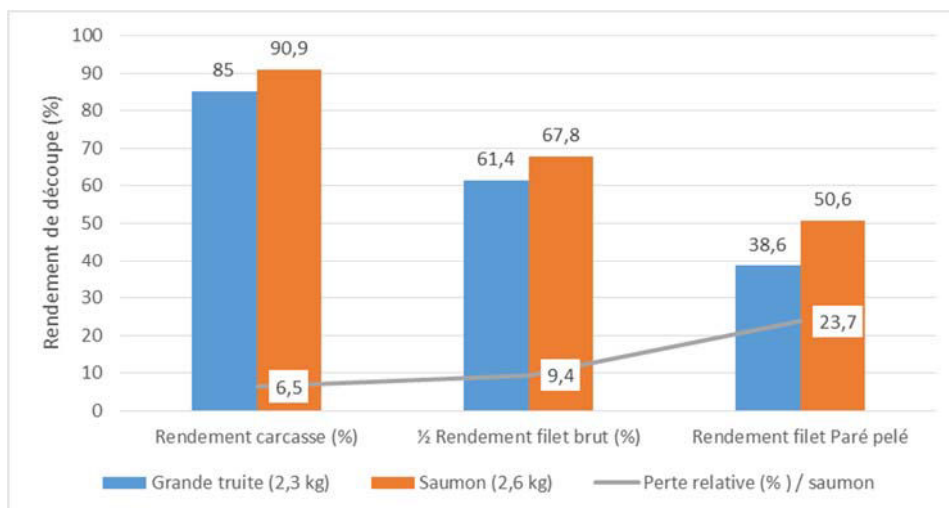


Figure 4 : Perte de productivité de la découpe de grande truite par rapport à celle du saumon. La figure compare l'impact des différences successives de rendement de découpe entre les deux espèces lors d'abattages expérimentaux de truites de grande taille triploïdes monosexes de souche française produite en France et des saumon atlantique d'origine génétique écossaise élevés en rade de Cherbourg (Bugeon et al., 2005).

D'autre part, la réalisation d'un fumage de qualité implique de ne pas disposer de filets trop maigres ou trop gras pour fixer la fumaison et une bonne salaison, idéalement entre 8 et 16 %. Enfin, il existe une variabilité importante de la couleur de la chair impliquant des durées longues de pigmentation en caroténoïdes à des concentrations intermédiaires.

L'amélioration des rendements de découpe, en améliorant indirectement la part consommable par kilogramme de produit devrait aussi contribuer à améliorer l'efficacité écologique de la pisciculture en améliorant indirectement l'efficacité alimentaire si on considère non plus le produit plein mais la quantité de filet ou de chair consommée. C'est ce que nous avons déjà quantifié par Analyse du Cycle de Vie chez la daurade (Figure 5) chez laquelle une amélioration théorique du rendement en filet sur 5 générations de sélection améliorerait l'efficacité écologique de sa production avec une réduction des différents impacts de 19 à 23 % (Haffray et al., 2015).

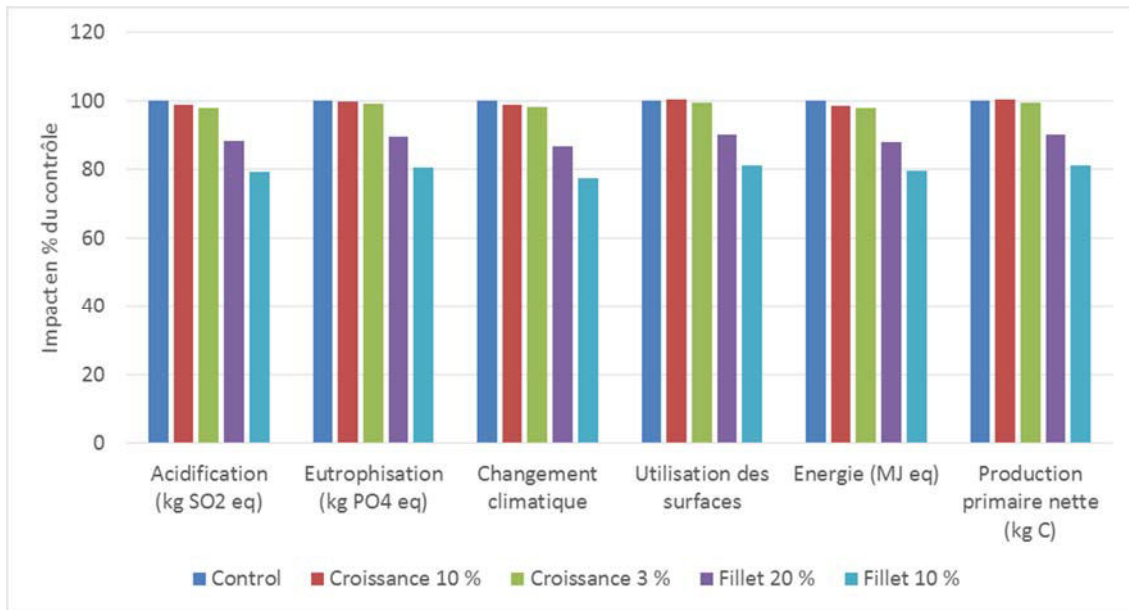


Figure 5 : Gains d'efficacité écologique relatifs générés par une sélection sur des caractères de rendement au filetage ou de croissance pendant 5 générations avec des pressions de sélection respectivement 20 ou 10 % ou 10 ou 3 % (Haffray et al., 2015).

La difficulté principale d'un tel investissement en sélection est que la mesure de ces caractères est généralement destructrice, et donc létale, empêchant la reproduction des candidats, sauf à évaluer leur performance à partir de celles d'individus apparentés. Une alternative éventuellement complémentaire, pourrait aussi être d'utiliser des prédicteurs phénotypiques indirects de mesure non létale sur les candidats. Sensibilisé à cette problématique, j'ai initié dès 1992 la mise au point ou la validation de tels méthodes indirectes de phénotypage (Figure 6) pour des caractères de rendement à l'éviscération par analyse morphologique et ultrasons ou analyse en vision numérique (Douirin et al., 1994; Fauconneau et al., 1996) et de la teneur en lipides des filets par micro-ondes (Douirin et al., 1998).

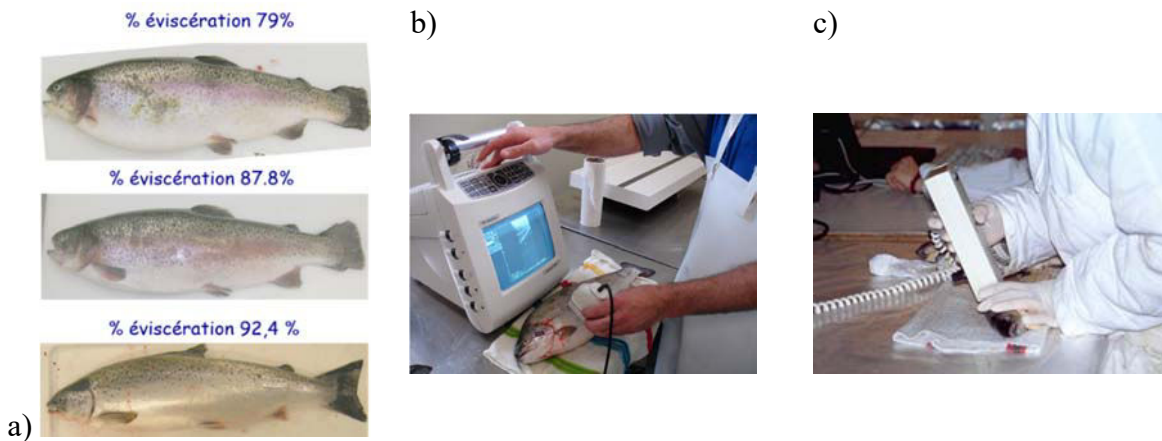


Figure 6 : Méthodes de caractérisation externes du rendement à l'éviscération par a) morphologie (Douirin et al., 1994) et b) échographie (Fauconneau et al., 1996) et de la teneur en lipides des filets par c) micro-ondes (Douirin et al., 1998).

L'objectif principal de la thèse est donc d'acquérir les bases génétiques utiles à l'introduction d'une sélection généalogique de caractères de qualité dans les schémas de sélection massale français sur la vitesse de croissance en familles mélangées.

1.3. Rappels sur les principes de la sélection génétique appliquée à l'aquaculture

1.3.1. Les méthodes de sélection

Les travaux de recherches sur l'amélioration génétique des espèces aquacoles ont été synthétisés dans plusieurs revues bibliographiques (Boudry et al., 2008; Chevassus and Dorson, 1990; Cock et al., 2009; Gall, 1990; Gjedrem, 1975, 1983, 1997a, b, 2000, 2012, 2015 ; Gjedrem et al., 2012; Gjerde, 1986b; Kinghorn, 1983; Kirpichnikov, 1981; Piferrer et al., 2009; Vandeputte et al., 2009a; Yanez et al., 2015).

Les principales méthodes d'amélioration génétique appliquées en aquaculture (Vandeputte et al., 2009a) sont la polyploïdisation intra- ou interspécifique du génome (Piferrer et al., 2009), le monosexage permettant d'élever le sexe le plus intéressant, l'hybridation (au stade diploïde ou polyloïde) entre espèces, et les méthodes d'amélioration génétique reposant sur les principes de la génétique quantitative. Parmi celles-ci on distingue le croisement utilisant l'effet génétique de dominance ou l'effet d'hétérosis (intra-population ou inter population), la sélection intra population incluant les différentes formes de sélection génomique (Vandeputte

et al., 2009a; Yanez et al., 2015).

Le croisement entre populations n'est principalement utilisé qu'en carpiculture entre populations de carpe commune génétiquement très divergentes et généralement à variabilité génétique limitée (Hollebecq and Haffray, 1994). En intra population à large base de variabilité génétique, comme chez la truite ou le saumon (Pante et al., 2002; Rye and Mao, 1998), et comme démontré chez le bar pour la croissance ou la qualité de la chair et des carcasses (Guinand et al., 2017), les progrès ponctuels attendus sont généralement inférieurs à ceux d'une génération de sélection. Cette moindre efficacité explique l'intérêt encore limité rencontré par cette méthode d'amélioration génétique ponctuelle et terminale.

La sélection intra-population est la principale méthode d'amélioration génétique utilisée en aquaculture, comme chez les animaux domestiques. La sélection se décline selon différentes méthodes parmi lesquelles on distingue la sélection massale sur la performance propre du candidat (Gjedrem, 1998), la sélection intra-famille sur l'écart à la moyenne de chaque famille (Campos-Montes et al., 2017; Doyle and Herlinger, 1994), la sélection généalogique prenant en compte l'ensemble des performances connues sur l'ensemble des pedigrees connus (Henderson, 1984) et plus récemment la sélection génomique (Meuwissen et al., 2001) visant à prédire la valeur génétique de candidats sur la base de leur variabilité au génome et de celle d'une population de référence génotypée à ces marqueurs disposant aussi d'informations de performances.

La mise en œuvre de programmes de sélection est facilitée par la connaissance des paramètres génétiques des caractères à sélectionner comme leur héritabilité ou les corrélations génétiques entre ces caractères (voir 1.3.2 et 1.3.3). Ces informations permettant d'estimer l'ampleur de déterminisme génétique de ces caractères et leurs interrelations mais aussi la précision des valeurs génétiques des candidats permettant des choix plus efficaces. Ces éléments sont définis dans les chapitres suivants en ne considérant que la sélection massale et la sélection généalogique qui font l'objet de la thèse.

1.3.2. L'héritabilité d'un caractère

Pour qu'un caractère soit sélectionnable, il faut qu'il soit héritable, c'est-à-dire en termes appliqués pouvant permettre d'estimer après sélection un gain attendu prédictible par génération. Cette héritabilité, au sens étroit du terme (Falconer and Mackay, 1996), est le rapport entre la variance génétique additive (σ_a^2) de ce caractère et sa variance phénotypique (σ_p^2) :

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}$$

La valeur d'héritabilité est spécifique du caractère et de la population observée. Elle est théoriquement comprise entre 0 et 1. Elle dépend aussi du milieu dans lequel est exprimé le caractère et peut donc changer d'une estimation à l'autre. On distingue des caractères d'héritabilités limitées ($h^2 < 0,2$) sensibles aux variations de milieux ou à des effets non additifs, des caractères moyennement héritable ($0,2 < h^2 < 0,4$) pour principalement tous les caractères de production et les caractères fortement héritable ($h^2 > 0,4$).

Il existe plusieurs autres modes d'estimation de l'héritabilité qui sont essentiellement fonction de la méthode statistique utilisée pour réaliser cette estimation (Ollivier, 1971). Il est ainsi possible de l'estimer par régression entre parents et descendants (part de la supériorité des parents transmise à leurs descendants) ou par covariance entre apparentés (frères, demi-frères, jumeaux, cousins, etc...).

1.3.3. La corrélation génétique entre caractères

Il peut être intéressant ou important d'estimer l'effet de la sélection d'un caractère sur l'évolution d'un ou d'autres caractères. En fonction de cet effet, il peut alors être utile ou nécessaire de sélectionner de façon simultanée ou séquentielle plusieurs caractères. L'efficacité de cette sélection va dépendre de la tendance de ces caractères à varier génétiquement dans une même direction, une direction opposée ou sans relation. Cette tendance, ou corrélation génétique, se définit entre deux caractères comme la corrélation entre les valeurs génétiques du même individu pour deux caractères différents (Falconer and Mackay, 1996). Cette covariation, ou corrélation résulte de l'effet pléiotropique des gènes sur plusieurs caractères ou d'association entre parties de chromosomes affectant des caractères différents (Gratten and Visscher, 2016; Minvielle, 2009). Elle se calcule comme le rapport entre la covariance génétique (cov) de ces caractères rapportée à la racine carré du produit de leur variance génétique additive selon :

$$Rg_{car1;car2} = \frac{cov_{car1;car2}}{\sqrt{\sigma_{a\ car1}^2 \cdot \sigma_{a\ car2}^2}}$$

La corrélation génétique peut varier de -1 à 1.

1.3.4. La sélection massale

La sélection massale est une des deux méthodes de sélection abordées dans le cadre de la thèse. Elle consiste à sélectionner les candidats sur leur performance individuelle propre sans connaissance de leur pedigree (Falconer and Mackay, 1996). La valeur génétique d'un candidat se résume donc à sa performance propre pour le caractère d'intérêt à sélectionner. Cette méthode simple, combinée aux fortes pressions de sélection possibles du fait de la forte fécondité des espèces aquacoles est particulièrement efficace et peu coûteuse pour améliorer des caractères présentant des héritabilités intermédiaires ($> 0,25$) comme le poids, la saison de ponte ou la résistance à des pathogènes en sélectionnant les survivants.

La sélection massale est la méthode la plus utilisée au plan mondial en aquaculture, mais elle est souvent utilisée de façon empirique et avec des risques liés à l'augmentation de consanguinité du fait de l'absence de connaissance et de gestion des pedigrees.

1.3.5. La sélection généalogique et le BLUP

Jusqu'à l'arrivée récente de la sélection génomique (Meuwissen et al., 2001), la sélection généalogique basée sur l'application du BLUP (Best Linear Unbiased Predictor) au modèle animal (Henderson, 1984) constituait la méthode de sélection de référence en productions animales terrestres (Boichard et al., 1992; Ducrocq, 1990, 1992; Foulley et al., 1982; Gjedrem, 2012; Henderson, 1984) mais aussi aquacoles (Gjedrem et al., 2012). L'expression « modèle animal » signifie que, par oppositions aux autres modèles statistiques antérieurs utilisés en génétique animale, c'est l'individu réalisant la performance qui est considéré et non son père ou son grand-père maternel. Le BLUP consiste à estimer simultanément la valeur génétique de candidats (indexation génétique) et les effets de milieu. Il prend en compte l'ensemble des performances connues sur l'ensemble des individus de pedigree connu. Elle est dite non biaisée car elle corrige les performances mesurées simultanément d'effets fixes et d'effets aléatoires. On distingue des effets de milieu à effets connus et quantifiés (effets fixes comme par exemple le sexe), à effet connu et quantifiable (effets aléatoire comme par exemple le site d'élevage ou l'effet maternel non génétique) et les effets inconnus que l'on cherche à minimiser (résiduelle du modèle).

Cette prédiction de valeur génétique d'un individu est réalisée par résolution itérative d'un système d'équations linéaires (une par individu) du modèle mixte (parce que l'on considère à

la fois des effets fixés et des effets aléatoires). Le modèle matriciel de résolution des équations du BLUP est de la forme :

$$y = X m + Z a + e$$

avec Y vecteur des n performances, X la matrice de dimension (n, n_m), m le vecteur des n_m niveaux des effets fixes, Z la matrice de dimension (n, n_a), a le vecteur des n_a valeurs génétiques, et e le vecteur des n résiduelles.

A la suite d'itérations successives du BLUP, un test de maximum de vraisemblance sur le log de la vraisemblance permet de statuer sur la vraisemblance de la résolution du système d'équations du modèle expliquant les différences observées selon une loi de Chi-2.

Le BLUP constitue la méthode statistique utilisée principalement dans le cadre de la thèse. En fonction du paramétrage des modèles, les calculs réalisés grâce à divers logiciels peuvent générer les valeurs génétiques recherchées en sélection mais aussi d'autres informations ou résultats tels que les paramètres génétiques des caractères (héritabilités et corrélations génétiques). Il permet aussi d'estimer la part d'autres effets aléatoires tels que les effets maternels non génétiques mais aussi la décomposition des variances utiles pour estimer par exemple la précision des valeurs génétiques, ce qui sera aussi utilisé dans le cadre de la thèse.

1.3.6. La valeur génétique additive et la précision de son estimation

La connaissance des valeurs génétiques des individus peut être utile pour reproduire les candidats présentant les valeurs génétiques les plus élevées et ainsi faire progresser la moyenne de la performance de la génération suivante ou aussi pour diffuser les reproducteurs les plus performants à l'étape de multiplication.

La valeur génétique d'un individu se définit comme l'effet (avantage/désavantage) moyen de son génotype par rapport à ceux de l'ensemble de la population pour le caractère d'intérêt étudié. En théorie, cette valeur génétique (G) est la somme des effets additifs (sélectionnables, A) et des effets non additifs de dominance (non sélectionnables, D) selon $G = A + D$. En pratique, et en génétique animale, on limite généralement cette valeur à l'effet additif sélectionnable (A) en ne considérant donc pas l'effet de dominance (Falconer and Mackay, 1996).

Du fait de l'aléa de méiose, il n'est pas possible de connaître la valeur génétique vraie d'un individu. Il est cependant possible d'estimer l'espérance de sa valeur génétique additive (A) qui est égale à la moyenne des valeurs génétiques additives de ses parents, les individus frères-sœurs d'une fratrie ayant la même valeur en l'absence de prise en compte de performances

supplémentaires mesurées sur les individus ou sur d'autres apparentés.

Si la valeur génétique vraie ne peut être connue, la valeur génétique peut cependant être estimée avec une précision connue. Cette précision est définie par son coefficient de détermination (CD) qui indique le degré de fiabilité que l'on peut accorder à cette valeur. En pratique, cette précision $r_{\hat{u}}$ se calcule comme la racine carrée du CD qui est égale à $1 - [\text{var}(\hat{u} - u) / \text{var} u]$ dans lequel \hat{u} est la valeur génétique estimée du caractère, u sa valeur génétique vraie mais inconnue et $\text{var} u$ la variance génétique estimée du caractère (Foulley et al., 1982). Pour chaque caractère, $\text{var}(\hat{u} - u)$, aussi appelée « prediction error variance » (ou PEV), est calculée comme le carré de l'erreur standard (SE) de la prédiction de chaque valeur génétique.

Cette précision est fonction de la source d'information de la performance mesurée (individuelle, sur ascendance, sur descendance) mais aussi du nombre d'individus apparentés mesurés et de leurs liens génétiques. Elle est inférieure ou égale à l'héritabilité du caractère en sélection massale, inférieure à 0,5 en sélection sur collatéraux (1/2 frères), inférieure à 0,71 en sélection sur collatéraux avec des pleins-frères (Van Vleck, 1993).

La connaissance de la précision de la valeur génétique permet d'estimer le progrès potentiel après une génération de sélection selon la formule suivante en sélection massale :

$$\text{Gain génétique par génération} = i * r_{\hat{u}} * h^2$$

dans laquelle i est l'intensité de sélection, $r_{\hat{u}}$ la moyenne de la précision de l'estimation des valeurs génétiques et h^2 l'héritabilité du caractère.

Alors que la connaissance de la précision des valeurs génétiques constitue la norme de référence en sélection sur descendance de type bovin laitier par exemple, aucune précision de valeurs génétiques n'était publiée chez une espèce aquacole au début du projet de thèse. Ceci peut s'expliquer car les programmes de sélection d'espèces aquacoles sont conduits avec des intervalles entre ss très précisément peut être inférieur à celui de reproduire plus tôt les candidats sélectionnés, même de façon un peu plus imprécise. Si la connaissance de cette précision permet en théorie de sélectionner plus précisément des candidats, elle permet aussi de comparer les gains attendus en fonction de différentes méthodes de sélection, comme par exemple en familles mélangées précocement reconnues par empreintes génétiques, dispositif pour lequel aucune information de précision n'était disponible. C'est dans cet objectif que la précision de valeurs génétiques a été estimée dans ce travail pour disposer de premières estimations de précisions de valeurs génétiques dans un système de sélection sur collatéraux en familles mélangées.

1.4. La sélection des espèces aquacoles, une activité récente

Dès 1920, de premiers essais de sélection expérimentale sont rapportés chez l'omble de fontaine, la truite arc-en-ciel, le saumon atlantique, les tilapias, la carpe commune et l'huître creuse (Donaldson, 1968; Donaldson and Olson, 1957; Embury and Hyford, 1925; Kirpichnikov, 1981; Lewis, 1944; Moav et al., 1976; Moav and Wohlfarth, 1976).

Cependant, la sélection commerciale utilisant des informations familiales n'a réellement commencé qu'il y a une quarantaine d'années en 1975 en Norvège avec deux programmes de sélection du saumon atlantique et de la truite arc-en-ciel pilotés en parallèle par l'organisme de recherche AKVAFORSK (Gjedrem, 2010). Très rapidement ces programmes ont été suivis en 1980 du programme de sélection du saumon atlantique SGRP (Salmon Genetic Research Programm) au Canada (Friars et al., 1990) puis à partir du milieu des années 1980 par le premier programme de sélection commercial privé sur la truite arc-en-ciel mené aux USA (Parson, 1990) avant l'initiation du programme international GIFT de sélection du tilapia du Nil aux Philippines en 1988 (Bentsen et al., 1998; Eknath et al., 1993; Eknath et al., 2007) ou celui la crevette à patte blanche *Penaeus vannamei* initié à Hawaï la même année (Gjedrem, 2012).

Inspirés du système d'évaluation génétique de type « avicole » avec bagage des animaux à l'éclosion et élevage des animaux en parquet dans un même environnement (ou bande, ou lot), ces programmes ont nécessité une adaptation importante car les juvéniles, du fait de leur très faible taille, ne peuvent être marqués à l'éclosion comme en aviculture avec une bague alaire pour établir et suivre les pédigrées tout en mélangeant les candidats des différentes familles. En aquaculture, les familles sont donc d'abord élevées séparément dans autant de bassins que de familles jusqu'à ce que le marquage des descendants puisse être réalisé avant leur regroupement dans une seule unité d'élevage (bassin, cage, étang).

Ce marquage peut être familial par élastomère biocompatible par exemple (à partir de 1 g chez les crevettes ou 5 g chez les poissons) ou de différentes combinaisons d'ablation de nageoires et de marquage au froid (Refstie and Aulstad, 1975). Il peut aussi être individuel par transpondeur électronique par exemple à partir en théorie de 15 g (Gjedrem, 2010) et plus récemment à 0,5 g avec des transpondeurs électroniques de bien plus petite taille (Ferrari et al., 2014).

Globalement, un tel dispositif implique un investissement dans un nombre assez conséquent de structures d'élevage familiales (jusqu'à 800 par exemple aujourd'hui pour l'entreprise de sélection norvégienne Aquagen). Sans réplica de chacune des familles lors de leur élevage

séparément, ce type de dispositif peut amener à surestimer la part de variabilité génétique en ne permettant pas de dissocier les effets génétiques additifs des effets de dominance dus au parents ou d'environnement commun (bassin) initiaux ou maternels non génétiques tel que pré-sentis dès 1976 chez la truite (Chevassus, 1976b; Pante et al., 2002; Rye and Mao, 1998; Winkelman and Peterson, 1994). Ceci a par exemple conduit à recommander de tripliquer les bassins d'élevage larvaire familiaux de crevettes pour ne pas surestimer (ici de plus de 200 %) l'héritabilité de la croissance (Montaldo et al., 2013), ce qui s'avère irréalisable en situation de sélection commerciale. Ce mode de sélection, initialement de type familiale combinée intra-génération, est devenu multigénération avec l'arrivée du BLUP en aquaculture au début des années 1990.

En 2010, la sélection généalogique de seulement 25 espèces était recensée pour au total moins de 100 programmes (Neira, 2010; Rye et al., 2010). Les principales espèces sélectionnées sont le tilapia du Nil (20 programmes), le saumon atlantique et la truite arc-en-ciel (13 chacun), la carpe commune (6), le bar, le tilapia rouge, la daurade et le saumon coho (4 chacun). Une quinzaine de publications rapportent des gains par génération généralement compris entre 10 et 20 % (Gjedrem and Rye, 2016). Initialement focalisés sur l'amélioration de la croissance, caractère plus facile à mesurer et plus perceptible par les éleveurs, les programmes de sélection ont progressivement intégré des caractères de résistance aux pathogènes (essentiellement chez les salmonidés et la crevette à patte blanche) puis de rendement au filetage (saumon, tilapia), le nombre moyen de caractères sélectionnés variant de 1 à 6 en fonction des programmes.

D'une façon générale, on assiste à une certaine répétition des logiques de développement des programmes de sélection des espèces animales terrestres avec les mêmes pays toujours à la pointe des mathématiques appliquées et de leur application en sélection, de la formation et du développement (Hollande, Norvège, France, Allemagne, Grande Bretagne, USA, Finlande, Canada, Australie, Chili, Brésil, Mexique).

Si les programmes précités (AKVAFORSK, SGRP, GIFT) ont été initiés grâce à des soutiens publics, un investissement significatif de firmes spécialisées en sélection animale ou d'investisseurs est aujourd'hui évident (Ansah et al., 2014; Olesen et al., 2008). Concomitamment avec l'arrivée de la sélection génomique, ces investissements conduisent à une privatisation de la création des ressources génétiques et des connaissances des génomes, en particulier déjà chez le saumon atlantique (Aarset and Borgen, 2015).

1.5. Pourquoi seulement 6,5 % de la production aquacole mondiale est sélectionnée ?

Alors que le retour sur investissement en sélection généalogique est estimé au minimum de 8 pour 1, seulement 6,5 % de la production aquacole mondiale bénéficie de juvéniles améliorés (Gjedrem et al., 2012). Un des objets de la thèse est justement d'étudier des stratégies alternatives potentielles de sélection adaptées à la biologie des espèces aquacoles et aux contraintes économiques des entreprises.

Ce sont essentiellement les productions industrielles les plus intégrées et tournées vers la transformation (salmonidés, turbot, tilapia) qui investissent dans la sélection. La majeure partie des autres productions aquacoles ne bénéficie peu ou pas des potentiels importants d'amélioration par la sélection génétique. C'est le cas des élevages semi-intensifs ou extensifs de poissons en étangs, des élevages de crevettes (jusqu'à récemment) et de mollusques (Boudry et al., 2008) ou des macro-algues (Patwary and van de Meer, 1992; Robinson et al., 2013). Cette situation étonnante conduit à une limitation du potentiel de développement de l'aquaculture par manque d'adaptation des cheptels par domestication rationnelle (Diamond, 2002; Lorenzen et al., 2012), à un manque de maîtrise sanitaire de l'amont des filières induisant des taux de mortalités élevés mais aussi des conditions d'élevage ne favorisant pas l'amélioration du bien-être des animaux, la sélection s'accompagnant elle d'une domestication et d'une plus grande adaptation aux conditions d'élevage (Vandeputte and Prunet, 2002).

Plusieurs arguments ont été avancés pour tenter d'expliquer ce manque d'intérêt pour la sélection génétique (Gjedrem, 1997b; Olesen et al., 2015; Olesen et al., 2008; Ponzoni et al., 2007). Le manque de formation à l'amélioration génétique en aquaculture est principalement évoqué. Ce manque d'intérêt peut aussi être associé ou induit par le manque de démonstration économique des gains réalisés. Devant ce constat, et malgré une cinquantaine d'années de développement de programmes de sélection dans le monde, les mêmes auteurs, pionniers de ce développement à l'échelle internationale, avancent aujourd'hui que la rentabilité de ces programmes ne peut s'amortir qu'à l'échelle internationale et donc avec le développement d'entreprises de sélection bénéficiant alors de capacités d'investissement minimum, ce qui se passe depuis une quinzaine d'année chez le saumon (Aarset and Borgen, 2015), la truite ou le tilapia mais qui semble difficile ou impossible à envisager pour de nombreuses autres productions aquacoles vivrières, principalement tropicales ou en étang dans l'hémisphère Nord ou pour des espèces de productions plus limitées.

Après enquête auprès de différents acteurs de la production aquacole asiatique (Chine, Vietnam,

Thaïlande, Indonésie), la nécessité d'importants investissements publics sur la durée est ainsi justifiée pour créer du progrès et former des cadres dans les organismes de recherche et les institutions nationales et internationales (Olesen et al., 2015).

Ceci peut quand même sembler paradoxal alors qu'il est possible de générer des gains cumulatifs de 10 à 15 % de poids par génération et doubler ainsi le poids à l'abattage en cinq générations avec des méthodes simples de sélection intra-famille ou massales (Bolivar and Newkirk, 2002; Chevassus et al., 2004). D'autant plus qu'une amélioration indirecte de l'indice de conversion est attendue puisque ce caractère déterminant la rentabilité des élevages peut être corrélé positivement avec la croissance (Kause et al., 2006), bien que ce résultat ne puisse être généralisé (Mambrini et al., 2004a).

Outre le besoin d'adaptation des pratiques d'élevage aux performances des nouveaux génotypes (Ansah et al., 2014; Besson et al., 2016; Haffray et al., 1994; Mambrini et al., 2004b), les publications précédentes n'abordent que peu ou pas un aspect déterminant de l'investissement en sélection : le rapport coût/bénéfice de ces programmes de sélection généalogiques en familles initialement séparées. Et c'est peut-être le plus important.

En effet, et en dehors de subventions ponctuelles ou d'investissement extérieurs aux filières, les investissements en sélection ne peuvent être assumés que sur la marge brute dégagée par les entreprises de sélection, ou les filières dans le cadre de programmes collectifs. Dans le cas de volumes de production stables, les crises successives des filières, en limitant les prix de vente et donc les marges, conditionnent non seulement l'ampleur ponctuelle d'investissements en sélection mais aussi leur durabilité économique.

Malgré les retours sur investissement attendus et les possibilités de développement de nouveaux marchés, ces éléments contribuent à expliquer par exemple que les principales firmes de sélection de saumon ou de truite (Aquagen, Landcatch Natural Selection, Stofnfiskdur, SalmoBreed, Troutlodge, AquaChili, Aquainnovo), de tilapia (Regal Spring, Genomar), de crevette (Blue Genetics, SIS, AquaHealth), de daurade et de bar (Culmarex, Andromeda-Selonda-Nireus group) ne soient pas, ou plus, propriétés d'entreprises de production mais d'entreprises de sélection animales spécialisées (Erich Wesjohann Group, Hendrix Genetix, Grimaud Group), de fonds d'investissements (Benchmark Holding, Amerra fund and Mubadala) ou d'entreprises de la très grande distribution (Cook Aquaculture) extérieures aux filières.

Ces entreprises, généralement internationales, investissent dans des programmes de sélection généalogiques lourds impliquant l'élevage de chaque famille séparément dans autant d'unités d'élevage que de familles produite par exemple par an (entre 200 et 800 bassins). Cet

investissement permet alors de produire jusqu'à 3200 familles par génération par exemple chez le saumon par l'entreprise de sélection Aquagen (intervalle entre génération de 4 ans). De tels investisseurs sont essentiellement intéressés par des espèces à production mondiale et à volumes de production suffisant pour dégager des marges de rentabilité minimum permettant d'amortir ces investissements et ces coûts de fonctionnement. Ce mode de sélection implique la collecte d'un grand nombre de données de performances et leur traitement avec des logiciels adaptés par un personnel spécialisé en génétique quantitative, en statistique et en informatique. Cette spécialisation s'accroît avec l'arrivée de la sélection génomique nécessitant aussi l'emploi de biostatisticiens à même de manipuler des téraoctets de données et de maîtriser les dernières évolutions en matière de séquençage des génomes et de technologies génomiques et d'assurer l'interface entre les fournisseurs de technologies génomiques en perpétuelle évolution, les éleveurs et les investisseurs.

Alors que le développement des programmes de sélection généalogiques en familles initialement séparées interroge déjà pour les espèces à marchés mondiaux autres que le saumon atlantique ou le tilapia du Nil, l'accès à des génotypes améliorés est limité par la capacité à investir sur le moyen terme des acteurs des filières de taille plus limitée ou traditionnelles ou d'espèces nouvelles. En effet, de tels investissements en sélection généalogique sont préalables à tout début de retour sur investissement avant 2-3 générations de sélection au minimum.

Dans ce contexte, le développement de programmes de sélection limitant l'investissement initial et adaptés aux capacités de rentabilité instantanées des investisseurs ne peut s'envisager pragmatiquement que par l'utilisation de méthodes de sélection moins coûteuses optimisant une méthode de sélection plus simple et moins coûteuse, la sélection massale.

1.6. La méthode de sélection massale intragroupe PROSPER pour améliorer la croissance

Plusieurs travaux pionniers n'avaient pas vraiment permis de conclure à l'efficacité systématique ou réelle de la sélection massale chez les poissons soit par manque de témoin comme chez la truite arc-en-ciel entre 1932 et 1955 (Donaldson, 1968; Donaldson and Olson, 1957) soit par manque de réponse comme chez la carpe commune en Israël après 5 générations de sélection (Moav and Wohlfarth, 1976).

A la même époque que les chercheurs norvégiens (Aulstad et al., 1972; Gjedrem, 1975) et nord-américains (Gall, 1974; Gall and Gross, 1978; Kincaid et al., 1977), l'INRA a estimé

l'héritabilité de la croissance chez la truite arc-en-ciel en familles séparées (Chevassus, 1976b), identifié divers facteurs de biais pouvant limiter l'efficacité de la sélection (Chevassus, 1976a, 1982) et quantifié l'effet maternel non-génétique de la taille des œufs (Blanc, 2003a; Blanc et al., 1983).

L'ensemble de ces résultats ont conduit l'INRA à tester une méthode de sélection massale intra-groupe d'acronyme PROSPER (PROcédure de Sélection Par Epreuves Répétées) limitant les biais potentiels évoqués ci-dessus (effet maternel, effet social, consanguinité, effet bassin) et valorisant la forte fécondité des poissons par des pressions de sélection importantes (Chevassus et al., 1992; Chevassus et al., 2004).

Les principes de la procédure de sélection PROSPER sont les suivants:

- minimisation des risques de création de consanguinité par sélection de deux lignées indépendantes permettant de proposer un produit commercial croisé non consanguin, utilisation d'un nombre minimum de parents à chaque génération ($N_e > 100$), création de nombreuses $\frac{1}{2}$ fratries de mères et de pères (> 500 /génération) par fécondation artificielle à partir de plans de fécondation factoriels partiels (ex : 10 mères x 10 pères) limitant le risque de croisement entre sujets plein-frères, standardisation des effectifs de descendants entre pères intra-ponte par subdivision des pontes pour leur fécondation et fécondation de chaque subdivision de ponte par autant de pères que de subdivisions (> 8), incubation de chaque ponte séparément pour équi-représentation des effectifs de descendants entre mères (et donc entre père) au stade oeillé chez la truite en prélevant autant d'individus par mère,
- minimisation des effets maternels non génétiques. Dans un objectif de sélection sur la croissance, le classement final des candidats pourrait être faussé par des différences de croissances initiales d'origines non génétiques associées à des différences entre mères. Par exemple des différences de tailles d'œufs (allant du simple au double chez les salmonidés) ou des différences de jour de ponte, ou d'effectifs de descendants. Plutôt que d'estimer ces effets dans des modèles statistiques, la procédure PROSPER utilise certaines originalités biologiques des poissons pour tenter d'en limiter les biais potentiels en:
 - regroupant des pontes pondus le même jour (5 à 10 par groupe) selon plusieurs groupes de tailles moyennes d'œufs similaires, chacun étant alors composé de plusieurs dizaines de $\frac{1}{2}$ familles ;
 - rattrapant par le taux de rationnement alimentaire des différences de croissance par exemple de tailles d'œufs ou de jours de ponte pour aligner le

poids moyen des groupes avant tri ;

- remises en compétition successive (challenges de croissance individuelle) des candidats lors de 3-4 tris de sélection individuelle par troncatures successives (Figure 7) pour casser les effets sociaux dominance potentiellement induits pour partie par des effets maternels résiduels en remettant les candidats en compétition avec des individus de moyen similaire ;
- application de pressions de sélection sur la longueur de la queue à la fourche (facilement et rapidement mesurable sans balance en pisciculture) importantes comprises entre 3 et 10 %.

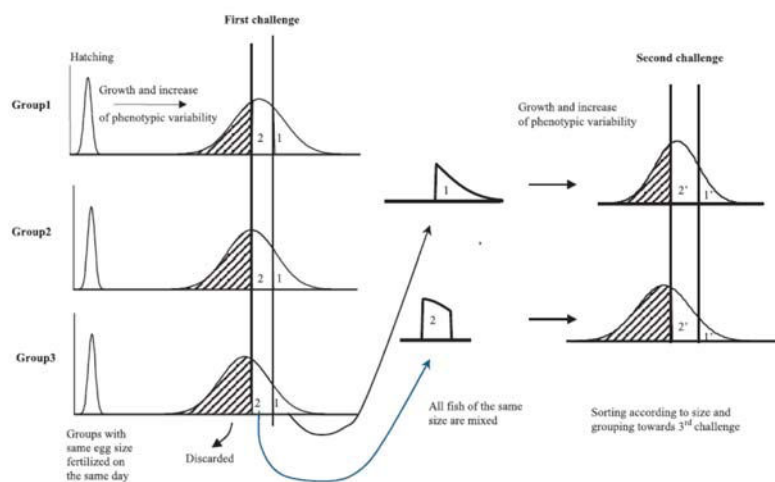


Figure 7 : Principes de contrôle des effets maternels non génétiques et d'utilisation des effets sociaux par tris de sélection et de remise en compétitions successifs (ici sur 2 tris) de la méthode de sélection massale intra-groupe PROSPER (Chevassus et al., 2004).

Après 4 générations de sélection expérimentale sur la truite commune *Salmo trutta* à la SEMII puis la PEIMA, le gain réalisé était de +130-140 % (Figure 8), soit de l'ordre de +1 unité d'écart type phénotypique par génération (Chevassus et al., 2004), avec une réponse relative maximum au poids (ou âge) de la dernière troncature et une héritabilité réalisée de l'ordre de 0,45.

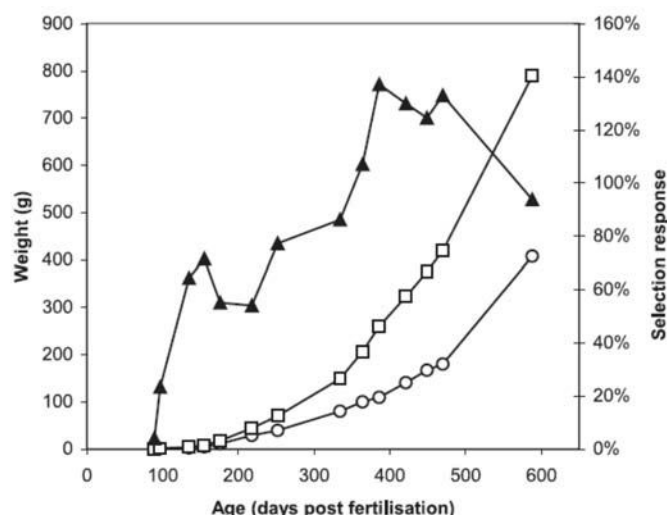


Figure 8 : Réponse réalisée après 4 générations de sélection massive intra-groupe PROSPER fonction de l'âge de mesure de la réponse pour la lignée témoin (○), la lignée sélectionnée (□) et la réponse relative (▲) chez la truite commune (Chevassus et al., 2004)

Plusieurs études ont ensuite montré l'absence d'effet indirect (réponses corrélées) de la sélection après 3 générations de sélection sur la teneur en lipides du filet, le rendement à l'éviscération, le coefficient de condition (Bonnet et al., 2002; Vandeputte et al., 2009b) ou sur l'efficacité alimentaire à 60 g (Mambrini et al., 2004a). Ces résultats informent que l'application de cette méthode de sélection devrait avoir peu d'impact sur les autres caractères, au moins après les premières générations à poids égal d'abattage.

La thèse porte sur l'amélioration de cette méthode de sélection massive intra-groupe PROSPER limitée à l'amélioration de la vitesse de croissance pour intégrer une sélection sur apparentés pour des caractères qualitatifs de mesure létale par indexation généalogique de candidats présélectionnés de façon massive sur leur croissance.

1.7. Le transfert et l'amélioration de la méthode PROSPER par le SYSAAF

La méthode de sélection PROSPER présentait l'intérêt de pouvoir être transférée aux PME françaises pour initier une sélection commerciale (alors inexistante) de façon maîtrisée. De plus, sa simplicité pouvait éventuellement être adaptée ultérieurement en fonction des spécificités biologiques à d'autres espèces piscicoles (salmonidés, carpe) dont certaines encore à un niveau quasi-expérimental de production (bar, daurade, turbot, esturgeon). Les résultats acquis par l'INRA dès la fin de la première génération (1989) ont justifié une démarche conjointe des services techniques (INRA) et administratifs (Bureau Génétique animale, Ministère de

l'agriculture) de l'Etat pour transférer cette innovation à la filière, initialement uniquement trutticole, les poissons marins dépendants d'un autre Ministère.

Les espèces piscicoles n'étaient pas incluses dans la Loi de 1966 sur les animaux d'élevage régissant l'organisation nationale de l'amélioration génétique des animaux de rente. Cependant, de nombreuses similarités existaient avec l'aviculture : ovoviviparité, fécondité femelle, petite taille des reproducteurs, activité de PME en absence d'encadrement Européen de marché, absence de droit d'obtention contraignant comme en production végétale. Plutôt que de créer une nouvelle structure d'interface, le Ministère a demandé au SYSAF² de conduire une étude pour initier une sélection rationnelle des salmonidés qui a conduit à la création de la section aquacole du SYSAAF en 1991 (Haffray, 1992; Haffray et al., 1999).

S'il a fallu attendre 1993 pour un premier investissement par une entreprise trutticole (Les Fils de Charles Murgat, Beaurepaire), les principes ont été adaptés par le SYSAAF pour initier aussi ce mode de sélection chez le turbot dès 1993 (France Turbot, Noirmoutier) puis chez la daurade en 1997 (FMD, La Brée les Bains). Chez la truite arc-en-ciel, le coût de fonctionnement des programmes de sélection de type PROSPER a été estimé de l'ordre de 5 K€ pour 1 % de gain par génération (avec 15 % de gain attendu) en considérant l'utilisation d'une pisciculture déjà existante contre 80 K€ en sélection généalogique incluant l'investissement (données internes SYSAAF). C'est cette meilleure efficacité économique relative qui a justifié l'initiation de l'investissement des entreprises françaises en sélection massale.

Entre 1991 et 2000, la méthode de sélection PROSPER a été adaptée à la sélection commerciale (Haffray et al., 2004) et plusieurs améliorations ont été utilisées pour réaliser le protocole retenu dans le cadre de la thèse comme:

- le développement de dilueurs de maturation et de conservation de semences en partenariat avec l'INRA et la société IMV Technologies (Maisse et al., 1998) sécurisant la manipulation des semences ;
- la synchronisation hormonale de l'ovulation permettant de reproduire plus de 90 % des candidates sur une seule journée de ponte limitant les effectifs en sélection d'un facteur 4 à 5 (Haffray et al., 2005b) et permettant de limiter les effets maternels liés aux dates de pontes différentes ;
- la sélection de lignées monosexes femelles en sélectionnant aussi les néomâles, ce qui double le progrès génétique par sélection sur les 2 sexes parentaux et évite les problèmes de dimorphisme sexuelle de croissance ;

² SYSAF : Syndicat des Sélectionneurs Avicoles Français

- le développement de méthodes de phénotypages externes non létales, rapides et peu onéreuses de la teneur en lipides du filet par micro-ondes (Douirin et al., 1998) ou du rendement éviscération par identification de morphotypes élites (Bugeon et al., 2010) et utilisation des ultrasons (Fauconneau et al., 1996).

Cette méthode de sélection massale, même améliorée comme détaillée ci-dessus, présente cependant plusieurs limites du fait de l'absence de possibilité de connaissance des pédigrées comme celles :

- de risques d'augmentation de la consanguinité intra-lignée par croisement entre sujets apparentés pouvant réduire les efforts de sélection, risque d'autant plus important que la forte fécondité des animaux et la forte pression de sélection conseillée par l'INRA (< 5 %) pouvaient aussi laisser craindre que la quelque centaine de reproducteurs sélectionnés pouvaient ne provenir que de quelques familles,
- l'impossibilité d'utiliser des informations collectées sur apparentés pour :
 - estimer les paramètres génétiques de nouveaux caractères et les corrélations génétiques parfois potentiellement négatives ;
 - introduire des caractères de mesure létale mesurables par sélection sur apparentés alors que des programmes concurrents étrangers montraient la voie en intégrant des caractères de qualité de la chair, de rendement de découpe et de résistance à divers pathogènes, et que la filière française se diversifiait vers la production de grandes truites monosexes femelles triploïdes (> 2 kg) destinées au fumage et souhaitait aussi améliorer la résistance à diverses pathologies ;
 - prendre en compte des interactions entre génotype et environnement alors que les élevages de sélection sont réalisés en milieu protégés et les animaux en grossissement dans divers types d'environnements (bassin vs cage, ph différent de l'eau, densités, aliments...) ou niveaux de ploïdie (Bonnet et al., 1999).

Que ce soit pour sécuriser la gestion des ressources génétiques aquacoles françaises ou pour introduire une sélection généalogique multicritères sur collatéraux, l'impossibilité de disposer des pedigrees constituait donc un facteur limitant à la procédure de sélection de type PROSPER.

1.8. L'arrivée des empreintes génétiques en aquaculture

La thèse vise à évaluer la faisabilité d'une sélection sur collatéraux en familles mélangées identifiées par empreintes génétiques pour améliorer des caractères de qualité des produits. Pour faciliter la compréhension de l'objet de la thèse, nous avons estimé utile de rappeler les acquis antérieurs à la thèse concernant le développement et l'application des empreintes génétiques en aquaculture. En effet, ces acquis ont conduit à définir les objectifs de la thèse et permis d'établir le protocole expérimental défini.

L'établissement de pédigrées avec des marqueurs enzymatiques ou génétiques dominants de type RAPD ou AFLPs était effectif chez les animaux domestiques terrestres depuis les années 1980. Mais leur manque de puissance d'assignation, leur manque de répétabilité et l'impossibilité d'une automatisation limitait leur usage au contrôle de filiation pour lesquels l'objectif était uniquement de confirmer que le père espéré est bien celui ayant engendré le candidat.

L'idée de l'introduction de l'assignation de parenté par empreintes génétiques dans les programmes de sélection massale de type PROSPER, puis pour éventuellement développer des programmes de sélection généalogique avec mesures sur apparentés (objet de la thèse), s'est dessinée à partir de 1993. Lors d'une mission au Marine Gene Probe Laboratory (MGPL ; Université de Dalhousie à Halifax, Nouvelle Ecosse), Christophe Herbinger m'a présenté le principe prometteur de leur utilisation potentielle selon un nouveau principe de sélection dit de «Walk-Back Selection» qui sera publiée l'année suivante (Doyle and Herbinger, 1994; Herbinger et al., 1995a). Ce principe consistait à combiner une sélection intrafamiliale en mélangeant toutes les familles de truite arc-en-ciel dès l'éclosion et à établir le pédigrée des candidats sélectionnés *a posteriori* grâce au nouveau type de marqueurs nucléaires multilocus de type microsatellites identifiés chez l'Homme (Jeffreys et al., 1985) rapportés ensuite chez le tilapia (Carter et al., 1991; Harris et al., 1991). Doyle and Herbinger (1995) ont ensuite montré par simulation que le nombre d'animaux à génotyper pour atteindre un effectif génétique efficace supérieur à 80 (avec des intensités de sélection de 2 à 4 unités d'écart type) devait être inférieur à un millier d'individus pour une efficacité relative de 30 à 100 fois supérieure à coût de fonctionnement équivalent à celui d'une sélection familiale combinée sur la croissance avec élevage initial des familles séparément.

Comme souvent devant l'arrivée d'une nouvelle technologie, de nombreuses inconnues se dressaient ayant laissé dubitatifs la plupart des experts tels que la difficulté potentielle à généraliser la découverte de tels marqueurs chez toutes les espèces aquacoles, le coût de

développement d'un panel de marqueurs, le nombre minimum de marqueurs nécessaire et leurs caractéristiques optimales (nombre d'allèle, fréquence des allèles dans la population, taux d'hétérozygotie), le type de marqueur certains chercheurs mettant en avant l'intérêt des marqueurs tri ou tétranucléotidiques plus faciles à lire visuellement par rapport par exemple à des marqueurs dinucléotidiques de lecture un peu plus risquée mais plus facilement automatisables car de poids moléculaires plus homogènes (favorables à une réduction des erreurs de lectures en évitant la non lecture d'allèles trop lourds et plus lents pouvant conduire à un excès d'hétérozygote), l'impact des risques d'erreurs de typage ou de mutations, le type de lecture sur gel ou sur séquenceurs à utiliser en routine, le type de tissus à prélever ou aussi la méthode d'assignation par exclusion ou par maximum de vraisemblance.

L'application de la « Walk-Back Selection » à différentes espèces et différents contextes de sélection interrogeait aussi sur la pertinence de cette innovation du fait de spécificités biologiques de reproduction de certaines espèces ne permettant pas par exemple de produire toutes les familles à tester de façon synchrone, d'effets maternels non génétiques (date d'éclosions ou tailles et nombre d'œufs différents par mère) pouvant surreprésenter certaines mères pour des raisons non génétiques et aussi biaiser le classement des individus dont la supériorité ne serait peut être due qu'au fait d'être éclos plus tôt ou être issu d'un œuf plus gros (Blanc, 2003a; Blanc et al., 1983; Chevassus, 1976a), ou des très fortes mortalités larvaires subies par exemple chez les poissons marins, ou encore de pressions de sélections élevées inférieures à quelques pourcents.

Enfin, l'utilisation plus large de ces marqueurs pour estimer des paramètres et des valeurs génétiques pour plusieurs caractères continus ou à seuil pour une sélection sur collatéraux était aussi évoquée mais impossible à réaliser à l'époque compte tenu du manque d'automatisation et du coût des génotypages (> 30 € par individu à l'époque, soit 42 € en 2018 en prenant en compte l'inflation) et de validation du principe.

1.9. L'arrivée des empreintes génétiques chez les sélectionneurs aquacoles français

Le laboratoire de génétique des Poissons de l'INRA avait publié dès 1993 une première identification de marqueurs microsatellites chez la truite fario pour des études de génétique des populations sauvages (Estoup et al., 1993). En parallèle, l'équipe de François Bonhomme (CNRS Montpellier) réussissait l'assignation de 97 individus de bar d'un plan de fécondation entre 3 femelles et 3 mâles à l'aide de 2 marqueurs en collaboration avec IFREMER et l'INRA

(Garcia de Leon et al., 1993).

Dans le même temps, l'idée générale de l'intérêt potentiel de l'assignation de parenté par marqueurs microsatellites en aquaculture était portée à l'échelle internationale par une 2^{ème} série de publications par divers collaborateurs de Christophe Herbinger (Oreilly and Wright, 1995; Wright and Bentzen, 1994).

1.9.1. Le développement de panels d'assignation de parenté chez le turbot et la truite

Le savoir-faire national a rapidement été valorisé par une première collaboration appliquée (projet soutenu par le Bureau des Ressources Génétiques) entre le SYSAAF, l'INRA et l'IFREMER dès 1995 (Estoup et al., 1998) à mon initiative pour identifier ce type de marqueurs chez la truite arc-en-ciel et le turbot, estimer les risques de consanguinité en sélection massale de type PROSPER chez le turbot par l'entreprise France Turbot en collaboration avec le SYSAAF, simuler la puissance d'assignation selon différents plans de croisements chez ces 2 espèces et automatiser le génotypage par le laboratoire de génotypage des animaux domestiques GIE LABOGENA (Jouy-en-Josas, France) pour en final introduire l'assignation de parenté dans la sélection de type PROSPER chez le turbot à France Turbot.

Le choix d'un partenariat privilégié avec le laboratoire de génotypage GIE LABOGENA puis de l'entrée du SYSAAF au GIE se sont avérés déterminants car dès cette époque l'automatisation du génotypage constituait l'une des conditions nécessaires pour permettre l'accès à cette technologie aux sélectionneurs, de premières semi-automatisations étant aussi rapportées par l'équipe du MGPL (Olsen et al., 1996; Wenburg et al., 1996) et aux USA sur la truite arc-en-ciel (Fishback et al., 1997).

Avec le travail initié en France sur le bar, la truite et le turbot, la piste de l'utilisation des empreintes génétique en sélection prenait forme même si aucune application n'était encore rapportée à l'échelle mondiale en sélection massale ou généalogique commerciale. De nouvelles efficacités d'assignation de parenté étaient rapportées chez le saumon (O'Reilly et al., 1998) confirmant l'intérêt d'augmenter le nombre de marqueurs avec l'augmentation du nombre de parents (Norris et al., 2000). Le risque de croisement entre sujets apparentés chez des espèces à ponte en masse était précisé chez la daurades royale (Batargias, 1998), la daurade japonaise (Pérez-Enriquez et al., 1999) et le poisson chat américain *Ictalurus punctatus* (Waldbieser and Wolters, 1999).

De premiers travaux ont aussi tenté de quantifier l'effet des variabilités maternelle (additive + environnementale) ou paternelle (additive) sur des caractères de développement précoce chez le bar à 4 mois d'âge (Garcia de Leon et al., 1998) ou de premières variation de performances familiales de croissance au stade commercial chez la daurade royale sans que cependant le jeu de données ne puissent permettre de tenter de classer précisément les familles ou les parents (Batargias, 1998).

Herbinger et al. (1999) ont ensuite montré l'absence de corrélation du classement familial sur le poids des familles de saumon à 70 g élevées initialement séparément ou de façon mélangée depuis le stade oeillé ($r < 0,03$). Ce travail confirmait l'existence, au moins dans cette première expérience de ce type, d'effets bassins initiaux importants en dispositifs en familles initialement séparées et que le caractère de croissance en familles mélangées ou séparées ne pouvait être considéré comme identique en fonction du système d'évaluation génétique retenu.

En effet, et en système d'élevage en familles initialement séparées, il est rigoureusement impossible d'assurer des conditions d'environnement strictement identiques entre les bassins (courant, répartition de l'aliment, hétérogénéité de la qualité et par exemple de la teneur en oxygène de l'eau intra-bassin, ...). Des différences de biomasse entre bassins du fait de mortalités et/ou de différences de croissance entre familles peuvent aussi générer aussi des différences par exemple de facteurs physico-chimiques tels que la concentration en oxygène.

Inversement, un système en familles initialement mélangées peut aussi générer des interactions sociales, entre génotypes comme de la dominance sociale, pouvant augmenter des différences entre moyennes ou réprimer l'expression par exemple d'un potentiel de croissance (Chevassus, 1976a, 1982). Un tel résultat pose donc en soit des questions déterminantes en termes de signification des classements génétiques (et donc d'efficacité de la méthode de sélection employée) mais aussi de développement et de transfert.

En parallèle des travaux des équipes étrangères, l'utilisation des empreintes génétiques a donc été validée en conditions expérimentale et en entreprises de sélection simultanément chez le bar et chez la truite avec l'appui du SYSAAF et en partenariat avec l'INRA et Ifremer.

1.9.2. Une première analyse de variabilité familiale de la sexe-ratio chez le bar

Chez le bar, le panel de marqueurs développé antérieurement par le CNRS et Ifremer (Garcia

de Leon et al., 1998) associé à la capacité de génotypage haut débit sur séquenceur par le GIE LABOGENA proposé par le SYSAAF ont permis à partir de 1996 d'évaluer l'impact de différents facteurs environnementaux et génétiques sur la sex-ratio du bar dans le cadre d'une thèse CIFRE impliquant le SYSAAF et les écloséries de bar (Saillant, 2000)³ dans le cadre du programme Agriculture Demain A1-18⁴. En effet le bar présentait un excès de mâles (> 95-98 %) dans les élevages et la compréhension des facteurs environnementaux et potentiellement génétiques pouvant influencer sur ce caractère constituait une approche rationnelle. Le protocole était basé sur de petits plans de croisements factoriels de 8 mères croisées avec 10 à 11 pères réalisés pour la première fois chez une espèce marine par fécondation artificielle.

Les principaux résultats acquis par les partenaires ont été de préciser l'importance et le moment de l'apparition de dimorphisme de croissance (Saillant et al., 2001), de démontrer l'existence d'une variabilité parentale de la sex-ratio et d'une interaction génotype x température sur ce caractère (Saillant et al., 2002) et d'estimer l'effet du tri précoce qui augmente le taux de femelles dans la tête de lot (Saillant et al., 2003b) et l'absence d'effet de la salinité (Saillant et al., 2003a) ainsi que de différences de densités (Saillant et al., 2003b).

Ce travail a permis de publier ultérieurement les premières héritabilités de la croissance cette espèce (Saillant et al., 2006) et des caractères de rendements de découpe et de teneur en lipides de la chair (Saillant et al., 2009). Ce travail pionnier a démontré la faisabilité de l'évaluation de variabilité génétique en familles mélangées encore jamais été rapportées chez les poissons, et ce d'autant plus chez une espèce à très forte mortalité larvaire (> 80 %). Un pas important avait donc été franchi en confirmant la possibilité d'estimer des différences entre familles et paternelles dans des croisements factoriels de taille limitée.

1.9.3. Le projet CRAFT-Truite

Chez la truite arc-en-ciel, une première estimation de paramètres génétique a aussi été conduite en parallèle avec le soutien de l'interprofession⁵ aussi toutes familles mélangées par l'INRA dans un dispositif factoriel expérimental extrême avec 2 mères de taille d'oeufs identiques (lot GMin) ou très différentes (Lot GMax) croisées avec 48 pères (Dupont-Nivet et al., 2010). Les héritabilités estimées étaient intermédiaires à élevées :

- pour le poids à 18 mois (0.60 ± 0.20) lorsque les mâles mâturs (RGS > 0,1 %)

³ Thèse CIFRE d'Eric Saillant n° 96/581

⁴ Programme Agriculture Demain A1-18 : « Développement d'une filière aquacole marine : Production de populations monosexes femelles chez le bar *Dicentrarchus labrax* »

⁵ Programme Microsat-Truite, convention 033/00/C-OFIMER/CIPA

ne sont pas considérés (Dupont-Nivet et al., 2010a),

- pour le rendement à l'éviscération ($0,32 \pm 0,10$), la teneur en lipides des filets ($0,72 \pm 0,15$) et la mesure d'épaisseur abdominale e8 par ultrason ($0,47 \pm 0,12$)

Le projet a aussi permis d'estimer la capacité d'assignation du panel développé précédemment (Estoup et al., 1998) pour estimer le risque de consanguinité en sélection commerciale massale de type PROSPER après 3% de pression de sélection successive sur la longueur en génotypant 400 filles et 300 fils néomâles sélectionnés (collaboration entreprise Aqualande, Pissos). Les principaux résultats (Haffray et al., 2001) ont été dans la méthode de sélection PROSPER a conservée 99,5 % de la variabilité génétique (309 familles représentées sur 820 produites ; 89 pères représentés sur 100 pères initiaux et 76 mères représentées sur 82) en prenant en compte la variance du nombre de descendants par parent (données non publiées ; $N_e = 122,9$ dans le lot sélectionnés vs 181,8 chez les parents). De plus, une corrélation linéaire significative entre le pourcentage de fils (néomâles) ou de filles par père ($r = 0,40$; $p < 0,001$) ou par mère ($r = 0,41$; $p < 0,001$) dans chacun des lots de « femelles » et de « néomâles » sélectionnés.

Globalement ce projet a permis de valider chez la truite les bases zootechniques utiles à la définition du protocole expérimental de la thèse comme :

- les préconisations du principe de la méthode de sélection PROSPER pour conserver la variabilité (Chevassus et al., 2004) mais aussi la large variabilité génétique résiduelle présente dans le noyau sélectionné de façon massale tels que prédit par Doyle and Herbing (1995), ce qui a été utilisé dans la thèse pour tenter de quantifier le biais d'estimer des paramètres génétiques dans un lot pré-sélectionné de façon massale sur la croissance
- la faisabilité de l'estimation de paramètres génétique de croissance, de rendements et de teneur en lipides de la chair, avec ici une cinquantaine de pères potentiels (mais uniquement 2 mères), ce qui a été étendu à plus large échelle dans le cadre de la thèse avec 60 mères et 100 pères ;
- un effet limité du traitement de masculinisation sur le changement de rang des familles permettant d'avancer une efficacité potentielle d'une sélection pratiquée aussi sur les néomâles (tels qu'initié en France chez la truite depuis 1994) mais aussi l'opportunité à ne travailler en R&D que sur des lots monosexes femelles, ce qui a été réalisé pour la thèse.

1.9.4. Introduction de l'assignation de parenté en sélection commerciale pour gérer la consanguinité

Suite à ces trois projets de R&D, deux entreprises françaises de sélection de truite, Aqualande et Viviers de France, en plus de la société France Turbot, ont alors systématisé l'utilisation des empreintes génétiques pour gérer la consanguinité de leurs lignées en sélection massive de type PROPER de truite et de turbot en génotypant de l'ordre de 300-400 filles et 200 fils par génération (Figure 9).

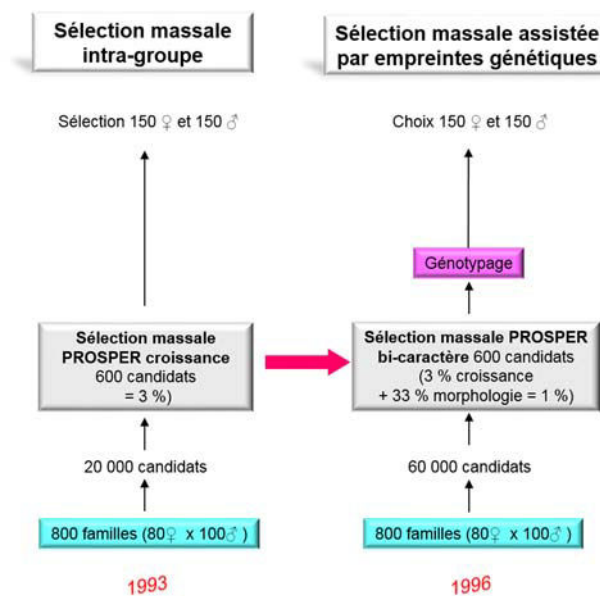


Figure 9 : Evolution des programmes de sélection massive intra-groupe de type PROSPER par intégration de caractères qualitatifs externes et de l'assignation de parenté pour gérer la consanguinité et optimiser les plan de fécondation.

Sept ans après la publication des travaux de Doyle and Herbingner (1994), trois projets de R&D conduits avec les entreprises adhérentes au SYSAAF en partenariat avec l'INRA, le CNRS et l'Ifremer avec le soutien de l'interprofession avaient donc permis :

- d'identifier, de développer et d'automatiser l'assignation de parenté chez 3 espèces piscicoles majeures de la filière française (truite, bar, turbot)
- de transférer les hypothèses initiales de la Walk-Back Selection à la sélection massive de type PROSPER pour initier une gestion sécurisée de la consanguinité ;

- de démontrer la faisabilité de l'estimation de variabilités familiales, parentales et génétique additives dans les dispositifs expérimentaux ;
- d'estimation de premières héritabilités en familles mélangées selon des méthodes basées sur l'utilisation de la variance paternelle ;
- de valider à échelle expérimentale l'idée de la faisabilité d'une indexation sur collatéraux.

1.10. Questions pour envisager une sélection BLUP sur apparenté en sélection massale de type PROSPER

Tous ces travaux ouvraient donc la porte encore un peu plus grande pour estimer en situation de sélection commerciale à large échelle des paramètres et des valeurs génétiques en familles mélangées selon des modèles de génétique quantitative classiques (modèle père, père-mère ou famille, BLUP...) et initier une sélection sur collatéraux pour des caractères de mesure létale en sélection massale.

Concernant la méthode de sélection PROSPER, une inconnue de taille était l'importance de la nécessité du contrôle de la taille des œufs et de la création de nombreux groupes. L'INRA avait démontré l'impact de différences de tailles d'œufs mais aucune donnée ne permettait de quantifier cet impact sur l'efficacité des programmes de sélection et les gains attendus. L'idée de pouvoir s'affranchir de cette étape de contrôle de cet effet maternel était tentante pour les sélectionneurs pour limiter les contraintes mais aussi le nombre de lots en élevage et leur pilotage. Une autre inconnue était l'importance de ce contrôle sur l'existence et/ou la persistance d'effets maternels non génétiques plus tardivement pour les caractères de croissance et de découpe, toujours en familles mélangées, et donc la nécessité de prendre en compte cet effet, qui réduirait l'héritabilité attendue des caractères.

De plus, et à part les estimations expérimentales de paramètres génétiques chez le bar et la truite réalisées sur un nombre limité de familles et de parents, figuraient plusieurs autres inconnus de taille comme :

- Aucune publication scientifique n'avait encore rapporté ce type de travail pour des caractères de production ou de découpe avec des effectifs de parents de l'ordre de ceux utilisés en sélection commerciale (entre 100 et 200), et ce même chez une espèce terrestre, l'incertitude principale résidant sur le nombre d'animaux à assigner avec ce plus grand nombre de parents et de familles ;
- Aucune publication ne rapportait non plus l'impact du tirage aléatoire de collatéraux sur

la précision des paramètres génétiques et des valeurs génétiques des candidats avec des dispositifs conséquents de nombres de parents et de familles. En effet, et en fonction de l'héritabilité du caractère, les références scientifiques impliquaient de disposer de données d'au minimum une dizaine d'individus frère-sœurs pour commencer à estimer précisément une valeur génétique familiale, ce qui dans un dispositif de type PROSPER avec 600 à 800 familles amènerait à génotyper un trop grand nombre de collatéraux (> 6000 !), sans compter les candidats, effectifs rendant impossible, car trop onéreuse, toute sélection sur apparentés en France.

- Enfin, la sélection sur apparentés est réalisée académiquement en considérant des mesures sur des animaux collatéraux dérivés des programmes de sélection, mais non présélectionnés. Comme les candidats sont sélectionnés par troncature successives avec la procédure de sélection PROSPER, une telle pratique impliquerait l'élevage d'un lot dérivé de collatéraux supplémentaire non trié en parallèle de la sélection pour ne pas disposer de paramètres génétiques éventuellement biaisés par la sélection. Il serait cependant intéressant pour les sélectionneurs de pouvoir dériver leur collatéraux à phénotyper après les derniers tris. Une telle pratique n'impliquerait pas l'élevage d'un lot spécifique de collatéraux. Elle s'adapterait aussi aux pratiques préconisées par l'INRA de tris de remise en compétition permettant des pressions de sélection importantes à biomasse limitée en fonction des capacités des élevages. L'estimation des valeurs génétiques de candidats à partir des valeurs génétiques d'apparentés présélectionnés implique une violation du principe de tirage aléatoire de ces collatéraux avec une surreprésentation des apparentés des familles les plus performantes par rapport au caractère présélectionné (ici par exemple la vitesse de croissance) et la sous-représentation des familles les moins performantes. De premiers travaux par simulation avaient commencé à investiguer une telle option en aquaculture sans pour autant conclure ou quantifier sur les risques de perte d'efficacité d'une telle pratique (Herbinger et al., 1995b; Li et al., 2003). Estimer l'efficacité d'une approche alternative utilisant des apparentés présélectionnés peut être envisagé en estimant le changement de classement des familles (reliabilité) mais aussi le biais, c'est-à-dire le risque systématique d'erreur d'estimation conduisant généralement à une surestimation des valeurs génétiques et donc des progrès attendus (Dekkers, 1992; Gorjanc et al., 2015; Hickey et al., 2008). C'est ce qui a été tenté dans le cadre de la thèse.

1.11. Objectif et résultats attendus de la thèse

Les travaux précédents la thèse avaient montré la faisabilité de l'utilisation des empreintes génétiques pour gérer la consanguinité en sélection massale de type PROSPER. Ils avaient aussi montré la faisabilité d'une estimation des paramètres génétiques de caractères de croissance et de production dans des dispositifs expérimentaux avec un nombre limité de parents (Haffray et al., 2001). Il apparaissait donc possible d'envisager une sélection commerciale sur collatéraux pour des caractères de découpe et l'introduction d'une sélection généalogique en sélection massale de type PROSPER.

Les objectifs scientifiques attendus de la thèse étaient d'estimer :

- l'impact des effets maternels non-génétiques (taille des œufs) sur les paramètres génétiques de la croissance juvénile pour valider les besoins de subdivision initiale de la sélection PROSPER en plusieurs groupes de tailles d'œufs différents → Publication n°1 ;
- l'héritabilité des caractères de croissance et de découpe chez la truite de grande taille monosexue femelle diploïdes à 18 mois (avant son entrée en maturation sexuelle) en familles mélangées → Publication n°2 ;
- l'héritabilité de prédicteurs indirectes de la teneur en lipides des filets par micro-ondes et de rendements de découpe par morphométrie 2D externe ou interne par ultrasons développés précédemment et des progrès attendus par sélection sur ces prédicteurs et/ou par sélection généalogique sur apparenté → Publication n°3 ;
- la précision des valeurs génétiques en familles mélangées avec des effectifs variables et potentiellement très faibles (0 à 2) de collatéraux par familles de candidats → Publication n°4 ;
- des héritabilités des caractères de rendements de découpe ou de couleur ou de teneur en lipides de la chair à partir de collatéraux présélectionnés sur la croissance à l'issue du dernier tri de sélection PROSPER et l'importance du biais induit par cette sélection sur l'estimation des paramètres génétiques ; → Publication n°5 ;

Les résultats appliqués attendus de la thèse étaient :

- la validation d'un protocole d'élevage devant limiter les éventuels effets maternels non-génétiques chez la truite et simplifier les procédures de sélection → Publication n°1 ;

- la validation d'un protocole de sélection généalogique sur apparenté pour améliorer les rendements de découpes ou la qualité des produits chez la truite monosexue femelle → Publications n°2, 3, 4 et 5 ;
- l'évaluation par rapport à la littérature scientifique de l'originalité de ces avancées au regard des travaux scientifiques ayant abordé l'utilisation des empreintes génétiques en sélection d'espèces aquacoles → Publication n°6.

Pour réaliser ces travaux, 600 familles de truite arc-en-ciel ont été créées en 2004 par reproduction artificielle en croisant les œufs de 60 mères par les spermatozoïdes de 100 pères (entreprise de sélection « Les Sources de l'Avance » ; Pissos, Landes). Ces familles ont été élevées de façon mélangée en piscicultures commerciales en créant 3 lots de descendants (« Effet maternel », « Témoin » et « Sélectionné ») en fonction des hypothèses à tester ou des mesures à réaliser. Les performances de 3125 descendants ont été mesurées lors de 6 chantiers de phénotypage d'une semaine par 8 à 15 personnes chacun. Les pedigrees de 6016 de ces individus a été établi *a posteriori* par empreintes génétiques pour estimer les paramètres génétiques des caractères de croissance et de qualité (découpe, teneur en lipides, couleur de la chair, morphologie cardiaque) et les valeurs génétiques des individus à l'aide principalement de modèles animal linéaire mixtes. Ces informations ont été utilisées pour répondre aux objectifs suscités de la thèse.

2. Chapitre 2 - Protocole et traitements statistiques

2.1. Contexte général

Ce chapitre présente le protocole général d'élevage et de génotypage mis en œuvre pour obtenir les résultats attendus. Ce protocole sera détaillé dans les publications en fonction des objectifs de chacune d'entre elles et des traitements statistiques et génétiques utilisés.

Les principales contraintes ont été d'adapter le protocole aux effectifs de parents (100 et 80 mères) et de familles (> 600) en sélection commerciale pour obtenir des résultats fiables tout en minimisant le travail de phénotypage et le coût de génotypage tout en maximisant la qualité des résultats.

La définition de ce protocole a bénéficié de l'investissement conceptuel des généticiens de l'actuelle équipe GABI en génétique des poissons de l'INRA, des ingénieurs du SYSAAF, des salariés des entreprises de sélection adhérentes au SYSAAF et des ingénieurs du CIPA. Cette définition a aussi bénéficié des travaux conduits entre le 6 février 2001 (dernier Comité Technique du projet « MICROSAT Truite » correspondant à l'initiation de l'idée officielle du projet) et les obtentions des soutiens publics nécessaires :

- pour définir le nombre minimum de sujet à génotyper par père en croisement factoriel pour estimer les paramètres génétiques a été estimé par simulation entre 12 à 20 sujets pour une héritabilité de l'ordre de 0,25 (Blanc, 2003b; Dupont-Nivet et al., 2002; Vandeputte et al., 2001). Compte tenu du nombre de pères en sélection (50 à 100), l'effectif à considérer sous une hypothèse de 100 % de succès d'assignation doit donc être compris entre 1000 et 2000 par lot.
- pour développer et valider le système prise de vue et de traitement d'images par vision numérique pour caractériser la couleur de la chair grâce aux travaux conduits en partenariat entre l'INRA, le SYSAAF et le CEMAGREF⁶ (Marty-Mahe et al., 2004).
- pour concevoir et maîtriser la conduite de chantiers de phénotypage lourds sur 3 séries d'abattages de 1000 à 1200 truites arc-en-ciel et truites communes (Bonnet et al., 1999; Bonnet et al., 2002), 1000 carpes communes (Vandeputte et al., 2002), 1500 et 2000 bars lors de la thèse d'Eric Saillant ou des travaux sur l'estimation de la performance de gynogénétiques et de triploïdes de bar (Peruzzi et al., 2004; Peruzzi et al., 2010) ou 2000 daurade royale diploïdes ou triploïdes (Haffray et al., 2005a). Le consortium a aussi bénéficié de l'expérience des 4 chantiers de découpe qu'il a organisé dans différents

⁶ Programme AQS 1999 « Aliment Qualité Sécurité » n°98P0486-487-488 (MENRT).

pays (Israël, Portugal, Italie et France) sur 2000 bars par chantier dans le projet Européen HERITABOLUM (Bardon et al., 2009; Dupont-Nivet et al., 2007, 2008; Haffray et al., 2007c; Karahan et al., 2013; Vandeputte et al., 2007). Les acquis du projet MICROSAT truite avec marquage électronique systématique des poissons en entrée de chaîne de mesure ont été valorisés en systématisant le marquage électronique des individus à phénotyper et en automatisant le transfert des identifiants et des données de poids et de longueur dans des fichiers Excel afin de réduire au maximum les erreurs de saisie rencontrées dans les projets précédents. Mesurer et découper de l'ordre de 2000 sujets sur plusieurs dizaines de caractères sur une semaine de travail avec une quinzaine de personnes ne constituaient donc pas un obstacle au consortium.

2.2. Production des animaux expérimentaux

2.2.1. Création et production des 600 familles

Tous les animaux ont été produits par la société « Les Aquaculteurs Landais » à partir de sa cohorte AQOMBG0401 monosexue femelle de truite arc-en-ciel sur la pisciculture de reproduction et de sélection de Pissos (Landes, 40).

Les 136 mères et les 100 pères (AQOMBG0301) reproduits sont issus de 3 générations de sélection individuelle optimisée de type PROSPER sur la croissance en longueur complétées d'une sélection 1) sur des critères de qualité morphologiques externes (conformation) et internes (ultrasons) pour améliorer le rendement à l'éviscération et 2) sur des critères d'adiposité musculaire estimés par micro-ondes (Torry Fish Fat-Meter).

Le pédigrée des animaux est connu sur les trois générations précédentes par assignation de parenté à l'aide d'empreintes génétiques (Estoup et al., 1998), le taux de consanguinité moyen étant estimé de 0,45 % avec le package « pedigree » du logiciel R.

Le poids moyen des mères à la ponte à 2 ans était de 5417 ± 549 g. Leur ovulation a été induite par injection intramusculaire d'un analogue mammalien de GnRH (Gonazon, Intervet) à la concentration préconisée de 32 µg / kg de femelle lorsque la cohorte avait atteint de l'ordre de 10 % de femelles ovulées (Haffray et al., 2005b). La collecte des œufs a été réalisée le 29 novembre 2004 (J0 après fécondation). A cette date, seules 6 femelles sur 136 n'ont pas ovulé. Le taux d'ovulation des femelles induites est donc de 95,6 %. En fonction de leur généalogie et de la qualité visuelle des pontes, 80 mères ont été conservées.

Les spermatozoïdes ont été extraits le matin de la fécondation par abattage des néomâles puis

dilacération des testicules et incubation pendant au minimum 3 h (Haffray et al., 2008) dans du dilueur de maturation et de conservation Storfish (IMV-Technologies, L’Aigle).

Les pontes ont été fécondées selon 10 plans de croisement factoriels en croisant pour chaque factoriel les pontes de 8 mères par les spermés de 10 pères pour créer 800 familles (Figure 10).

		Pères																			
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100
mères	1																				
	2																				
	3																				
	4																				
	5																				
	6																				
	7																				
	8																				

Figure 10 : Dispositif de croisements factoriels en 10 factoriels respectivement des pontes de 8 mères fécondées par les spermés de 10 pères ayant permis de générer 800 familles à partir de 80 mères et 100 pères (ici seulement 2 factoriels sont représentés).

La ponte de chaque mère a été pesée et subdivisée en 10 parts égales. Chaque 1/10^{ème} de ponte a été fécondée avec le sperme testiculaire d’un néomâle différent après contrôle de motilité au microscope.

Les pontes ont été incubées à plat dans des clayettes en auges puis triées pour retenir les œufs embryonnés (trieur SUSTAF 106 (IMV-Technologie)). Le poids moyen des œufs au stade oeillé était de 76.7 ± 7.0 mg et le taux d’embryonnement moyen de $81.3 \pm 10.9\%$ (n = 80).

A ce stade, et par factoriel de façon à ne pas introduire de biais dans la représentation relative initiale des pères, les 2 pontes les moins performantes de chaque factoriel en pourcentage d’embryonnement et ou de représentativité des grands parents dans la descendance ont été éliminées de l’expérimentation pour ne conserver que 60 pontes et de façon espérée 100 pères. Selon le principe de la procédure PROSPER, 2500 œufs embryonnés ont été prélevés par ponte. Ils ont été regroupés suivant leur poids moyen en 12 lots composés chacun des descendant de 5 mères (et potentiellement au maximum de 50 pères). Ces 12 lots ont été élevés en auges dans l’écloserie de la pisciculture de Pissos puis sortis dans 12 compartiments d’élevage dans des bassins en béton extérieurs vers 0,47 g. La croissance de ces lots a été conduite de façon à

rattraper les différences initiales de poids moyen, ce qui a été obtenu le 25 avril 2005 à J147 (Figure 11).

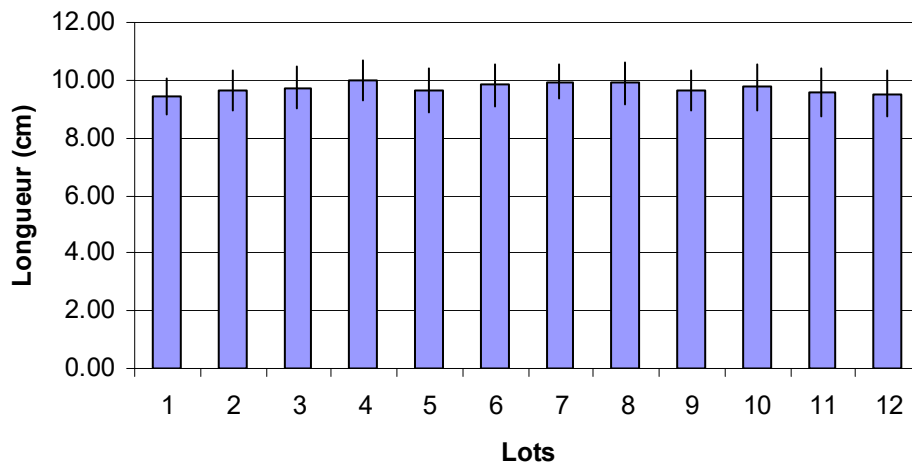


Figure 11 : Longueur moyennes (\pm SD) des 10 lots ($n = 100$ par lot) après pilotage de leurs croissances et avant la 1^{ère} troncature de sélection pour créer le lot « Sélectionné » ou pour constituer par dérivation le lot non sélectionné « Témoin » à J147.

Trois lots « Témoin », « Effet maternel » et « Sélectionné » ont ensuite été créés à partir de 600 familles pour estimer l'impact de trois conditions de sélection différentes sur les paramètres génétiques des caractères mesurés. Le schéma général du protocole de la thèse est présenté Figure 12.

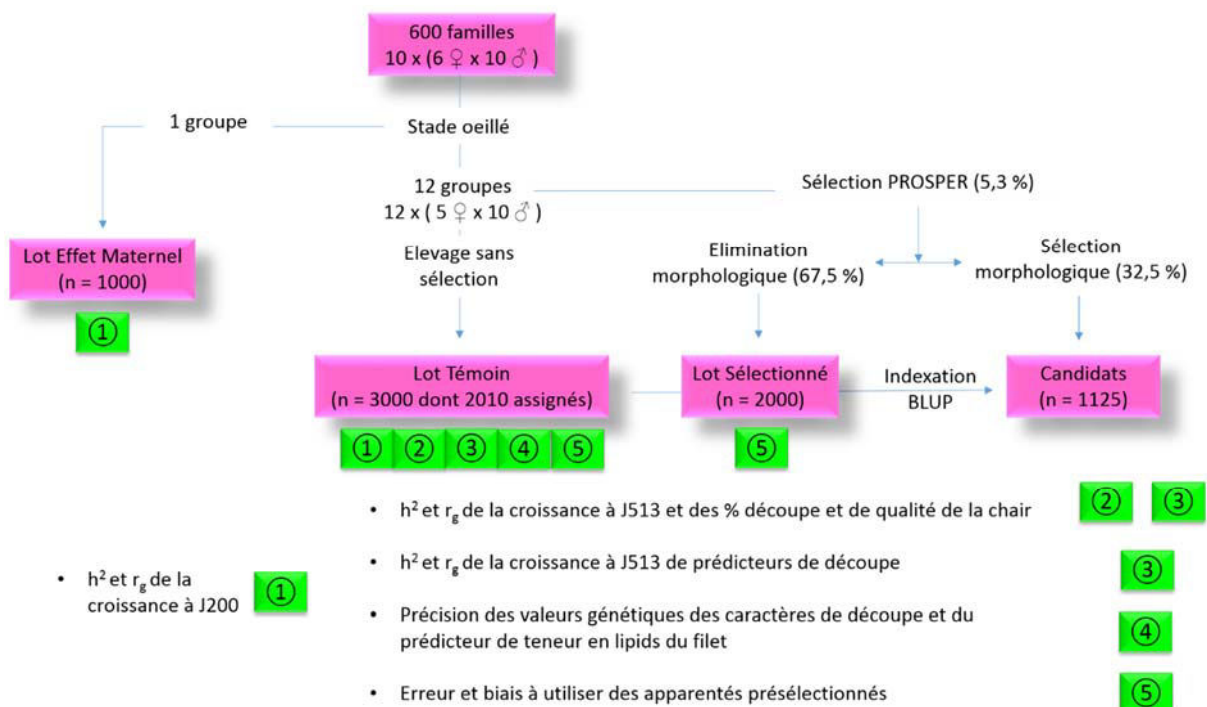


Figure 12 : Protocole de création des 3 lots « Effet maternel », « Témoin » et « Sélectionné » à partir de 600 familles de truite arc-en-ciel et utilisation des différents lots en fonction des publications (①, ②, ③, ④ et ⑤) réalisées. n = effectif de sujets génotypés par lot.

2.2.2. Le lot « Témoin » (MIN, TEM ou REF en fonction des publications)

Le lot « Témoin » a été constitué pour estimer les paramètres génétiques des différents caractères en minimisant les effets maternels non-génétiques selon les principes de la procédure de sélection « PROSPER ».

Le 25 avril 2005 (J149), 250 sujets par lot ont été dérivés au hasard avant la 1^{ère} troncature de sélection commerciale. Sur deux premiers bassins, les poissons ont été mesurés en longueur, pesés, marqués par injection d'un transpondeur électronique dans le muscle dorsal derrière la tête (Figure 14) et un morceau de nageoire pectorale a été prélevé sur chaque individu (Figure 13) et conservé dans un tube Eppendorf 2 ml contenant 1 ml d'alcool pour son assignation de parenté ultérieure par empreintes génétiques. Le poids moyen était de $11,2 \pm 2,48$ g et la longueur moyenne de $9,7 \pm 0,66$ cm ($n = 476$). Cependant, la mortalité observée en du début du chantier a conduit à reporter les opérations à une date ultérieure à laquelle les animaux seraient plus lourds et donc plus aptes à supporter l'injection des transpondeurs. Le lot « Témoin » a néanmoins été constitué en regroupant les 250 sujets par groupe en un seul lot.



Figure 13 : Prélèvement de nageoire pour assignation de parenté par empreintes génétiques

Le 1 juin 2005 (J200), et au poids de 73.1 ± 17.6 g, 3000 poissons (250 par lot) ont été pesés,

mesurés en longueur (1^{ère} biométrie), marqués individuellement (pour les non marqués) après prélèvement d'un fragment de nageoire conservé dans l'alcool et mélangés pour constituer le lot « Témoin ».



Figure 14 : Injection d'un transpondeur RFID pour le marquage individuel des poissons.

Les poissons ont ensuite été vaccinés contre la yersiniose *Yersinia ruckeri* puis envoyés le 7 juillet 2005 (J222) sur le site de grossissement de la pisciculture des Viviers de la Hountine à Belin-Béliet (40).

La survie entre juillet 2005 et avril 2006 a été élevée (92,6 %) malgré un début de mortalité inexplicable à partir du 27 juillet 2005 (Figure 15).

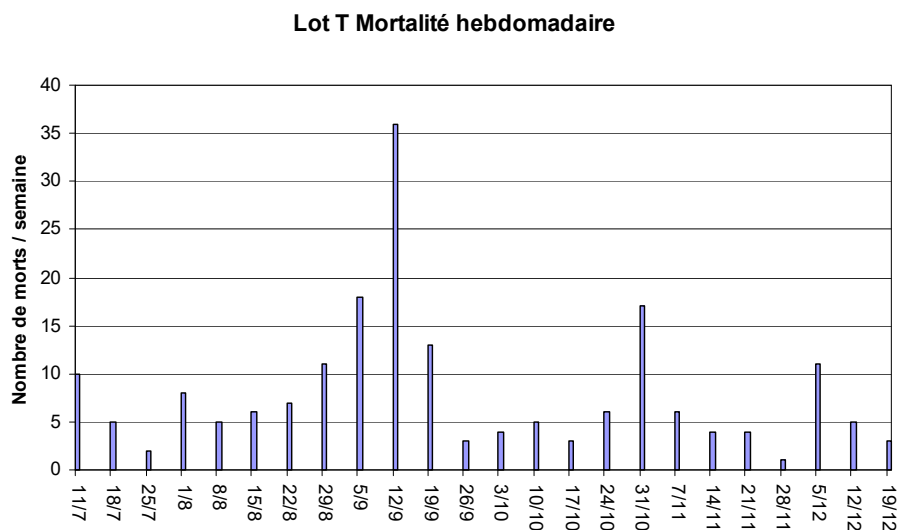


Figure 15 : Mortalité hebdomadaire sur la pisciculture de Belin-Béliet du 11 juillet 2005 au 25

décembre 2005.

Cette mortalité a touché tout le cheptel de la pisciculture et non seulement le lot « Témoin », ce dernier ayant été beaucoup moins touché que d'autres bassins. Les poissons présentaient des branchies irritées avec un développement important de mucus écartant les opercules de façon variable en fonction des individus (Figure 16).



Figure 16 : Syndrome d'irritation branchiale ayant entraîné un pic de mortalité dans le lot « Témoin » suite vraisemblablement à la fuite électrique d'une pompe.

Différents facteurs ont été recherchés (pathologie, aliments, etc.). Le 12 septembre 2005, la réparation d'un fil électrique d'une pompe de relevage (coupure par morsure du fil par un ragondin retrouvé mort à proximité) a été suivie d'un retour rapide à une mortalité normale dans les 2 semaines suivantes (3 octobre 2005). L'effectif de sujets morts entre le 27 juillet et le 3 octobre est de 103 individus sur 3000.

Une 2^{ème} biométrie (poids et de longueur) a été réalisée du 2 au 4 novembre 2005 (J340), puis une 3^{ème} identique du 1 au 3 février 2006 (J431). Une 4^{ème} biométrie a été réalisée du 24 au 28 avril 2006 (J513) après abattage de 2000 sujets choisis au hasard.

Dans la publication n°1 (Haffray et al., 2012c), ce lot est appelé MIN. Dans les publications n°2 (Haffray et al., 2012a), n°3 (Haffray et al., 2013a) et n°4 (Haffray et al., 2018b) ce lot n'a pas d'appellation particulière. Dans la publication n°5 (Haffray et al., 2018a), ce lot est appelé REF.

2.2.3. Le lot « Effet Maternel » (ou MAX)

Ce 2^{ème} lot a été constitué pour estimer les paramètres génétiques de la croissance juvénile en situation attendue d'un maximum de biais induit par l'effet maternel non génétique due à des différences de taille des œufs entre pontes par rapport au lot « Témoin ».

Au stade oeillé 150 œufs embryonnés ont été prélevés par ponte et regroupés en un seul qui a été éclos puis élevé sur la pisciculture de Pissos.

Le 15 juin 2005 (J200), 1000 sujets (poids moyen de 69.1 ± 17.6 g) ont été prélevés au hasard, pesés, mesurés et un prélèvement de nageoire a été réalisé puis conservé dans de l'alcool pour génotypage.

Dans la publication n°1 (Haffray et al., 2012c), ce lot est appelé le lot MAX.

2.2.4. Le lot « Sélectionné » (ou SEL)

Le lot « Sélectionné » a été constitué pour estimer l'importance des biais d'estimation des paramètres génétiques et des valeurs génétiques des candidats après sélection massale de type PROSPER sur la croissance et sur leur morphologie par rapport au lot « Témoin ».

Les 5200 candidates de chacun des 12 lots (voir 2.2.1.) ont été sélectionnés selon la procédure de sélection PROSPER suivant 3 troncatures successives sur la longueur avec 20 % de pression de sélection à J198 (13 juin 2005), 50 % at J339 (1 novembre 2005) et 50% à J430 (31 janvier 2006) pour atteindre l'effectif de 3125 filles et une pression finale de 5,3 %. Une troncature sur la morphologie de type « saumon » (Bugeon et al., 2010) a été réalisée sur ces animaux à J476 du 20 au 24 mars 2006 avec une pression de sélection de 32.5 %. Les animaux éliminés ont constitué le lot « Sélectionné ». Ils ont été élevés puis abattus et phénotypés pour l'ensemble des caractères semaine 14-2006 à J490 du 3 au 7 avril 2006.

Dans la publication n°5 (Haffray et al., 2018a), ce lot est appelé SEL.

2.2.5. Caractéristiques des sites d'élevage

1.1.1.1. Pisciculture d'élevage des lots « Effet maternel et « Sélectionné » de Pissos

Les familles ont été créées sur la pisciculture de sélection et de reproduction de Pissos (Figure 17) situé sur la rivière de la Leyre (40). Le pH de l'eau était maintenu entre 6,3 et 6,5 grâce à

un traitement à la chaux. La température variait entre 5°C et 22°C. La sélection a été réalisée en 1^{ère} eau avec réoxygénation et recyclage partiel durant les 2/3 de l'année. L'eau d'incubation est composée d'eau de forage (pH 6,5 ; température 13°C ± 1 °C) coupée avec de l'eau d'un drain collectant les eaux de la nappe superficielle et de caractéristiques similaires à celle du forage. Le circuit d'incubation est semi fermé jusqu'au début de l'éclosion avec un taux de renouvellement de l'ordre de 10-15 % / heure. La température d'incubation fluctue entre 9 et 11 °C. Les poissons des lots « Sélectionné » et « Maternel » ont été élevés sur le site de Pissos.



Figure 17 : Pisciculture de Pissos (40) sur laquelle a été effectuée la reproduction, l'élevage et la caractérisation de performance des lots « Effet Maternel » et « Sélectionné ».

La résorption et l'alevinage ont été réalisés en auges sur eau de rivière après acclimatation progressive par mélange des eaux. Les poissons ont ensuite été sortis dans les bassins d'alevinage extérieurs vers 0,52 g (21 février 2005). Ils y sont restés jusqu'à 70 g (6 juin 2005). Les poissons ont ensuite été transférés dans des bassins compartimentés de plus grande taille dans lesquels ils sont restés jusqu'à la fin de l'expérience. La charge a augmenté progressivement pour une atteindre une charge moyenne de l'ordre de 50 kg/m³ et maximale avant tri de sélection de l'ordre de 100 kg/m³.

1.1.1.2. Pisciculture d'élevage du lot « Témoin » à Belin-Béliet

Afin d'éviter de dépasser les capacités d'élevage du site de Pissos, les poissons du lot « Témoin » ont été envoyés sur la pisciculture des Viviers de la Hountine (Figure 18) située à Belin-Béliet (40) après leur marquage et prélèvement ADN. Ils y ont été élevés sans tri jusqu'à leur abattage. Ce site est spécialisé pour la production de grandes truites destinées au fumage ou pour la

production de caviar. L'eau y est oxygénée par une plateforme à jet. Les poissons du lot « Témoin » ont été élevés dans les mêmes conditions que des poissons de production.



Figure 18 : Pisciculture des Viviers de la Hountine (Belin-Beliet, 40) sur laquelle ont été réalisés l'élevage et les biométries intermédiaires du lot « Témoin ».

Cette pisciculture aussi située sur un affluent de la Leyre à 12 km en aval de la pisciculture de Pissos, a été choisie :

- car il était impossible d'élever ce lot sur la pisciculture de Pissos du fait de l'augmentation de biomasse que son élevage entraînait,
- pour limiter les différences d'environnement physico-chimique de l'eau avec celles rencontrées par les poissons sur le site de Pissos.

2.2.6. Alimentation des animaux et pigmentation de la chair

Les animaux ont été nourris avec de l'aliment Le Gouessant : Neo Supra A11 > A14 (58% protéine, 13% lipide) de la 1^{ère} alimentation à 6 gr, Neo Start 2 (P 52%, L 17%) de 6 gr à 15 gr, Neo Start 3 (P 47%, L 18%) de 15 gr à 40 gr, Neo Extra (P 43%, L 23%) de 40 gr à 300 gr, Neo Ultra GT (P 41%, L 26%).

Dès juillet 2005, l'aliment a été enrichi et contrôlé (Choubert, INRA St Pée sur Nivelles) à 24.7 mg d'astaxanthine / kg d'aliment (poids frais) à et à 27.1 mg / kg d'aliment (poids sec).

2.3. Phénotypage de la croissance et des caractères de qualité

2.3.1. Organisation général et planning des phénotypages

Tous les poissons pour lesquels des performances ont été enregistrées étaient marqués individuellement par transpondeur RFID. Les données ont été saisies sur ordinateurs portables sous Excel. Le poids vif ou le poids des parties ont été pesés sur des balances (0,1 g minimum de précision) connectées à des PC portables pour limiter les erreurs de saisie. Chaque poste de saisie était connecté à un lecteur de transpondeur pour limiter les erreurs de traçabilité.

Les mesures ont été réalisées lors de 6 chantiers de phénotypage dont 4 pour le lot « Témoin », 2 pour le lot « Sélectionné » et 1 pour le lot « Effet maternel » :

- Lot Témoin :
 - Semaine 24-2005 du 15 au 17 juin 2005 à la pisciculture de Pissos (marquage, prélèvement ADN, poids et longueur) sur 3000 poissons ;
 - Semaine 44-2005 du 2 au 4 novembre 2005 à la pisciculture de Belin-Beliet sur poissons vivants (poids et longueur) sur 3000 poissons ;
 - Semaine 05-2006 du 1 au 3 février 2006 à la pisciculture de Belin-Beliet sur poissons vivants (poids et longueur) sur 3000 poissons ;
 - Semaine 17-2006 du 24 au 28 avril 2006 à IFREMER Nantes sur animaux abattus (poids, longueur, Fat Meter, photo, échographie) sur 2000 poissons;
- Lot Effet maternel :
 - Semaine 24-2005 du 15 au 17 juin 2005 à la pisciculture de Pissos (prélèvement ADN, poids et longueur) sur 1000 poissons ;
- Lot « Sélectionné »
 - Semaine 12-2006 du 20 au 24 mars 2006 à la pisciculture de Pissos sur poissons vivants (poids, longueur, Fat Meter, photo, échographie) sur 3125 poissons ;
 - Semaine 14-2006 du 3 au 7 avril 2006 à IFREMER Nantes sur animaux abattus (marquage, prélèvement ADN, poids, longueur, Fat Meter, photo, échographie) sur 2056 poissons ;

Concernant la semaine 12-2006 (lot « Sélectionné »), les animaux ont été mis à jeun 2 jours avant le début du chantier.

Les animaux des 2 lots « Sélectionné » et « Témoin » ont été abattus et traités selon un protocole identique pour limiter les biais dus à la durée de jeûne ou de conservation *post mortem*. Chacun des deux lots ont été abattus en 2 fois : le samedi 1 avril et le mardi 4 avril 2006 (lot « Sélectionné ») et le samedi 22 avril et le lundi 24 avril 2006 (lot « Témoin »). Les

poissons ont été mis à jeun 3 jours avant leur enlèvement de la pisciculture. Pour chaque abattage, les animaux ont été transportés vivants en camion à l'atelier de transformation du groupe Aqualande (Roquefort, 40) où ils ont été anesthésiés au CO₂, saignés et glacés en caisse marée. Un transporteur a amené les caisses chez un transitaire au M.I.R de Nantes (Vives Eaux) amenant sur IFREMER Nantes l'effectif de caisses souhaité chaque matin. Les poissons ont été transportés et conservés à température réfrigérée (1 - 4°C) de leur abattage à leur découpe.

2.3.2. Chantier de phénotypage n°1 : Caractérisation qualitative externe sur poissons vivants du lot « Sélectionné » (semaine 12-2006)

Les performances qualitatives des 3125 filles du lot « Sélectionné » ont été enregistrées du 20 au 24 mars 2006 sur la pisciculture de Pissos. 74 individus ont été éliminés volontairement (malformation) ou involontairement (mortalité lors du tri) du fait de la lourdeur du chantier sur animal vivant. L'effectif considéré pour l'étude a donc été de 3056 sujets

Chaque poisson a été anesthésié au phénoxy-éthanol puis marqué par un transpondeur. Un prélèvement de nageoire dans de l'alcool a été réalisé pour génotypage ultérieur et assignation de parenté. Une photo individuelle a été réalisée avec un appareil photo numérique CA NON transférant directement les photos sur un micro-ordinateur portable.

Chaque individu a ensuite été caractérisé (Figure 19) suivant 4 épaisseurs ou profondeurs corporelles (Figure 20) par échographie (Hospimedi, LC100, sonde linéaire biphasique 5-7,5 MHz):

- Echo 5 (épaisseur totale du corps à l'aplomb du milieu de la nageoire dorsale sur la ligne latérale)
- Echo 8 (épaisseur de la paroi musculaire abdominale à l'aplomb du milieu de la nageoire dorsale à la rupture de pente entre l'extrémité inférieure des arêtes ventrales et le muscle)
- Echo 11 (épaisseur de la paroi musculaire ventrale à l'aplomb du milieu de la nageoire dorsale)
- Echo 17 (profondeur de la cavité viscérale à l'aplomb du milieu de la nageoire dorsale de la peau jusqu'à la vessie natatoire).

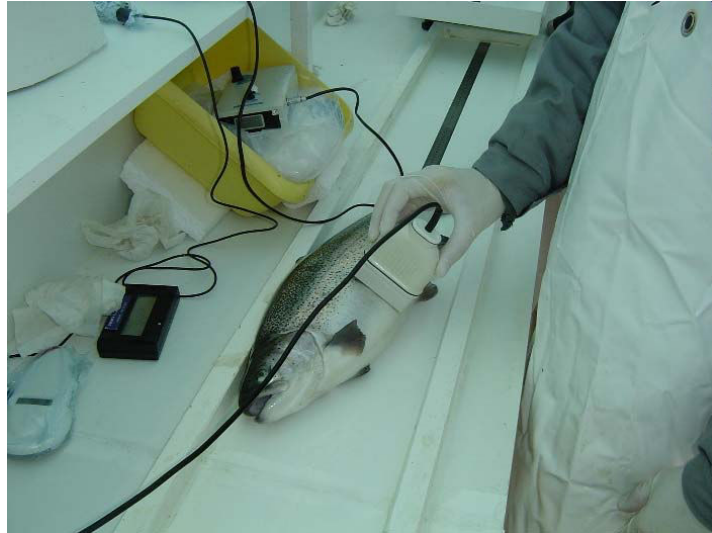


Figure 19 : Mesure d'épaisseur du filet par échographie en position e8.

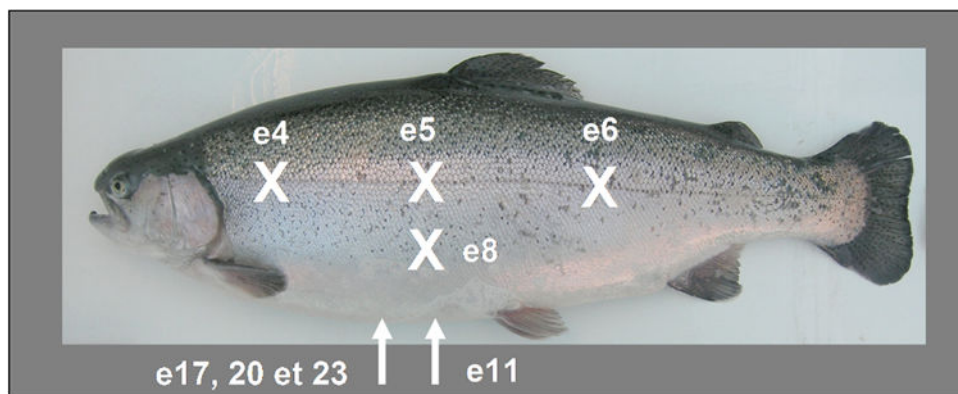


Figure 20 : Positionnement de la sonde échographique (7.5 MHz) pour mesurer les différentes épaisseurs (e5, e6, e7, e8 et e11, e17, e20) ou profondeurs (e23) corporelles.

L'adiposité musculaire de chaque individu a été estimée indirectement par micro-ondes avec le Torry Fish Fat Meter (modèle 692-CDF, 2 GHz) selon Douirin et al. (1998) suivant deux positions (Figure 21) :

- Fat 1 (musculaire dorsale antérieure dans le tiers antérieur du poisson)
- Fat 3 (musculaire dorsale postérieure derrière la nageoire dorsale).



Figure 21 : Positions de la sonde du Fat Meter pour la caractérisation de la teneur en lipides du filet par micro-ondes (2 GHz) sur animal vivant (Lot « Sélectionné » semaine 12-2006, (Fat 1 et Fat 3)) ou sur animal abattu (Lots « Sélectionné » semaine 14-2006 (Fat 1 et Fat 3) et « Témoin » semaine 17-2006, (Fat 1, Fat 3 et Fat 9)).

Une dérive des valeurs de Fat Meter a été observée au cours de chacune des journées. Les données ont été corrigées de cette dérive par régression curvilinéaire et ramenées à la même valeur moyenne pour les différentes journées de mesure.

Chaque individu a ensuite été pesé ($\pm 0,1$ g) et mesuré en longueur à la fourche (± 1 mm) puis caractérisé par une note morphologique comprise entre 0 (individu maigre ou trapu ou ventru ou présentant un développement non harmonieux indicateur d'un mauvais rendement à l'éviscération et/ou au filetage) jusqu'à 4 (morphologie jugée de très haut niveau laissant attendre un rendement à l'éviscération élevés).

Une pression de sélection de 32,5 % a été réalisée en fin de chaîne de mesure en retenant les candidates présentant une note morphologique supérieure (notes 2, 3 et 4). Les 2062 filles éliminées ont été élevées jusqu'à début avril pour être ensuite abattues et envoyées sur IFREMER à Nantes pour la caractérisation qualitative des carcasses (semaine 14-2006, voir plus loin).

2.3.3. Chantier de phénotypage n°2 : Caractérisation qualitative sur animal abattu du lot « Sélectionné » (semaine 14-2006)

La découpe des animaux et les mesures qualitatives ont été réalisées dans l'atelier de mareyage expérimental d'IFREMER à Nantes (Figure 22). Cet équipement dispose de chambres froides et d'un plan de travail d'atelier de marée adapté à la manipulation et à la découpe de grands poissons (éviscération, parage) et à l'élimination des déchets (tapis roulant, bacs d'équarrissage) permettant de limiter le transport des poissons entre chaque mesure ainsi que

des restes de découpe.



Figure 22 : Atelier expérimental de mareyage d'IFREMER Nantes dans lequel a été réalisé la caractérisation des lots « Témoins» et « Sélectionnés » abattus.

Les 2062 filles éliminées sur leur morphologie lors du tri de sélection réalisé semaine 12-2006 ont été caractérisées qualitativement dans l'atelier de mareyage expérimental d'IFREMER Nantes la semaine 14-2006 par 17 personnes sur 5 jours postées sur 15 taches (ou postes) différents selon la figure synthétique suivante. Les différentes étapes du chantier sont représentées Figure 23.

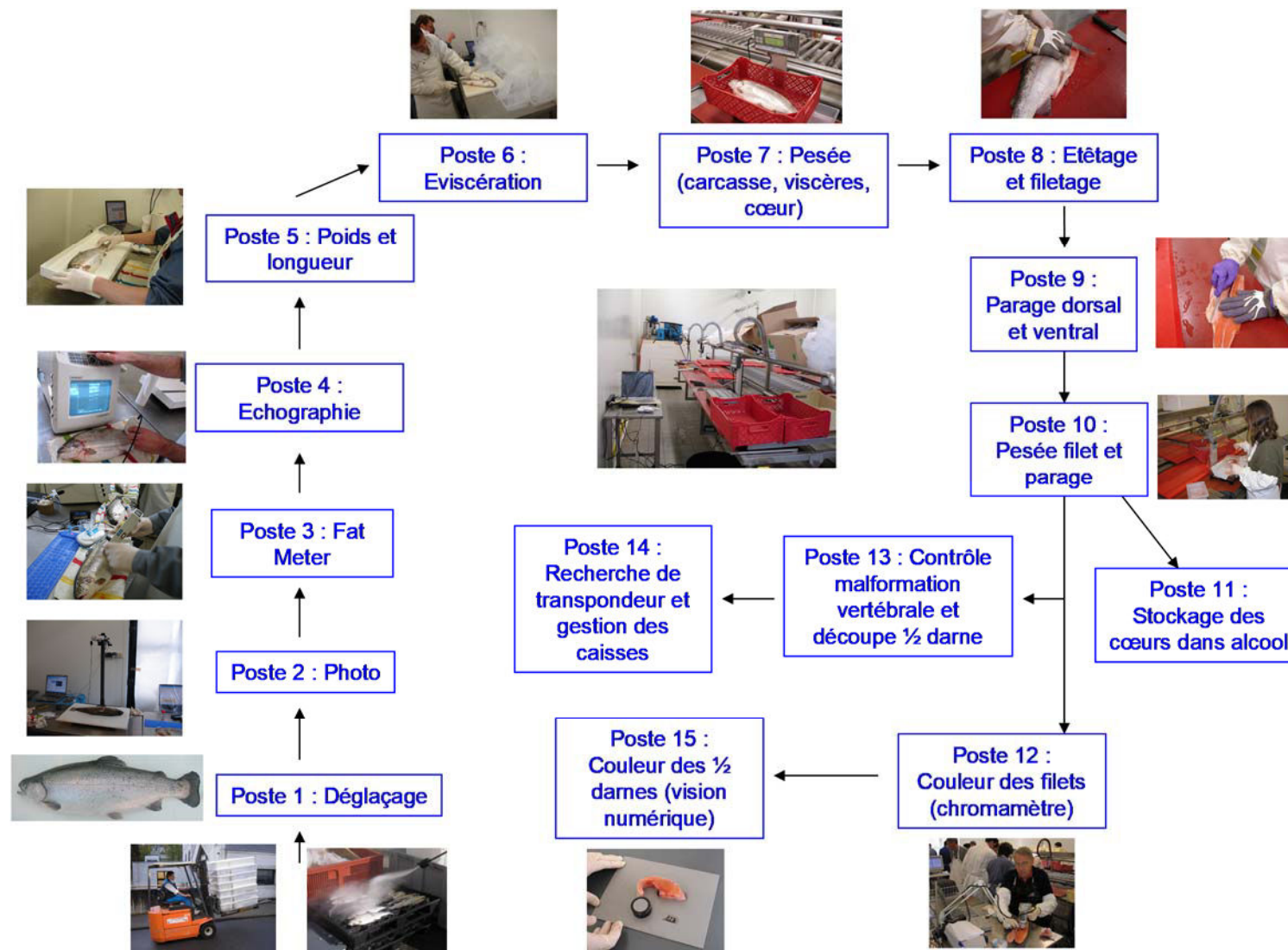


Figure 23 : Organisation des chantiers de mesures sur animaux abattus des lots « Sélectionnés » (semaine 14) et « Témoin » (semaine 17)

Une photo individuelle a été réalisée suivant le protocole utilisé la semaine 12-2006.

L'adiposité musculaire de chaque individu a été estimée indirectement par micro-ondes selon le protocole suivi la semaine 12-2006 aux positions Fat 1 et Fat 3 (Figure 24).



Figure 24 : Estimation de la teneur en lipides des filets avec le Torry Fish Fat Meter (ici en position Fat 9).

Chaque individu a ensuite été :

- caractérisé par échographie suivant les mêmes mesures d'épaisseurs ou profondeurs corporelles que celles réalisées lors de la semaine 12-2006, une 5^{ème} mesure ayant été ajoutée, Echo 23 (profondeur de la cavité viscérale à l'aplomb du milieu de la nageoire dorsale de la peau jusqu'à la moelle épinière) ;
- pesé ($\pm 0,1$ g) et mesuré (± 1 mm) puis éviscéré. La carcasse éviscérée, le foie, les gonades et le tube digestif associé à la graisse viscérale ont été pesés ;
- étêtés puis filetés sur un seul côté.

Le filet a été paré dorsalement puis ventralement en laissant les arêtes ventrales pour limiter les biais au parage. Le filet paré, les tissus de parages ventral et dorsal et la tête ont été pesée.

La couleur du filet a été mesurée par sa luminosité (L^*) et les paramètres de couleur rouge (a^*) ou jaune (b^*) avec un chromamètre Minolta CR200 (Figure 25) dans l'espace de couleur CIE (CIE, 1976) en 3 positions (Figure 26) : dorsales antérieures, médian ou postérieure. A partir de ces paramètres, 2 autres paramètres ont été calculés : la saturation ($C^* = \sqrt{a^2 + b^2}$) qui indique la proportion de couleur pure et l'angle de teinte ($H^* = (\text{Arc Tang}(b/a) * 180 / \pi)$) traduisant la tonalité de la couleur. Les moyennes des valeurs à chacun des caractères L^* , a^* ,

b*, C* et H* ont ensuite été calculées.



Figure 25 : Mesure des paramètres de coloration du filet avec le chromamètre Minolta CR200.

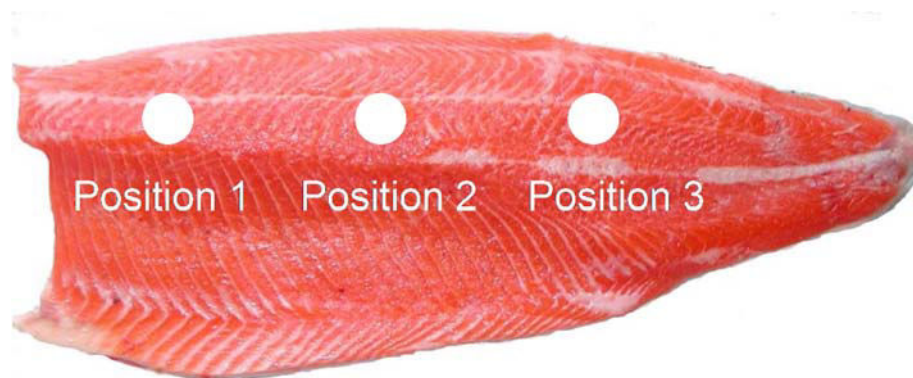


Figure 26 : Positions 1 (antérieure), 2 (médiane) et 3 (postérieure) de la sonde du chromamètre Minolta CR200 sur le filet.

Un contrôle des malformations de l'axe vertébral (fusion, scoliose, lordose, cyphose) a ensuite été réalisé visuellement sur l'axe vertébral de la demi-carcasse étêtée.

2.3.4. Chantier de phénotypage n°3 : Caractérisation qualitative sur animal abattu du lot « Témoin » (semaine 17-2006)

Les sujets du lot « Témoin » ont été découpés du 24 au 28 avril 2006 à IFREMER Nantes.

Lors des biométries intermédiaires portant sur le suivi de la croissance, un taux faible de sujets malformés avait été observé. Les sujets malformés (= 16 sur 2040 soit 0.07 %) n'ont pas été entrés dans la chaîne de mesure, leur faible effectif n'étant pas suffisant pour disposer d'évaluations fiables des paramètres génétiques du taux de malformations.

Le même protocole de mesure que sur le lot «Sélectionné » (semaine 14-2006) a été appliqué.

2.4. Prélèvements ADN, génotypages et assignations de parentés

Les prélèvements d'ADN ont été réalisés par prélèvement de nageoire pectorale (0,25 à 0,5 cm²) dans de l'alcool à 90°C avec destruction de l'ADN des ciseaux et des pinces dans de l'eau de Javel et rinçage à l'eau.

Les échantillons ont été envoyés au laboratoire LABOGENA (Jouy-en-Josas, 78) pour extraction de l'ADN, génotypage avec 2 panels de 12 marqueurs (OMM1013, OMM1050, OMM1117, OMM1313, OMM1354, OMM5013, OMM5043, OMM5098, OMM5126, omy7inra, omy77 et ots1BML) et assignation de parenté selon les travaux antérieurs (Estoup et al., 1998).

Le tableau Tableau 1 détaille pour chacun des trois lots le nombre de sujets prélevés, le nombre de sujets génotypés, le taux d'assignation, le nombre initial et final de parents et de familles représentés et la moyenne et le coefficient de variation du nombre de filles représentées par père, par mère et par famille.

	Lot « Témoin »	Lot « Effet maternel »	Lot « Sélectionné »
Nombre de sujets assignés à un couple unique / nombre de sujets génotypés (taux d'assignation)	2010/2020 (100 %)	1000 (100 %)	2988/2996 (99,5 %)
Nombre (et taux) de sujets triploïdes parmi les assignés	49 (2,42 %)	0 (0%)	0 (0%)
Nombre initial de mères et de pères	60 mères et 100 pères		
Nombre de mères et de pères représentés	60 mères et 100 pères	60 mères et 100 pères	60 mères et 99 pères
Nombre (taux) de familles représentées sur initialement 600	559 (93,1 %)	476 (79,3 %)	501 (83,5 %)
Nombre moyen ± SD (coefficient de variation %) de sujets assignés :			
par mère			
par père	33,6 ± 9,6 (28,6 %)	16,6 ± 5,2 (31,3 %)	33,4 ± 23.7 (70,9 %)
par famille	20,1 ± 7,1 (35,3 %)	10,1 ± 4,0 (40 %)	20,2 ± 12.3 (60,9 %)
	1 à 13	1 à 7	1 à 23

Tableau 1 : Synthèse de l'efficacité de l'assignation pour chacun des trois lots.

L'assignation de parenté a été réalisée sur 6016 sujets. Les résultats d'assignation de parentés sont de :

- 100 % dans le lot « Effet maternel » sur les 1000 individus ;
- 99,51 % dans le lot « Témoin » sur 2020 individus génotypés avec 2010 assignés à 1 couple unique, 2 à 2 couples, 1 à 3 couples, 5 à 1 couple avec 1 marqueur incompatible. 2 animaux n'ont pas pu être assignés. 49 sujets triploïdes (2,42 %) ont été exclus des analyses statistiques.
- 99,73 % dans le lot « Sélectionné » sur les 2996 animaux génotypés avec 2988 assignés à 1 couple unique, 2 à 2 couples, 4 à 1 couple avec 1 marqueur incompatible. 2 sont assignés hors plan de fécondation. 31 sujets triploïdes ont été exclus des analyses statistiques.

Le taux d'assignation à un couple unique sur l'ensemble des échantillons est de 99,7 %. Le taux de triploïdes spontanés sur l'ensemble des échantillons est de 1.33 %.

Le lot « Sélectionné » est composé de moins de familles que le lot « Témoin » (501 vs 559) à effectifs assignés équivalents. Avec deux fois moins d'effectif que le lot « Témoin », le lot « Effet maternel » présente logiquement moins de familles.

Si les coefficients de variation du nombre de sujets assignés par parents ou par famille sont du même ordre de grandeur entre les deux lots non sélectionnés « Témoin » et « Effet maternel », ce coefficient est de l'ordre du double pour le lot « Sélectionné » par rapport au lot « Témoin », ce qui traduit une plus grande hétérogénéité dans le lot « Sélectionné ».

2.5. Performance des auto-triploïdes dans le lot « Témoin » et élimination des sujets triploïdes

Afin d'identifier le biais potentiel de l'utilisation de l'information apportée par les individus triploïdes sur la qualité des paramètres génétiques, l'importance de l'effet de la ploïdie a été évaluée sur le jeu de données du lot « Témoin » par test-t avec la procédure PROC MIXED du logiciel SAS.

Les sujets triploïdes sont significativement moins lourds ($F = 33.36$; 1860 DDL, $p < 0.0001$), moins longs ($F = 13.38$; 1855 DDL, $p < 0.0001$), plus trapus avec un coefficient de condition K plus élevé ($F = 49.77$; 1832 DDL, $p < 0.0003$) et présentent un moins bon rendement à éviscération ($F = 12.81$; 1846 DDL, $p < 0.0004$). Par contre ils ne diffèrent pas des diploïdes

pour le rendement en carcasse étêtée ($F = 1.62$; 1809 DDL, $p < 0.20$), le rendement au parage ($F = 2.14$; 1821 DDL, $p < 0.14$), le rendement en filets ($F = 1.32$; 1821 DDL, $p < 0.25$) ou le rendement en filets parés ($F = 0.51$; 1821 DDL, $p < 0.47$) mais différent sur le rendement en tête ($F = 12.08$; 1821 DDL, $p < 0.0005$).

Par principe, ces sujets triploïdes, comme ceux du lot « Sélectionné » ont été exclus de toutes les estimations de paramètres génétiques portant donc uniquement ensuite sur les diploïdes.

3. Chapitre 3 - Publications acceptées ou en cours de soumission

3.1. Article 1 : Publication n° 1 : Haffray, P., Vandeputte, M., Petit, V., Pincet, P., Chatain, B., Chapuis, H., Coudurier, B., Quillet, E., Dupont-Nivet, M., 2012. Minimizing non-genetic maternal effect in salmonid families mixed since eyed stages and a posteriori DNA-pedigreed. *Livestock Science*, 150, 170-178.

1.1.1. Résumé

Cette première publication quantifie l'effet maternel non génétique du à la différence de tailles d'œufs entre pontes mélangées sur l'héritabilité de la croissance (poids et longueur à la fourche) et de la morphologie (coefficient K) au stade juvénile de l'ordre de 70 g. Elle conclue à un doublement de l'héritabilité de la croissance à ce poids si cet effet est maîtrisé dans les protocoles d'estimation de paramètres génétiques ou de sélection en créant des lots de tailles d'œufs différents.

1.1.2. Principaux résultats et discussion

La publication introduit d'abord les connaissances antérieures acquises sur les effets maternels non génétiques chez les salmonidés (âges des mères, jours de ponte, tailles moyennes et nombre d'œufs, durée post-ovulatoire). Selon la littérature, ces effets peuvent en effet limiter l'identification de sujets à aptitudes génétiques additives sélectionnables différentes entre mères et de ce fait limiter le progrès génétique attendu. Chez les salmonidés, les programmes de sélection en familles initialement séparées utilisent des plans de fécondation hiérarchiques (1 mère x 2-3 pères) ou de petits factoriels (2 mères x 3 pères). Ces types de croisement ne permettent pas de disposer de nombreuses mesures de performance sur la même mère croisée avec plusieurs pères. Dans ce cas, les effets maternels sont difficilement dissociables de l'effet bassin initial et ne peuvent être estimés précisément du fait du nombre limité de demi-fratries maternelles (1 à 3). L'impact de ces effets s'estompe quelques mois après le regroupement des familles et ne représente généralement qu'une part assez limitée de la variance totale (< 5 %) sans qu'il soit réellement possible d'attribuer cette baisse à une baisse de l'effet maternel strictement ou à une interaction avec un effet bassin initial conduisant à un reclassement des familles. Dans le cas de familles regroupées à l'éclosion et identifiées par empreintes génétiques, il a été rapporté dans des expériences antérieures la persistance tardive de différences initiales, par exemple de tailles des œufs entre familles (Blanc, 2003a; Blanc et al.,

1983), sans estimation cependant de l'importance ces effets sur l'héritabilité de la croissance et donc sur la réduction potentielle de progrès génétiques.

Le protocole conçu utilise des animaux dérivés d'une des lignées du programme de sélection commerciale de la société Les Sources de l'Avance. Il maximise les conditions pour tenter d'estimer et quantifier les effets maternels non génétiques. Premièrement, il crée de nombreuses demi-fratries par mère (<10) grâce à un plan de croisement factoriel composé de 10 blocs de 6 mères x 10 pères avec au total 60 mères et 100 pères (600 familles de plein-frères). Deuxièmement, il crée des liens génétiques entre blocs grâce à la connaissance des pédigrées des parents connus sur 3 générations, ce qui consolide les résultats. Ensuite les demi-fratries maternelles ont été incubées ensemble par mère afin d'éviter des effets d'incubateurs pouvant augmenter artificiellement la variance intra-mère au détriment des autres parts de la variance. Enfin, et avant l'éclosion (au stade oeillé), deux lots ont été créés. Le 1^{er}, le lot NORM (avec le maximum d'effet maternel attendu) a été créé en mélangeant un nombre équivalent de demi-frères maternels entre toutes les mères. Le 2^{ème}, le lot MIN vise à tenter de minimiser les effets initiaux de différences de tailles d'oeufs (minimum d'effet maternel attendu). Il a été créé en regroupant les 60 pontes en 12 sous lots de 5 pontes chacun de poids d'œuf moyen identiques intra sous lot (et donc différent entre sous lot) tels que proposé dans la procédure de sélection massale intra-groupes PROSPER (Chevassus et al., 2004). Ces 12 sous lots du lot MIN de poids moyen initiaux différents (du fait de tailles moyennes d'œufs différentes) ont ensuite été pilotés en croissance par gestion de l'alimentation pour atteindre un poids moyen équivalent 147 jours après fécondation (J147). A ce stade, un nombre équivalent de juvéniles par sous lot a été mélangé entre lots en un seul lot. A J198, 1000 truites du groupe NORM et 2020 truites du groupe MIN ont été mesurées individuellement (poids longueur à la fourche). Leur pédigrée a été établi par empreintes génétique par marqueurs microsatellites. Les héritabilités et les corrélations génétiques ont été estimées avec le logiciel VCE6 et un modèle animal linéaire mixte mono ou bi-varié.

Le principal résultat de ce travail est que la maîtrise des effets maternels dans le lot MIN selon les principes proposés avec la procédure PROSPER proposée par l'INRA (Chevassus et al., 2004) double l'héritabilité des caractères de croissance, comme par exemple celle du poids, par rapport au lot NORM ($0,35 \pm 0,01$ vs $0,16 \pm 0,01$). La précision élevée de ces héritabilités permet d'exclure que les différences observées ne soient dues à la différence d'effectifs entre lots, un effectif insuffisant se traduisant par une baisse de cette précision.

Le 2^{ème} résultat est que ces effets maternels non génétiques ne sont pas significatifs dans le lot MIN alors qu'ils le sont dans le lot NORM.

Le 3^{ème} résultat est que la corrélation génétique entre groupes est élevée pour les 3 caractères mesurés (0,92-0,96). Ceci conduit à considérer ces caractères comme identiques entre groupes en cas de sélection familiale, mais que le progrès, en sélection massale sera deux fois moindre qu'en sélection généalogique du fait de l'imprécision introduite par les effets maternels non-génétiques.

Ce travail quantifie donc pour la première fois l'importance de la maîtrise de la taille des œufs chez un salmonidés pour limiter les effets maternels non génétiques en situation de sélection commerciale en familles mélangées assignées par empreintes génétiques avec des grands effectifs de parents (60 mères et 100 pères), de familles ($n = 600$) et de descendants (3020). Cette pratique, préconisée par l'INRA dans le cadre de procédures de sélection de type PROSPER sur la croissance, était fondée sur des travaux ne permettant pas une estimation précise de son impact sur l'estimation de l'héritabilité (Chevassus et al., 2002). Cette estimation précise permet d'avancer que l'adoption du protocole testé double l'héritabilité de la croissance au stade juvénile et double donc aussi le progrès potentiel à pression de sélection équivalente. Ce résultat démontre donc l'importance de cette maîtrise pour maximiser l'obtention du progrès génétique.

Aucune autre publication estimant des paramètres génétiques en familles mélangées chez les salmonidés n'a rapporté avoir évalué cet effet (Fishback et al., 2002; Norris et al., 2008; Norris and Cunningham, 2004; Pierce et al., 2008) ou alors les auteurs se sont placés en situation de limitation de cet effet suite à nos travaux en utilisant des pontes de poids moyen d'œufs identiques (Le Boucher et al., 2011). Seul un travail récent chez le tilapia du Nil rapporte un effet identique en famille mélangées pouvant représenter jusqu'à 10 % de variance phénotypiques pour les caractères de croissance ou de morphologie.

Sans connaître l'impact de cette pratique sur l'expression de caractères plus tardifs, et par précaution, les travaux conduits dans la thèse ne l'ont ensuite été qu'à partir d'animaux ayant suivi le protocole de maîtrise des effets maternels non génétiques pour en minimiser l'impact et donc disposer de paramètres génétiques non biaisés par cet effet.

Suite à ces résultats et à ceux des publications ultérieures de la thèse, la procédure testée pour créer le lot MIN a été transférée auprès des sélectionneurs français. Ce transfert a eu deux impacts : 1) l'héritabilité intermédiaire de la croissance dans le lot MIN a conduit les entreprises de sélection à simplifier la procédure de sélection en limitant la pratique des tris de remise en

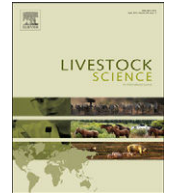
compétition en sélection tel que préconisé initialement selon la procédure de sélection PROSPER, 2). Cette pratique de regroupement de représentants de tous les lots a été généralisée chez plusieurs espèces pour créer les lots de collatéraux « dérivés » et élevés sans sélection jusqu'à leur phénotypage pour divers types de caractères (découpe, qualité de la chair, résistance à des pathogènes, reproduction femelle) ou pour la prise en compte d'interaction entre génotypes et milieu (par exemple entre milieu d'élevage en cage ou en bassin).



ELSEVIER

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Livestock Science

journal homepage: www.elsevier.com/locate/livsci

Minimizing maternal effect in salmonid families mixed since eyed stages and *a posteriori* DNA-pedigreed

P. Haffray^{a,*}, M. Vandeputte^{b,d}, V. Petit^c, C. Pincet^a, B. Chatain^d, H. Chapuis^e, J.C. Mériaux^f, B. Coudurier^g, E. Quillet^b, M. Dupont-Nivet^b

^a SYSAAF, Station SCRIBE, Camp de Beaulieu, F-35042 Rennes, France

^b INRA, UMR 1313 GABI Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78350 Jouy-en-Josas, France

^c Aqualande, F-40120 Pissos, France

^d IFREMER, F-34250 Palavas les Flots, France

^e SYSAAF, Unité SRA/INRA, F-37380 Nouzilly, France

^f LABOGENA, Domaine de Vilvert, F-78350 Jouy-en-Josas, France

^g INRA, CODIR Agriculture, 147 rue de l'Université, F-75338 Paris, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 5 April 2011

Received in revised form

17 August 2012

Accepted 27 August 2012

Keywords:

Rainbow trout

Fingerprint

Maternal effect

Heritability

Growth

Triploid

ABSTRACT

Application of DNA parentage assignment for commercial selection in aquaculture is still rare. An experiment was performed to quantify and to minimize maternal effects on growth in rainbow trout. Six hundred families were reared until 198 day post fertilization (dpf) according to two different procedures. In the first procedure (NORM), all families were pooled at eyed stage. In the second procedure (MIN), where maternal effects due to differences in egg size were expected to be minimal, the spawns were divided into sub-groups with similar mean egg weight at eyed stage. These sub-groups were then pooled when they achieved the same mean body length (147 dpf). Genetic parameters were estimated for body weight, body length and condition factor at 198 dpf, with 2964 fish assigned to their parents using microsatellites. Significant maternal effects were observed in the NORM group for body weight and body length ($m^2 = 0.08 \pm 0.03$). The heritability of body weight was 0.16 ± 0.07 in the NORM group and 0.36 ± 0.06 in the MIN group, in which maternal effects were not significant. It is concluded that, when eggs of different females are mixed at eyed stage, maternal effects persist at least until 198 dpf. The proposed procedure efficiently limits maternal effects, substantially increasing the heritability for growth, and therefore the expected selection response.

© 2012 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Classic selection schemes in aquaculture require each family to be reared separately for several months. A minimum size must be attained to enable physical tagging to identify the pedigree of individuals so that families can be reared together in a common environment. DNA parentage

assignment offers new possibilities for the optimization of selection schemes (Estoup et al., 1998; Herlinger et al., 1995). This technology should limit investment in multiple tanks for the rearing of each family and should decrease labor costs associated with their maintenance. It should also avoid common environment bias associated with uncontrolled “tank” effect, since all candidates would be reared in the same tank, *i.e.*, in the same environment (Herlinger et al., 1999). Publications on uses of this technology in salmonids are rare and generally report low to intermediate heritabilities for traits like growth, processing yields, flesh color, filet lipid content and survival after diseases

* Corresponding author. Tel.: +33 2 23 48 53 78;

fax: +33 2 23 48 56 60.

E-mail address: haffray@rennes.inra.fr (P. Haffray).

(Dupont-Nivet et al., 2010; Fishback et al., 2002; Guy et al., 2006; Norris and Cunningham, 2004; Vieira et al., 2008; Pierce et al., 2008).

When designing a breeding program, variation due to maternal effects can interfere with the phenotype under selection and introduce bias (Falconer and Mackay, 1996). In fishes, maternal effects cover numerous biological aspects (see reviews by Berg et al., 2001; Bobe and Labbé, 2010; Green, 2008) such as: (1) difference in egg quality between dams (female-mediated provisioning of yolk reserve or nutrients and other compounds such as hormones too costly to measure for breeding purpose on a high number of candidates); (2) incomplete egg maturity; (3) egg over-maturation; (4) difference in egg size, which can relate to maternal size (and age) and offspring size; and (5) difference in hatching time, which can artificially create early differences in growth. In fish with small eggs, limited lipid reserve and very short embryonic stage, maternal effect are very limited and nonsignificant (Dupont-Nivet et al., 2008; Ninh et al., 2011). The general picture in salmonids, which have a large egg size (4–7 mm) and cannot be tagged individually at hatching, is that maternal effects are observed up to 40–60 g body weight when families are mixed after several months of separate rearing (Aulstad et al., 1972; Chevassus, 1976; Gall, 1974; Martínez et al., 1999; McKay et al., 1986a; Refstie, 1980; Silverstein et al., 1994;). At the fry stage, it was estimated that egg size accounts for more than 70% of the variance in growth (Vandeputte et al., 2002). Maternal effects decrease in the early months after hatching (Chevassus, 1976) but can persist up to two years in rainbow trout (Crandell and Gall, 1993; McKay et al., 1986b) and 18 months in Arctic char (Nilsson, 1994). All these estimates were obtained with families that were reared separately. However, this rearing system does not allow the maternal effects to be separated from the initial tank effects.

The maternal effects shown previously may bias the estimation of genetic parameters in cases when all candidates are mixed at an early biological stage (*i.e.*, eyed stage in salmonids). Blanc (2002), using golden mutant of rainbow trout, estimated that within-group effects of difference in egg size were greater than between-group variation and persisted over at least 3-month-old, a 1% difference in eyed egg weight resulted in a 0.5% difference in fry weight. In first experiments with trout families mixed at hatching, maternal effect was not considered (Fishback et al., 2002) or was impossible to estimate as dams with similar egg sizes were used (Dupont-Nivet et al., 2010). In a preliminary experiment with 2 dams with similar or different egg sizes, the heritability estimation for growth was lower when the difference of egg sizes was high (Chevassus et al., 2002). The management of these differences in egg weight has been proposed as a possible way of minimizing maternal effects to improve the efficiency of individual selection for growth in salmonids (Chevassus et al., 2004). However, although the overall efficiency of the selection proposed has been demonstrated, the true usefulness of managing differences in egg weight still needs to be investigated.

The present study was designed to evaluate additive and maternal effects on growth in rainbow trout families reared together from eyed stage before hatching. In parallel,

as it was predicted that initial differences in egg weight could result in lower heritability estimates (Chevassus et al., 2002), an alternative procedure, aiming at minimizing maternal effects, was investigated with the same families. As proposed in Chevassus et al. (2004), this second procedure managed the difference in egg weight through the formation of groups of families from dams with similar egg weight. Expected results included the quantification of maternal effect for growth at the juvenile stage in rainbow trout to increase selection efficiency.

2. Material and methods

2.1. Fish management

The experiment was conducted in the Aqualande breeding centre at Pissos, located on the Leyre river in the Landes (southwest France, 44°18'27.61"N, 0°46'43.00"O). The water temperature at this site varies from 3 °C in winter to 20 °C in summer. Fish were raised in fiberglass tanks until they reached 0.5 g and then in concrete raceways until the end of the experiment. Dissolved oxygen was maintained above 80% of saturation with liquid oxygen.

2.2. Composition of the experimental groups

The fish used were derived from a commercial line from the Aqualande breeding company (France). This line was already selected for growth over 3 generations using improved PROSPER principles (Chevassus et al., 2004) and integrating selection on external morphology and pedigree tracing using DNA parentage assignment since three generations (Haffray et al., 2004). The inbreeding (*F*) level of the population estimated with the “pedigree” package of the R software was 0.45%.

To produce all families the same day, and thus avoiding maternal bias associated with fertilization date, ovulations were induced using one intra-peritoneal injection of Gonazon (GnRH analogue; Intervet: 32 µg/kg body weight) according to the manufacturer recommendation and Haffray et al., (2008). Female body weight (FBW, ± 50 g) at egg collection and total egg collected per female (± 0.1 g) were weighed for subsequent examination of maternal traits. All parents were fin clipped for later genotyping.

Six hundred all-female families were produced by mating 60 females (2 years old) and 100 neo-males (masculinized females) in 10 full factorial designs (Fig. 1) in each of which 6 dams were crossed with 10 sires according to Dupont-Nivet et al. (2006). For each dam, 10 equal aliquots of eggs were fertilized by the sperm of 10 different sires. The 10 maternal half-sib families were pooled after fertilization and incubated together. Egg number and survival rate at eyed stage were estimated by dam using a SUSTAF 10⁶ automatic grader (IMV-Technologies, France). Mean egg weight was measured on 500 eyed eggs per dam.

At eyed stage, two groups were created with different expected intensity of maternal effect:

- the NORM group (“normal” group with expected highest maternal effect): 150 randomly sampled eggs from each of the 60 dams were pooled;

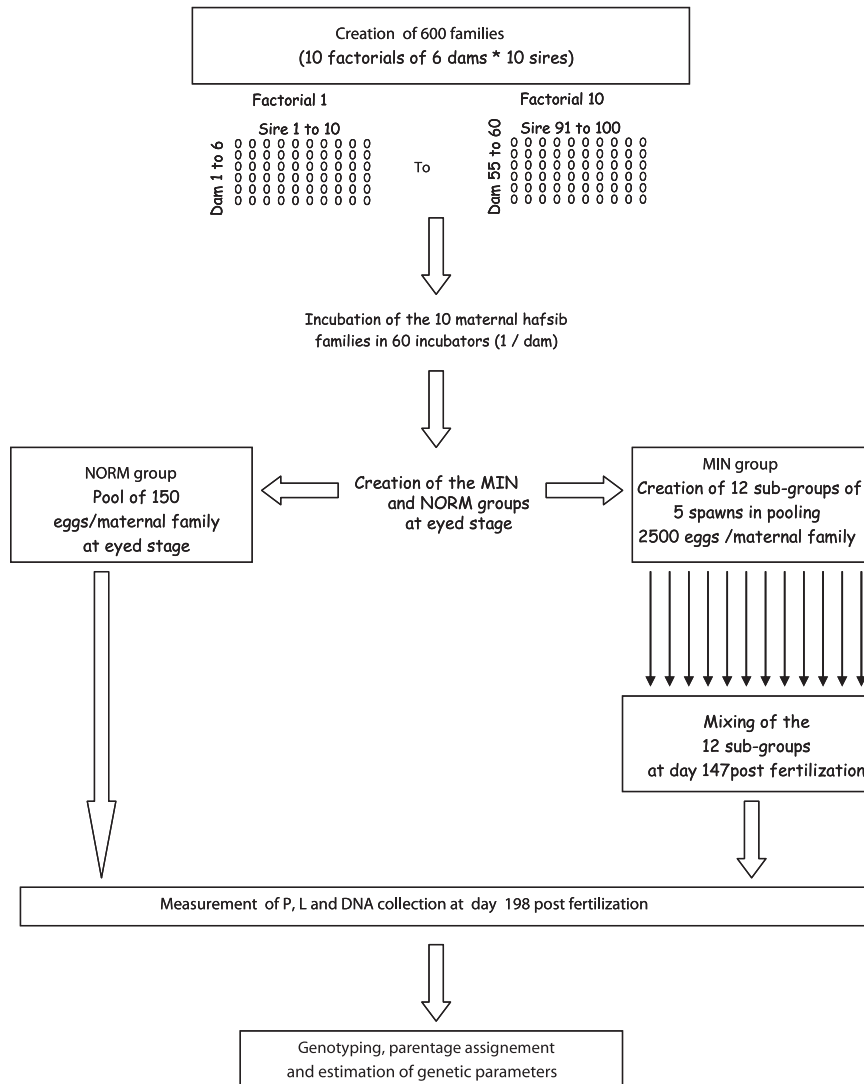


Fig. 1. Schematic representation of the experiment from the creation of the families to the estimation of genetic parameters at 198 day post fertilization, including the creation of the NORM and the MIN groups (see adding information in Section 2.2).

- the MIN group (“minimum” group, with expected lowest maternal effect): 12 sub-groups of 5 spawns were created by pooling 2500 eggs per spawn with equivalent mean egg weight per spawn.

Fish were fed 6 times a day using extruded commercial feeds with 19 MJ digestible energy (Le Gouessant, Lamballe, France): Neo Supra Al (58% proteins, 13% lipids) from 1st feeding to 6 gr, Neo Start 2 (52% proteins, 17% lipids) de 6 gr à 15 gr, Neo Start 3 (47% proteins, 18% lipids) de 15 gr à 40 gr and Neo Extra (43% proteins, 23% lipids) from 40 g to the end of the experiment. Fish from the NORM group and sub-groups from the MIN group with smaller mean egg weight were fed at apparent satiation. Sub-groups with higher mean egg weight were slightly underfed (maximum 90% of apparent satiation of the other groups) to minimize their growth. At 147 dpf, when the 12 sub-groups of the

MIN group reached similar fork length (9.7 cm; $n=100$ fish measured in each sub-group; ANOVA; $P < 0.05$), 250 juveniles from each sub-group were randomly sampled and pooled.

2.3. Growth data recording, DNA sampling and genotyping

At 198 dpf, 1000 fish (NORM group) and 2020 fish (MIN group) were sampled at random, individually weighed (BW) and measured for body length (BL). The number of fish was different between these groups because the MIN group was also used for other experiments.

Fin samples were stored in 95% ethanol for later DNA extraction. Fish were assigned to their parents by Labogena (Jouy en Josas, France) using 12 microsatellites organized in 2 panels. Only fish unambiguously assigned to both their parents by exclusion method and with a

maximum of one allowed mismatches were included in the statistical analysis.

2.4. Data analysis

Fulton condition coefficient K (BW/BL^3) and relative fecundity (egg number/ BW) were calculated. The mean and standard deviation of each trait were calculated using SAS version 9.1.

Heritability was estimated using VCE 6 software (Kovac and Groeneveld, 2003) with an univariate animal model for each trait:

$$Y = X\beta + Z\alpha + Wm + \varepsilon$$

where Y is the vector of observations, β the vector of fixed effects (sub-groups effect for MIN group), α the vector of random additive genetic effects, m the vector of maternal effect relates to effects linked to the dam other than the additive genetic effect of the dam (i.e., permanent environment effects and additive effects in maternal aptitudes), and ε the random vector of residual effects. X , Z and W are known incidence matrices.

Genetic correlations between the same trait in the NORM and MIN groups were estimated with a bivariate animal model considering trait in each group as two different traits. The environmental co-variance was set to zero.

The significance of the maternal effect was evaluated by comparing the log-likelihoods ($-2LL$) of models with or without maternal effect. A difference between models was considered as significant when it was higher than the threshold value of the Chi-square test with one degree of freedom and $P=0.05$ ($\chi^2=3.84$).

Finally, the origin of the maternal effect was examined by linear regression between family means of body weight and maternal traits (mean egg weight, dam weight, egg number, relative fecundity and survival rate at eyed stage) and by testing addition of covariates incorporated into the univariate animal model in the NORM group.

3. Results

3.1. Reproductive and growing performances

Spawning induction success after 10 days after injection was 95.6%. Mean body weight ($BW \pm SD$) at spawning was 5417 ± 549 g. Mean egg weight was 76.7 ± 7.0 mg and mean survival at eyed stage $81.3 \pm 10.9\%$.

The mean body weight at 198 dpf was 69.1 ± 17.6 g in the NORM group ($n=1000$) and 73.1 ± 17.6 g in the MIN group ($n=1925$). BL was 17.6 ± 1.4 and 17.8 ± 1.4 cm for NORM and MIN, respectively, and K was 1.24 ± 0.08 and 1.25 ± 0.10 .

3.2. Parentage assignment and parental and family representations

In the NORM group, 100% of the individuals ($n=1000$) were assigned to unique pairs, with 79.3% of the expected 600 full-sib families ($n=476$) represented in the genotyped progeny. The number of progeny per family represented ranged from 1 to 6. From the 100 sires used, 99 were

represented in the progeny. The mean number of progeny per sire was 10.1 ± 4.0 . The progeny number per sire ranged from 3 to 26. Although two of the sires had 21 and 26 progeny, these 2 sires represented only 4.7% of the progeny. All 60 dams were represented in the genotyped progeny. The mean number of progeny per dam was 16.6 ± 5.2 , and ranged from 6 to 28.

In the MIN group, 2020 fish were genotyped, out of which 2015 were assigned to unique parental pairs with one authorized mismatch. Three fish were assigned to more than 1 couple and 2 fish could not be assigned. The rate of assignment to unique pairs was thus 99.75%.

Forty-nine fish assigned to 25 different dams appeared to be triploids based on their genotypic signature showing 3 alleles per markers. These fish exhibited a lower mean weight than diploids (t -test; $p < 0.001$; 62.2 ± 17.4 g for the triploids vs 73.1 ± 17.6 g for the diploids). Their condition coefficient K was not different (1.24 ± 0.13 for the triploids vs 1.26 ± 0.10 for the diploids, $P > 0.5$). The genetic analyses were only performed on the 1964 diploid fish assigned to unique pairs. Of the expected 600 full-sib families, 93.1% ($n=559$) were represented in the progeny genotyped. The number of progeny per family ranged from 1 to 13. All 100 sires were represented in the progeny genotyped. The mean number of progeny per sire ($\pm SD$) was 21.1 ± 7.1 , and ranged from 8 to 45. The 60 dams were all represented, with a mean number of 33.6 ± 9.6 progeny per dam, ranging from 12 to 61.

The representation of the half-sib families was not statistically different between the NORM and the MIN groups, either for sire half-sib families ($\chi^2=118.3$; 99 d.f.; $p > 0.08$) or dam half-sib families ($\chi^2=74.4$; 59 d.f.; $p > 0.08$).

3.3. Heritabilities and non-additive maternal effects

Heritabilities and variance components of BW, BL and K in the NORM and the MIN groups, with or without maternal effect in the model, are given in Table 1.

Residual variances increased and additive genetic variances decreased when m^2 is included in the models, excepted when maternal variance was close to null. The difference between heritability estimated with models including or not maternal effect was approximately twice the maternal effect variance. For the NORM group, a significant maternal was observed for BW and BL but not for K . The estimated heritability of BW decreased from 0.34 ± 0.07 to 0.16 ± 0.07 when the maternal effect was included in the model. The same trend was also observed for BL. Heritability of K , for which maternal effect was not significant, was high with or without the inclusion of maternal effect in the model (0.50 ± 0.10 and 0.53 ± 0.08 , respectively).

In the MIN group, no significant maternal effect was observed on BW, BL or K (see Table 1), with or without the inclusion of sub-group effect in the model. However, a significant sub-group fixed effect (associated with the different sub-groups prior to mixing at 147 dpf) was observed at 198 dpf on BL, BW and K ($p < 0.05$). When the sub-group effect was added, the maternal effect estimate for BW, BL and K dropped to 0.00 ± 0.00 . Heritability for BW, BL and K estimated without maternal effect but with sub-group effect

Table 1

Variance components, heritability ($h^2 \pm$ standard error) and maternal effect ($m^2 \pm$ standard error) of body weight (BW), body length (BL) and condition factor (K) in rainbow trout estimated in the NORM and the MIN groups with maternal effect included or not in the model. NORM=maximum expected maternal effect, MIN=minimal expected maternal effect, MIN2=minimum expected maternal effect with sub-group effect included in the model as fixed effect.

Trait	Group	Model	Animal variance	Maternal variance	Residual variance	Heritability	m^2	LL	Significance
BW	NORM	Without m^2	105.92	–	206.914	0.34 ± 0.07	–	1846.8	*
		With m^2	50.189	26.388	234.903	0.16 ± 0.07	0.08 ± 0.03	1839.3	
	MIN	Without m^2	133.574	–	185.861	0.42 ± 0.06	–	3332.9	NS
		With m^2	111.809	10.029	196.915	0.35 ± 0.07	0.03 ± 0.03	3331.6	
	MIN2	Without m^2	110.225	–	195.352	0.36 ± 0.06	–	3342.5	NS
		With m^2	110.22501	0.003	208.768	0.36 ± 0.06	0.00 ± 0.00	3342.5	
BL	NORM	Without m^2	0.5855	–	1.383	0.31 ± 0.07	–	1848.1	*
		With m^2	0.2827	0.1443	1.5345	0.15 ± 0.07	0.08 ± 0.03	1841.2	
	MIN	Without m^2	0.754	–	1.304	0.37 ± 0.06	–	3366.6	NS
		With m^2	0.6441	0.0507	1.3594	0.31 ± 0.07	0.02 ± 0.05	3365.6	
	MIN2	Without m^2	0.61	–	1.32	0.31 ± 0.05	–	3378.6	NS
		With m^2	0.61	< 0.0001	1.32	0.31 ± 0.05	0.00 ± 0.00	3378.6	
K	NORM	Without m^2	0.0055	–	0.0047	0.53 ± 0.08	–	1784.6	NS
		With m^2	0.0051	0.0002	0.0051	0.50 ± 0.10	0.02 ± 0.04	1784.4	
	MIN	Without m^2	0.0022	–	0.0051	0.30 ± 0.05	–	3407.3	NS
		With m^2	0.0019	< 0.0001	0.0052	0.27 ± 0.06	0.02 ± 0.02	3407.3	
	MIN2	Without m^2	0.003	–	0.007	0.30 ± 0.05	–	3334.7	NS
		With m^2	0.0029	0.0001	0.0071	0.29 ± 0.07	0.00 ± 0.00	3434.5	

*significance at ($P < 0.05$); NS: covariate nonsignificant ($P > 0.05$).

Table 2

Heritability ($h^2 \pm$ standard error) and maternal effects ($m^2 \pm$ standard error) in the NORM group for body weight (BW), body length (BL) and coefficient of condition (K) with or without different reproductive traits included in the model as a covariate.

Trait	covariate	h^2 without covariate	h^2 with covariate	m^2 without covariate	m^2 with covariate	Significance of the covariate ¹
BW	Egg weight	0.16 ± 0.07	0.17 ± 0.07	0.08 ± 0.03	0.08 ± 0.03	NS
	Dam weight		0.16 ± 0.07		0.09 ± 0.04	NS
	Egg number		0.16 ± 0.07		0.08 ± 0.03	NS
	Relative fecundity		0.16 ± 0.07		0.08 ± 0.04	NS
	Survival at eyed stage		0.16 ± 0.07		0.09 ± 0.04	NS
BL	Egg weight	0.15 ± 0.07	0.15 ± 0.07	0.08 ± 0.03	0.06 ± 0.03	NS
	Dam weight		0.14 ± 0.07		0.08 ± 0.03	NS
	Egg number		0.15 ± 0.07		0.07 ± 0.03	NS
	Relative fecundity		0.15 ± 0.07		0.07 ± 0.03	NS
	Survival rate at eyed stage		0.14 ± 0.07		0.08 ± 0.03	NS
K	Egg weight	0.50 ± 0.10	0.49 ± 0.11	0.02 ± 0.04	0.02 ± 0.04	NS
	Dam weight		0.49 ± 0.11		0.02 ± 0.04	NS
	Egg number		0.50 ± 0.11		0.02 ± 0.04	NS
	Relative fecundity		0.50 ± 0.11		0.02 ± 0.04	NS
	Survival rate at eyed stage		0.49 ± 0.11		0.02 ± 0.04	NS

1-*Covariable nonsignificant ($P < 0.05$); NS: covariate nonsignificant ($P > 0.05$).

in the model (Table 1) were moderately high (0.36 ± 0.06 , 0.32 ± 0.05 and 0.30 ± 0.05 , respectively).

Only linear regression between family means of BW and egg weight was significant ($P=0.045$; $r^2=0.068$). The significance of covariates potentially describing the maternal origins of maternal effects in the NORM group are given in Table 2. None of these covariates was significant and, in all cases, the magnitude of heritability and maternal effect was unchanged.

3.4. Estimation of genetic correlations within or between NORM and MIN groups

Genetic correlations between traits within the NORM and MIN groups are given in Table 3. They were the highest

Table 3

Genetic correlations (\pm standard error) between the traits body weight (BW), body length (BL) and the condition factor (K) within the two groups NORM and MIN at 198 day post-fertilization (dpf).

	Within NORM group	Within MIN group
BW-BL	0.90 ± 0.07	0.97 ± 0.01
BW-K	0.58 ± 0.14	0.51 ± 0.09
BL-K	0.18 ± 0.10	0.28 ± 0.11

between BW and BL (0.90–0.97), intermediate between BW and K (0.51–0.58) and the lowest between BL and K (0.18–0.28). Genetic correlations in the MIN group were the highest between BW and BL and the lowest for the correlations between BW or BL and K.

Table 4

Genetic correlations (\pm standard error) between the same traits measured in groups NORM and MIN, for the traits body weight (BW), body length (BL) and the condition factor (*K*) at 198 day post fertilization (dpf) without or with maternal effect included in the model for both traits or with maternal effect included in the model only for the traits for which it was significant (BW and BL in the NORM group).

	Without maternal effect	With maternal effect	Combined model
BW 'NORM'–BW 'MIN'	0.89 \pm 0.07	0.92 \pm 0.07	0.95 \pm 0.07
BL 'NORM'–BL 'MIN'	0.91 \pm 0.07	0.92 \pm 0.11	0.96 \pm 0.07
<i>K</i> 'NORM'– <i>K</i> 'MIN'	0.92 \pm 0.07	0.92 \pm 0.11	0.92 \pm 0.07

Genetic correlations between the MIN and NORM groups according to three different models are given in Table 4: (1) without or (2) with maternal effect in the model or (3) with maternal effect include in the model (combined model) only when maternal effect was significant (BW and BL in the NORM group). Genetic correlations were high in all cases but were the highest in the combined model: 0.95 \pm 0.07 for BW, 0.96 \pm 0.07 for BL and 0.92 \pm 0.07 for *K*.

4. Discussion

4.1. DNA parentage assignment and spontaneous triploids

Parentage assignment based on DNA fingerprinting proved to be reliable in this species, as more than 99.8% of the candidates from the 600 putative families were assigned unambiguously to their 160 potential parents (100 sires and 60 dams). This rate of assignment confirms promising predictions for rainbow trout made by simulations (Estoup et al., 1998), and was higher than those obtained in other experiments with a much more limited number of parents or families: 91% (10 sires and 10 dams; Herbinger et al., 1995), 91–95% (2 sires and 48 dams; Fishback et al., 2002), 91% (20 full-sibs families; 10 sires; Palti et al., 2006), and 89% (92 full-sib families, 46 sires; Pierce et al., 2008).

Spontaneous triploids were identified based on their DNA signature. Several hypotheses have already been proposed to explain such biological phenomena based on the retention of the second polar body due to incompletely ovulated or over matured spawns and already reported in some salmonids, loaches or Cyprinids (see Piferrer et al., 2009 for review) or in the turbot (Haffray et al., 2009). This phenomenon was also found to be associated with too precocious insemination after GnRH therapy to induce ovulation in trout (Sambroni et al., 2008). However, the high number of dams producing spontaneous triploids suggests that this phenomenon is not female specific and broader than suspected until now. The lower body weight of the triploids confirms their lower performance already reported when reared together with diploids (see Piferrer et al., 2008 for review). Estimation of heritability when the limited number of triploids was kept in the dataset did not change heritability (data not shown). This could confirm the limited genetic interaction reported between ploidy levels in rainbow trout or brown trout (Bonnet et al., 1999) but the limited number of triploids in the data set cannot allow estimating this interaction properly. From a breeder's perspective, their lower

performances limit their presence among the candidates selected individually on body weight.

4.2. Maternal effect

The protocol and the analysis method used ensures the production of reliable estimates of genetic parameters and maternal effect, as it was based on a partial factorial design and a large number of families and parents (Blanc, 2003; Dupont-Nivet et al., 2002; Lynch and Walsh, 1997; Mrode, 2005). However, our design does not allow concluding about the existence of genetic maternal effects as maternal effect integrates both maternal genetic effects and nongenetic maternal effects.

Biases in the estimation of the genetic parameters could have been induced by the different numbers of progeny genotyped between procedures. However, the number of progeny used was at least equal to the minimum proposed by Blanc (2003) in such a mating design.

When the eggs were mixed together at the eyed stage, as in the NORM group, a significant maternal effect was observed for BW and BL at 60 g mean weight (198 dpf). This observation confirmed previous results obtained with families reared in separate tanks from early stages (Aulstad et al., 1972; Chevassus, 1976; Gall, 1974; Martínez et al., 1999; McKay et al., 1986a; Refstie, 1980; Silverstein et al., 1994) or with families mixed at eyed stage in salmonids (Blanc, 2002; Chevassus et al., 2002; Fishback et al., 2002; Herbinger et al., 1995).

In the MIN group, where the difference between female egg weights was limited by sub-grouping and early growth management, the maternal effect was not significant. Moreover, the inclusion of a sub-group effect in the statistical model made the maternal effect drop to zero. This showed that the method used for minimizing the maternal effect was efficient. As groups were not replicated, the possibility that this result was obtained by chance cannot be excluded. However, the large number of parents and families used in this experiment and the small standard errors of the heritability obtained indicate that the maternal effect was precisely estimated in both experimental treatments.

Our results showed the efficiency of the method for minimizing maternal effect, although it is still difficult to fully explain how this method worked. Indeed, since we made sub-groups with similar egg weights in the MIN group, we expected that egg weight would explain a large proportion of the maternal effect. However, when covariates were included in the model, m^2 was not modified and none of the covariate was significant, even egg weight the trait that the MIN group was sorted on (see Table 2). Combination of these effects could also be the source of the significant effect. The GnRH stimulation of the ovulation may also have interacted with the expression of the reproductive traits. As the natural ovulation period without hormonal stimulation takes 4–5 weeks, the oocytes from the different dams before hormonal induction were supposed to be at different stages of maturation (Haffray et al., 2008). Therefore, difference in egg quality according difference of physiological stage in final maturation process (see discussion part about triploid occurrence) is highly probable but the protocol was not adapted to test

this hypothesis. The management of the sub-groups before they were mixed together, and their potential compensatory growth, probably also played a key role, although the nature of such influences is still unknown. Sub-groups were managed in using slightly different feeding ratios on a long duration from first feeding to 147 dpf. Other principles using temperature or different densities could also be efficient but were not investigated in this study.

4.3. Heritabilities and genetic correlations

The heritabilities of BW and BL in the MIN group were moderate and in the same range as those estimated in other experiments done at a similar age in trout (Crandell and Gall, 1993).

The difference between heritability in the NORM group with models including or not maternal effect can be explained the following way. As only phenotypes of the offspring generation are used, the animal model used in this study fits in a way similar to a sire-dam model. In such a model, variance between dams, VD, is the sum of $1/4 VA$ (additive genetic variance), VM (maternal variance), plus a fraction of VE (environmental variance), which means that estimates of VA obtained by the dams are $4VD$. Thus, the bias brought by the possible presence of VM is equal to $4VM$. Using the mean of the sire (for which there is no such bias by maternal effect) and dam-estimated components of additive variances, the bias should be nearly equal to $2 VM$, which is close to the difference seen here and also observed by Pante et al. (2002) or Dupont-Nivet et al. (2010).

Heritability of BW and BL were at least twice as high in the MIN group as in the NORM group. Moreover a very high genetic correlation between the two groups has been evidenced. Thus, in case of family selection, selection would result in the choice of same families in both groups and same subsequent genetic progress. In case of individual selection, the picture would be rather different. Indeed, genetic gain is $Dg = ih^2\sigma p$, where i is the intensity of selection and σp is the phenotypic standard deviation. Thus, mass selection in the MIN group will lead to higher genetic gain because heritability is higher. This will occur even if there is high genetic correlation between both groups because selection precision is highest in MIN group, i.e., the identification of best individuals will be more accurate.

The heritability of the condition factor K was much higher in the NORM group than in the MIN group. The heritability estimated in the NORM group was in the range with the heritabilities reported in the literature (see Gjedrem et al., 2005 for a review). The lower value estimated in the MIN group was rarely reported. Several explanations can be advanced. First the condition factor is a ratio between two traits. As pointed by Simms et al. (1987) the trait with the highest coefficient of variation (here body weight) tends to dominate the ratio and its variation can lead to biased estimates, bias enhanced when traits are highly correlated and exhibit high difference in variation coefficient. Secondly, the early phase of management of the sub-groups could also have induced growth differential between body compartments (muscle, visceral mass and bones) and modified the fish morphology with more slender morphology in the more

restricted fed sub-groups. This hypothesis can be rejected as when the sub-group effect was included in the model, no change in heritability was observed for K . Whatever the cause, the difference in heritability underlined the need to investigate genetic and environmental factors of body morphology.

4.4. Procedure for minimizing maternal effects

As performances were only known from only one generation, the genetic maternal effect cannot be estimated. However, the maternal effects were accurately estimated as partly factorial design with each dam mated to several sires were used. The introduction of m^2 in the model for the NORM group is needed when eggs from the different families are pooled together at hatching. The effect was close or as good as the managerial intervention entailed in MIN group. However, such correction can only be used in family selection but not in individual selection where pedigrees and thus family breeding values are unknown.

The two combined management practices introduced in the MIN group (sub-grouping and early growth management) cannot be separated in this experiment. Chevassus et al. (2002) observed differences in heritability for growth when sub-families were issued from eggs of the same or different size. This work was not able to demonstrate that the sub-grouping of dams with similar egg weight *per se* was responsible for the difference of heritability observed due to the small number of dams used ($n=2$) and the limited number of progeny measured. Both the results of this previous study and the present one underline the potential of such practices to limit maternal effects for experimental or commercial selection purposes in salmonids.

It is commonly accepted that maternal effects decrease with age and become nonsignificant at commercial size (; Crandell and Gall, 1993; McKay et al., 1986b), but in some experiments such effects are still observed at this point (Aulstad et al., 1972; Gall, 1974; Martínez et al., 1999; Refstie, 1980). In our experiment, fish were only reared until 60 g and the persistence of maternal effects at a larger size is questionable. A preliminary experiment reported that such effects persisted until more than 400 g or 17 months old of age (Chevassus et al., 2002). Moreover, these results at 60 g are also important for individual selection programs since several steps of successive culling are frequently carried out over the growth period to limit the total biomass of reared fish and first culling occurs before 60 g.

5. Conclusions

This study is the first to estimate genetic parameters for growth in salmonid juveniles using a factorial design in which a high number of families are mixed from eyed stage and families are managed to limit potential bias due to maternal effects. It is concluded that maternal effects exist for early growth, at least up to 60 g. An adequate management of the sub-groups differing for dam egg weight between spawns could decrease this maternal bias to zero and substantially increase the heritability for growth and, thus, the efficiency and the accuracy of

mass selection. Further experiments are needed to confirm this result and to investigate the persistence of maternal effect in older fish and other Salmonids when eggs are pooled at early stages.

Conflict of Interest

None.

Acknowledgments

We thank Jean Yves Gayral, Jérôme Doerflinger, Thierry Espirat and Jean Philippe Angama (Aqualande) for the fish production, Maryse Boulay and Marine Jégaden (SYSAAF) for their assistance with the data collection and preparation, Marine Levadoux (CIPA), Emmanuel Mazeiraud (Aqualande) for their participation in the administrative management of the project and fruitful discussions and Helen Boudry for her support in the English improvement. The study was supported by the French Ministry of Agriculture (Action Innovante n° 2005 PA01) and the European Union through a collective project (IFOP n° 2005/159) managed by the French interprofessional committee for aquaculture products – *Comité Interprofessionnel des Produits de l'Aquaculture* (CIPA).

References

- Aulstad, D., Gjedrem, T., Skjervold, H., 1972. Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Board Can. 29, 237–241.
- Berg, O.K., Hendry, A.P., Svendsen, B., Bech, C., Arnekleiv, J.V., Lohrmann, A., 2001. Maternal provisioning of offspring and the use of those resources during ontogeny: variation within and between Atlantic Salmon families. *Funct. Ecol.* 15, 13–23.
- Blanc, J.M., 2002. Effect of egg size difference on juvenile weight between and within lots in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. J. World Aquacult. Soc. 33 (3), 278–286.
- Blanc, J.M., 2003. Comparison of experimental designs for estimating quantitative genetic parameters in fish. *Aquacult. Res.* 34, 1099–1105.
- Bobe, J., Labbé, C., 2010. Egg and sperm quality in fish. *Gen. Comp. Endocrinol.* 165 (3), 535–548.
- Bonnet, S., Haffray, P., Blanc, J.M., Vallée, F., Vauchez, C., Faure, A., Fauconneau, B., 1999. Genetic variation in growth parameters until commercial size in diploid and triploid freshwater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and seawater brown trout (*Salmo trutta*). *Aquaculture* 173, 359–375.
- Chevassus, B., 1976. Variabilité et héritabilité des performances de croissance chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson). *Ann. Génét. Sél. Anim.* 18, 273–283.
- Chevassus B., Dupont-Nivet M., Mauger S., Haffray P., Vandeputte M., 2002. Estimation of heritabilities in two groups of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with families mixed together since eyed stage. In: 7th World Congress on Genetics Applied to Livestocks Production. Montpellier, August 19–23, 2002. Book of abstracts, Communication n° 06-09, p. 147.
- Chevassus, B., Quillet, E., Krieg, F., Hollebecq, M.G., Mambrini, M., Labbe, L., Hiseux, J.P., Vandeputte, M., 2004. Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the “PROSPER” method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*). *Gen. Sel. Evol.* 36, 643–661.
- Crandell, P.A., Gall, G.A.E., 1993. The genetics of body weight and its effect on early maturity based on individually tagged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 117, 77–93.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Chevassus, B., 2002. Optimisation of factorial mating designs for inference on heritability in fish species. *Aquaculture* 204, 361–370.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Haffray, P., Chevassus, B., 2006. Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture* 252, 161–170.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., Chatain, B., 2008. Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) using a marker-based pedigree. *Aquaculture* 275, 81–87.
- Dupont-Nivet, M., Chevassus, B., Mauger, S., Haffray, P., Vandeputte, M., 2010. Side effects of sexual maturation on heritability estimates in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquacult. Res.* 41, e878–e880.
- Estoup, A., Gharbi, K., SanCristobal, M., Chevalet, C., Haffray, P., Guyomard, R., 1998. Parentage assignment using microsatellites in turbot (*Scophthalmus maximus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) hatchery populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 715–725.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Pearson/Prentice-Hall/Harlow, Essex, UK.
- Fishback, A.G., Danzmann, R.G., Ferguson, M.M., Gibson, J.P., 2002. Estimates of genetic parameters and genotype by environment interactions for growth traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as inferred using molecular pedigrees. *Aquaculture* 206, 137–150.
- Gall, G.A.E., 1974. Influence of size of egg and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. *Calif. Fish Game* 60, 26–36.
- Gjedrem, T., Thodesen, J., 2005. Selection. In: Gjedrem, T. (Ed.), *Selection and Breeding Programs in Aquaculture*, Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 89–111.
- Green, B. S., 2008. Maternal effects in fish populations. *Adv. Mar. Biol.* 54.
- Guy, D.R., Bishop, S.C., Brotherton, S., Hamilton, A., Roberts, R.J., McAndrew, B., Woolliams, J.A., 2006. Analysis of the incidence of infectious pancreatic necrosis mortality in pedigreed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations. *J. Fish Dis.* 29, 637–647.
- Haffray, P., Pincet, C., Rault, P., Coudurier, B., 2004. Domestication et amélioration génétique des cheptels piscicoles français dans le cadre du SYSAAF. *INRA Prod. Anim.* 17 (3), 243–252.
- Haffray, P., Sambroni, E., Enright, W.J., Driancourt, M.A., Mikolajczyk, T., Rault, P., Breton, B., 2008. Efficiency of Gonazon™ in rainbow trout, the first officially approved inducer of ovulation in the EU. *Cybiyum* 32 (2), 312–313.
- Haffray, P., Lebègue, E., Jeu, S., Guennoc, M., Guiguen, Y., Baroiller, J.F., Fostier, A., 2009. Genetic and temperature sex determination using sex reversed breeders in the turbot *Scophthalmus maximus*. *Aquaculture* 294, 30–36.
- Herbinger, C.M., Doyle, R.W., Pitman, E.R., Paquet, D., Mesa, K.A., Morris, D.B., Wright, J.M., Cook, D., 1995. DNA fingerprint based analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally reared rainbow trout. *Aquaculture* 137, 245–256.
- Herbinger, C.M., O'Reilly, P.T., Doyle, R.W., Wright, J.M., O'Flynn, F., 1999. Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. *Aquaculture* 173, 105–116.
- Kovac, M., Groeneveld, E., 2003. VCE-5 User's Guide and Reference Manual Version 5.1, Institute of Animal Science, Federal Agricultural Research Center, Mariensee, Germany, 68 pp.
- Lynch, M., Walsh, B., 1997. *Genetics and Quantitative Analysis of Quantitative Traits*. Sinauer Associates, 980 pp.
- Martinez, V., Neira, R., Gall, G.A.E., 1999. Estimation of genetic parameters from pedigree populations: lessons from analysis of alevin weigh in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture* 180, 223–236.
- McKay, L.R., Ihssen, P.E., Friars, G.W., 1986a. Genetic parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, prior to maturation. *Can. J. Genet. Cytol.* 28, 306–312.
- McKay, L.R., Ihssen, P.E., Friars, G.W., 1986b. Genetic parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, as a function of age and maturity. *Aquaculture* 58, 241–254.
- Mrode, R.A., 2005. In: *Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values*, 2nd ed. Cabi Publishing, p. 344.
- Nilsson, J., 1994. Genetics of growth of juvenile Arctic char. *Trans. Am. Fish. Soc.* 123, 430–434.
- Ninh, N.H., Ponzoni, R.W., Nguyen, N.H., Woolliams, J.A., Taggart, J.B., McAndrew, B.J., Pennman, D.J., 2011. A comparison of communal and separate rearing of families in selective breeding of common carp (*Cyprinus carpio*): estimation of genetic parameters. *Aquaculture* 322–323, 39–46.
- Norris, A.T., Cunningham, E.P., 2004. Estimates of phenotypic and genetic parameters for flesh colour traits in farmed Atlantic salmon based on multiple trait animal model. *Livestock Prod. Sci.* 89, 209–222.
- Palti, Y., Silverstein, J.T., Wieman, H., Phillips, J.G., Barrows, F.T., Parsons, J.E., 2006. Evaluation of family growth response to fishmeal and gluten-based diets in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 255, 548–556.

- Pante, M.J.R., Gjerde, B., McMillan, I., Misztal, I., 2002. Estimation of additive and dominance genetic variances for body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 204, 383–392.
- Pierce, L.R., Palti, Y., Silverstein, J.T., Barrows, F.T., Hallerman, E.M., Parsons, J.E., 2008. Family growth response to fishmeal and plant-based diets shows genotype 3 diet interaction in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 278, 37–42.
- Piferrer, F., Beaumont, A., Falguière, J.C., Colombo, L., Flajshans, M., Haffray, P., 2009. The use of induced polyploidy in the aquaculture of fish and shellfish for performance improvement and genetic containment. *Aquaculture* 293, 125–156.
- Refstie, T., 1980. Genetic and environmental sources of variation in body weight and length of rainbow trout fingerling. *Aquaculture* 19, 351–357.
- Sambroni, E., Kerneis, T., Labbé, L., Jalabert, B., 2008. Precocious insemination after induced ovulation increases the occurrence of triploid offspring in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Cybium* 32 (2), 261.
- Silverstein, J.T., Hershberger, W.K., 1994. Genetic parameters of size pre- and post-smoltification in coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Aquaculture*, 67–77.
- Simms, G., Smith, C., Thompson, R., 1987. The use of product traits such as lean growth rate as selection criteria in animal breeding. *Anim. Prod.* 45, 307–316.
- Vandeputte, M., Quillet, E., Chevassus, B., 2002. Early development and survival in brown trout (*Salmo trutta fario* L.): indirect effects of selection for growth rate and estimation of genetic parameters. *Aquaculture* 204, 435–445.
- Vieira, V.L.A., Norris, A., Johnston, I.A., 2008. Heritability of fibre number and size parameters and their genetic relationship to flesh quality traits in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 272, 100–109.

3.2. Article 2 : Haffray, P., Pincent, C., Chapuis, H., Mazeiraud, E., Petit, V., Rault, P., Bugeon, J., Chatain, B., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., 2012. Negative genetic correlations between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 368–369, 145-152.

3.2.1. Résumé

Cette deuxième publication estime l'héritabilité des principaux caractères de production (poids, rendements de découpe) et leurs corrélations génétiques en situation de familles mélangées avant l'éclosion chez la truite arc-en-ciel de grande taille (> 1,6 kg) élevée en eau douce. Elle aborde l'intérêt d'utiliser la résiduelle de l'écart à la régression linéaire entre le poids de la partie corporelle d'intérêt (ex poids des 2 filets) et le poids vif afin de se placer en situation d'indépendance entre ces caractères et le poids vifs. Enfin, elle met en évidence la possibilité d'améliorer le rendement au filetage sans fileter les collatéraux à partir de la mesure du stade précédente de découpe de carcasse éviscérée étêtée ne subissant pas les pertes de précision induites ensuite par le filetage manuel.

3.2.2. Principaux résultats et discussion

Cette deuxième publication estime pour la première fois, et de façon simultanée, l'héritabilité des principaux caractères de production (poids, rendements de découpe) et leurs corrélations génétiques en situation de familles mélangées avant l'éclosion chez la truite arc-en-ciel de grande taille (> 1,6 kg) élevée en eau douce.

Elle aborde aussi pour la première fois en sélection piscicole l'intérêt du remplacement des caractères de rendement de découpe par la résiduelle de l'écart à la régression linéaire entre le poids de la partie corporelle d'intérêt (ex poids des 2 filets) et le poids vif afin de se placer en situation d'indépendance entre ces caractères et le poids vifs. En effet, les rendements sont des ratios dont l'héritabilité peut être biaisée et la réponse à la sélection peut être imprédictible du fait que cette héritabilité peut résulter de relations purement mathématiques entre les parties d'un ratio comme la très forte corrélation entre les caractères considérés et/ou la différence de variances entre ces caractères (Sutherland, 1965).

Ce travail investigate aussi les corrélations génétiques entre les caractères de production et les caractères de développement osseux, caractères d'intégrité rarement abordés en intégrant non seulement la tête mais aussi ici l'axe vertébral. En effet, le tissu osseux constitue la réserve en

minéraux (Ca^{2+} , P^{2-}) utile à la croissance et au développement de l'animal. Ce tissu constitue aussi une réserve de ces éléments pour répondre à des stress environnementaux ou d'élevage impliquant en particulier la fonction d'osmorégulation utile à l'adaptation. Le principal tissu osseux, la tête, est aussi impliqué indirectement de façon vraisemblablement isométrique dans le développement en volume du système branchial impliqué lui-même dans la respiration et l'osmorégulation et donc dans l'adaptation. Le dernier objectif de ce travail est donc d'estimer l'impact potentiel d'une sélection sur les caractères de production sur l'évolution relative de la masse osseuse (dont la tête) afin de disposer de premiers éléments utiles pour orienter de choix de sélection ou des travaux de recherche complémentaires sur les bases génétiques de l'intégrité physiologique et anatomique des animaux.

Le protocole proposé utilise des animaux dérivés du même lot MIN que celui de la publication n°1 (Haffray et al., 2012c), lui-même dérivé d'une des lignées du programme de sélection commerciale de la société Les Sources de l'Avance. Pour rappel, ce lot a été créé en novembre 2004 à partir de la reproduction en factoriels de 60 mères et de 100 pères en créant 600 familles à raison de 10 factoriels de 6 mères croisées avec 10 pères. Les demi-fratries de mères ont été incubées dans un même incubateur pour ne pas augmenter artificiellement la variance intra-mère. A l'éclosion, un nombre équivalent ($n = 350$) de sujets par mère (et donc par $\frac{1}{2}$ fratrie maternelles) a été regroupé pour constituer 12 sous-groupes de 5 pontes de poids moyen d'un œuf équivalent entre pontes. Ces 12 sous-groupes ont été conduits en croissance pour atteindre le même poids moyen 147 jours après la fécondation (à 70 g). A cet âge, le lot MIN a été constitué par regroupement d'autant de juvéniles entre chacun des sous-groupes. Ce lot ensuite été élevé en condition de pisciculture jusqu'à 1,6 kg à 509 jours et la découpe de 2042 truites à l'atelier expérimental d'Ifremer à Nantes. Le pédigrée des poissons a été établi par empreintes génétique par marqueurs microsatellites. Seule une partie des résultats est utilisée dans cette publication. Les héritabilités et les corrélations génétiques ont été estimées avec le logiciel VCE6 et un modèle animal linéaire mixte mono ou bi-varié.

Les principaux résultats sont les suivants :

- L'ensemble des caractères mesurés ou calculés (rendements de découpe) présentent des héritabilités intermédiaires en considérant les rendements (0,30-0,54) et ou la résiduelle des mêmes caractères (0,31-0,56).
- Les effets maternels non génétiques ne sont pas significatifs.
- Les rendements en carcasse, en carcasse étête ou en tête (ou leur équivalent avec co-variable) présentent les héritabilités les plus élevées (0,49-0,56). Celles du rendement

en filet ou du filet paré, sans ou résiduelle, sont un peu inférieures (0,31-0,44). Enfin le rendement en masse osseuse globale est plus faiblement héritable (0,22) et très fortement corrélé au rendement en tête ($r_g = 0,95$) qui en détermine l'essentiel de sa variation.

- En considérant les caractères transformés avec la résiduelle, aucun effet de la sélection sur le poids ne serait envisagé sur les caractères de découpe ($r_g = -0,11$ à $+ 0,01$).
- La corrélation génétique très élevée entre la résiduelle de la carcasse éviscérée étêtée et celle du poids de filets ($r_g = 0,98$) amènent à considérer ces 2 caractères comme équivalents, ce qui n'avait encore jamais été rapporté. Ceci facilite le phénotypage et augmente le progrès par sélection l'héritabilité du rendement en carcasse éviscérée étêtée étant supérieure à celle du rendement en filets.
- Enfin, des corrélations génétiques contradictoires sont estimées concernant le développement relatif de la masse osseuse en fonction du modèle statistique selon que l'on considère le poids, les rendements ou les résiduelles des parties au poids vif. Néanmoins, alors qu'une sélection sur le rendement en filet (Fil%) ou la résiduelle du rendement au filetage réduirait la taille relative ou la résiduelle de la taille de la tête ($r_g = -0,50$ ou $-0,53$), une sélection sur le rendement à l'éviscération (Carc%) ou la résiduelle de la carcasse n'aurait pas d'impact sur ces développements relatifs de la tête ($r_g = 0,13$ et $0,03$). Une sélection sur le poids devrait réduire le poids relatif de la tête ($r_g = -0,52$).

Ce travail a estimé les premiers paramètres génétiques des rendements de découpe et de développement de la masse osseuse en familles mélangées chez la truite arc-en-ciel en situation de sélection commerciale. Ils confirment les résultats préliminaires obtenus dans le pre-programme MICROSAT ou CRAFT-Truite conduit avant la thèse dans un design expérimental sur une population INRA (Haffray et al., 2001). D'une façon générale, les héritabilités intermédiaires du poids vif et moyennes des rendements de découpe sont favorables à l'introduction de ces caractères dans une sélection sur collatéraux, que le caractère soit considéré comme un rendement ou comme une résiduelle du poids de parties au poids vif. Ce résultat important de la thèse sera conforté par l'estimation de la précision des valeurs génétiques dans la 4^{ème} publication (Haffray et al., 2018b).

Alors que les rendements étudiés et les résiduelles de la régression des parties par rapport au poids des individus présentent des héritabilités similaires et sont très fortement corrélées ($0,98 \pm 0,01$ pour Carc% ou HGCar% et leurs résiduelles respective), des corrélations génétiques moins élevées sont observées entre les caractères si on considère les résiduelles. Ceci est

interprété comme le fait que l'utilisation de la résiduelle permettrait de s'affranchir de la partie de la corrélation induite par des différences de poids. Il peut en être conclu que l'utilisation de la résiduelle permettrait de sélectionner plus indépendamment des caractères fortement corrélés lorsque qu'ils sont considérés sous forme de rendements. Des analyses réalisées ultérieurement sur 3 espèces par simulation stochastique confirment aussi l'intérêt de l'utilisation de la résiduelle chez la truite, le bar et la daurade (Fraslin et al., 2018).

La publication illustre aussi l'intérêt d'appliquer un protocole de mesure indirect du poids du filet. Le protocole appliqué consiste à ne fileter que le 1^{er} filet, son poids étant significativement plus lourd que celui du 2^{ème}, et à recueillir au couteau et peser les restes de chair laissés le long de l'arrête de ce filet. Ce dimorphisme latéral est vraisemblablement dû à ce que le geste de filetage ne peut être identique entre les deux filets. Le résultat est que la multiplication du poids du 1^{er} filet par deux permet de disposer d'une donnée de performance de découpe plus anatomique et donc plus précise que la somme du poids des deux filets qui est associée à ces divers biais non répétables. Dans ces conditions de phénotypage, l'héritabilité du rendement au filetage (0,31-0,35) se situe dans les valeurs les plus élevées rencontrées chez la truite (Gonzalez-Pena et al., 2016; Kause et al., 2007) contrairement aux résultats obtenus par d'autres équipes sur d'autres espèces (Gjerde et al., 2012; Navarro et al., 2009; Nguyen et al., 2010; Powell et al., 2008; Rutten et al., 2005). Ce protocole de ½ filetage génère le même ordre de grandeur d'héritabilité lorsqu'il a été ensuite appliqué chez le bar, la daurade, le barramundi ou la carpe commune (Fitrianis et al., 2015; Haffray et al., 2015; Haffray et al., 2007c; Prechal et al., 2018; Vandeputte et al., 2017). Il serait utile d'estimer précisément l'impact de ce protocole en comparant l'héritabilité obtenue avec celle en pesant les deux filets et sans collecter les restes de chair sur l'arrête. Une autre approche serait de reprendre les données de découpes des travaux antérieurs des autres équipes en ne considérant que le premier filet, une telle approche n'intégrant cependant pas la collecte de la chair restante sur l'axe vertébral. En l'absence de cette information, le résultat acquis permet donc de recommander l'application de ce protocole en sélection.

Du fait de la corrélation génétique très élevée entre le rendement en carcasse éviscérée et étêtée (HGCarc%) et le rendement au filetage, et de l'héritabilité plus élevée de HGCarc%, un gain supérieur est attendu par une sélection sur HGCarc% pour améliorer indirectement le rendement au filetage. L'héritabilité plus élevée de HGCarc% peut être attribuée à l'absence de biais de filetage entre chaque poisson du fait de plusieurs facteurs à effets potentiellement cumulatifs tels que le hasard, la fatigue du fileteur ou des différences de morphologies entre individus. Ce résultat original d'un gain supérieur par une sélection sur un critère indirect par rapport au

caractère cible concoure à préconiser de remplacer le caractère de rendement au filetage par celui du rendement en carcasse éviscérée et étêtée plus simple à mesurer et plus précis. L'ordre de grandeur de l'héritabilité de HGCarc% et sa corrélation génétique avec le rendement au filetage ont été depuis confirmées chez le bar, la daurade, le barramundi et la carpe commune (Fitrianis et al., 2015; Haffray et al., 2015; Haffray et al., 2007c; Prchal et al., 2018; Vandeputte et al., 2017) permettant de généraliser ce résultat et cette préconisation à d'autres espèces.

Un autre résultat original de ce travail est d'estimer pour la 1^{ère} fois chez la truite au moment de l'acquisition des résultats une corrélation génétique négative entre le rendement au filetage et la taille relative de la tête, et ce en considérant le rendement ou les résiduelles des parties. Une augmentation du rendement au filetage devrait donc à terme se traduire par une réduction de la taille relative de tête, comme maintenant aussi établi chez d'autres espèces telle que le bar (Saillant et al., 2009; Vandeputte et al., 2017). Cependant, il semble qu'en fonction des espèces, une sélection pour augmenter le rendement au filetage impactera plus ou moins différemment la diminution relative de la taille de la tête. C'est ainsi que chez le bar, l'augmentation du rendement au filetage devrait se traduire par une baisse relative plus faible de la tête par rapport à la truite et par une amélioration du rendement à l'éviscération (Vandeputte et al., 2017). L'impact futur de ce changement de morphologie sur les capacités respiratoires et/ou osmorégulatrices des animaux sélectionnés pourrait être approché en comparant les capacités d'osmorégulation, de stress thermique ou respiratoire de morphotypes ou génotypes de morphologies extrêmes en rendements. Ce résultat est à prendre encore avec précautions car ce n'est qu'une corrélation génétique ponctuelle dont la valeur peut varier en fonction de la population, de son niveau de sélection et des générations. C'est ainsi que la réponse réalisée à une génération de sélection chez la truite sur le rendement ou la résiduelle de poids de filet, estimée indirectement par le poids de la carcasse éviscérée étêtée, n'est pas associée à une baisse de la taille de la tête dans un de nos travaux récent chez la truite (Vandeputte et al., 2018). Une étude de réponse à la sélection après plusieurs générations de sélection serait nécessaire pour infirmer l'hypothèse d'une baisse relative de la tête avec l'augmentation du rendement en filet.



Negative genetic correlations between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)

Pierrick Haffray ^{a,*}, Jérôme Bugeon ^b, Cédric Pincent ^a, Hervé Chapuis ^c, Emmanuel Mazeiraud ^d, Marie-Noelle Rossignol ^e, Béatrice Chatain ^f, Marc Vandeputte ^{f,g}, Mathilde Dupont-Nivet ^g

^a SYSAAF, Station SCRIBE, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes, France

^b INRA, UR1037, SCRIBE, IFR 140 GFAS, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes, France

^c SYSAAF, SRA/INRA, F-37380 Nouzilly, France

^d Aqualande, Route de St Gor, F-40120 Roquefort, France

^e LABOGENA, Domaine de Vilvert, F-78350 Jouy-en-Josas, France

^f Ifremer, UMR110 INTREPID, Chemin de Maguelone, F-34250 Palavas-les-Flots, France

^g INRA, UMR1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78350 Jouy-en-Josas, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 13 July 2011

Received in revised form 31 August 2012

Accepted 24 September 2012

Available online 2 October 2012

Keywords:

Resource allocation

Fillet yield

Head

Salmonids

Aquaculture

Selective breeding

ABSTRACT

Genetic parameters of production traits (growth, carcass yield, fillet yield) and bony tissues (head and vertebral axis) were estimated for large all-female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* reared in freshwater. Genetic parameters were estimated using REML at 16 months of age (1636 g) on 1962 DNA-assigned progenies from a partial factorial mating design with 60 dams and 100 sex-reversed sires.

Most traits presented medium to high heritability (0.37 to 0.54). A high genetic correlation ($r_A = 0.97$) was found between fillet yield and headless gutted carcass yield (or HGCarc%). Due to its higher heritability and high genetic correlation with fillet yield, selection on HGCarc% should result in a 50% increase in selection efficiency on fillet yield by reducing operator-linked variability at filleting. However, strong negative genetic correlations were estimated between body weight or fillet yield and bony tissue development as head yield or the head and vertebral column yield (-0.48 to -0.57). Ten generations of selection on body weight (or fillet yield) are, therefore, predicted to decrease the relative head development by 25 to 30% for slaughtering at constant age. As it is impossible to disentangle this result from a correlation that is only mathematically determined, this result needs further investigations. If yields are corrected according to their allometric relationship with body weight, only selection for fillet yield will decrease the proportion of bony tissues for a slaughtering at a constant body weight. Whatever the final objective of selection (to increase body weight or to shorten the production cycle at constant body weight), it is concluded that at least selection on fillet yield will affect the relative head and the vertebral axis development and that selection on growth may affect bony tissue development. These results are discussed in relation to the past results from livestock breeding, resource energy allocation theory and a future improvement of robustness by selection.

© 2012 Published by Elsevier B.V.

1. Introduction

Improvement of growth and meat yield (production traits) were among the first selection objectives in the history of livestock production. Dramatic improvements for these traits have been achieved by artificial selection in poultry and other livestock (Havenstein et al., 2003a,b; Mignon-Grasteau et al., 2005; Rauw, 2009). Improvement of the edible meat ratio can also be considered to improve the ecological efficiency of animal production, as more edible meat is produced using the same input levels (feed, labour and energy). On the other hand, significant undesirable side effects of selection for increased growth and meat yield have also been reported for non-selected

functional traits (Rauw et al., 1998; van der Most et al., 2011). The relative increase of the volume of one body component (such as the musculature) is logically associated with a decrease in the relative size of other body components. In poultry, broilers selected for growth and high breast yield have a smaller lung volume (-20 to -30%) and an increased susceptibility to sudden death syndrome, defined as pulmonary hypertension complicated by ascites (Sanchez et al., 2000; Siegel et al., 2009). The same kind of detrimental effects are also observed in pigs, where highly productive breeds have lower blood volumes and smaller cardiovascular systems (Knap and Rauw, 2009). In farmed fish, the genetic progress for growth achieved through commercial selection remains poorly documented. Experiments report $+10$ to 30% genetic gains per generation, which are similar to or higher than the gains achieved in poultry selection per generation (see the review by Gjedrem and Thodesen, 2005;

* Corresponding author. Tel.: +33 2 23 48 53 78; fax: +33 2 23 48 50 20.

E-mail address: haffray@rennes.inra.fr (P. Haffray).

Vandeputte et al., 2009a). Unexpectedly, the heritability of fillet yield in fish is highly variable, ranging from 0.03 to 0.38 (Gjerde et al., 2012; Kause et al., 2002, 2007a,b, 2011; Kocour et al., 2007; Navarro et al., 2009; Neira et al., 2004; Nguyen et al., 2010; Powell et al., 2009; Rutten et al., 2005; Saillant et al., 2009) and exhibits very diverse genetic correlations with body weight (-0.02 to 0.98). If fish traits were to show the same response to selection as the other animal examples mentioned above, an increase in fillet yield would be expected to decrease some other body compartments in relative volume. The estimation of heritability of non-selected functional traits (such as bony tissues) and their genetic correlations with growth and processing traits (such as fillet yield) is, therefore, crucial for the design of sustainable breeding programmes for aquaculture species (Komen et al., 2002).

The goal of this experiment was to estimate the genetic basis of relative head and bone development in rainbow trout and the interaction of these traits with the growth of other body compartments represented by commercial traits such as fillet yield and carcass yield. Results of this study should be of use to fish breeders to foresee potential undesirable side effects of selection for high productivity.

2. Materials and methods

2.1. Experimental population

The fish used were derived from a commercial line from the Aqualande breeding company (France), which had already been selected for growth for 3 generations using improved PROSPER principles (Chevassus et al., 2004) integrating also selection on external morphology and pedigree tracing with DNA parentage assignment (Haffray et al., 2004). The inbreeding (F) level of the population estimated with the “pedigree” package of the R software was 0.45%.

Six hundred all-female full-sib families were produced the same day at the Aqualande breeding centre (Pissos, France). Sixty dams (2 years of age) were crossed with 100 sex-reversed females (defined as sires) in 10 full factorial crosses of 6 dams by 10 sires according to Dupont-Nivet et al. (2006). Half-sib families from the different dams were incubated together so as to limit early non-genetic maternal effects. Further details can be found in Haffray et al. (in press). Briefly, each spawn was incubated separately. At eyed stage, 12 groups of 5 spawns each were created based on mean eyed egg size of each spawn to limit within-group mean egg weight differences between spawns. The initial mean weight differences between groups were progressively decreased by using different feeding ratios for each group as described and already discussed (Haffray et al., in press). When groups achieved the same mean body length (147 days post fertilisation (dpf); 9.7 cm), 250 individuals per group were pooled (in total 3000 fish). This procedure was efficient to limit subsequent environmental tank effect and non-genetic maternal effect dropped to 0 for the traits considered (body weight, condition coefficient; Haffray et al., in press). At 198 dpf, fish were individually tagged with RFID transponders. Their DNA was collected through a fin sample preserved in 95% ethanol. At 220 dpf, fish were vaccinated against *Yersinia ruckeri* and transferred to the “Viviers de la Hountine” fish farm (Belin-Béliet, France) located 12 km downstream the Pissos hatchery.

In the two fish farms, rearing units were supplied with flow-through river water just entering in the fish farm. The water temperature varies from 3 to 20 °C and oxygen concentration was not limited (>80% saturation). Fish were reared in fibreglass tanks until they reached 0.5 g and then in concrete raceways until the end of the experiment.

Fish were fed to satiation using extruded commercial feed (Le Gouessant, Lamballe, France): Neo Extra from 40 g to 300 g (43% protein and 23% lipids) and Neo Ultra until the end of the experiment (41% proteins and 26% lipids). Density increased progressively to

reach 70 kg/m³. Survival rate was 92.6% from tagging (d198) to slaughtering (d509).

2.2. Trait recording

At the end of the experiment, 2042 fish were randomly sampled and sub-divided into two equal sub-groups, which were then slaughtered at 509 dpf or 511 dpf. This allowed limiting the duration of the post-mortem period to less than 5 days. The 2 sub-groups were treated in the same way, under the same conditions: 3 days of fasting, live transportation by truck to the Aqualande processing plant (Roquefort, France, 50 km from the fish farms) for slaughter (CO₂ anaesthesia, followed by bleeding in icy water), and then transportation by refrigerated truck to the IFREMER (Nantes, France) for processing and data collection. Fish processing and data collection were done between 511 and 515 dpf.

The body length (BL) and body weight (BW) and the following body compartment traits were measured: head weight (HeadW), headless gutted carcass weight (HGCarcW), weight of trimmed non-skinned left fillet (LTFW), dorsal (LDTW) and ventral (LVTW) trimming waste weights of the left fillet, and gonad weight (GonadW). These traits were combined to compose synthetic traits (see Table 1): carcass weight (CarcW = HGCarcW + HeadW), fillet weight (FilW = 2 * (LTFW + LDTW + LVTW)), trimmed waste weight (TrimW = 2 * (LDTW + LVTW)), vertebral axis weight (AxisW = HGCarcW - 2 * FilW), and bone weight (BoneW = HeadW + AxisW).

The Fulton coefficient condition was calculated as $K = BW (g) * 100 / BL^3 (cm)$. The other traits were divided by the body weight (BW) to calculate the different yields at processing (see Table 1): head yield (Head%), carcass yield (Carc%), headless gutted carcass yield (HGCarc%), fillet yield (Fil%), trimmed fillet yield (TrimFil%), vertebral axis yield (Axis%), bone yield (Bone%), and gonado-somatic index (Gonad%).

Filleting and trimming were each done by a different person. These persons inter-changed their roles once during the week of processing and this was considered as a potential fixed effect.

Vertebral malformations were evaluated by visual examination of the vertebral axis after filleting of each carcass. Malformed fish (n = 18) were excluded from the measurements. Four other fish were discarded due to errors in data collection. The number of fish genotyped was 2020.

2.3. Genotyping and statistical analysis

Non-malformed fish were assigned to their parents by the French laboratory for livestock genotyping LABOGENA (ISO 17025 accredited, Jouy en Josas, France) using twelve microsatellites organised in 2 panels. Only fish unambiguously assigned to both their parents by exclusion with a maximum of one mismatch allowed were included in the statistical analysis.

Mean and standard deviation for each trait, and fixed effects were estimated using the SAS software package. Non-genetic maternal effect, with dams considered as a random effect (n = 60), was not significant for any trait.

Heritability was estimated using VCE 6 software (Groeneveld et al., 2008) with a univariate animal model for each trait:

$$Y = X\beta + Za + \varepsilon$$

where Y is the vector of observations, β is the vector of fixed effects (overall mean, filleting-trimming operator with 2 levels), a is the vector of random additive genetic effects, and ε is the vector of random residual effects. X and Z are incidence matrices.

Genetic correlations between two traits were estimated with a bivariate animal model, including fixed effects when needed.

Genetic parameters were first estimated using these models on raw data and yields. This provided results that could be used to

Table 1

Definition of the different synthetic weight and ratio traits calculated in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, and raw traits measured at the processing plant. The primary traits used to calculate these new synthetic traits were: body length (BL) whole body weight (BW), head weight (HeadW), gonad weight (GonadW), headless gutted carcass weight (HGCarcW), left trimmed fillet weight (LTFW), and dorsal (LDTW) and ventral (LVTW) trimming waste weights of the left fillet.

Compartment name	Weight traits	Yield traits
Head	HeadW	Head% = HeadW * 100/BW
Headless gutted carcass	HGCarcW	HGCarc% = HGCarcW * 100/BW
Condition coefficient	-	K = BW ³ * 100/BL
Carcass	CarcW = HGCarcW + HeadW	Carc% = CarcW * 100/BW
Trimming waste	TrimW = 2 * (LDTW + LVTW)	Trim% = TrimW * 100/BW
Fillet	FilW = 2 * (LDTW + LVTW + LTFW)	Fil% = FilW * 100/BW
Trimmed fillet	TrimFilW = 2 * LTFW	TrimFil% = TrimFilW * 100/BW
Vertebral axis	AxisW = HGCarcW - FilW	Axis% = AxisW * 100/BW
Bone	BoneW = HeadW + AxisW	Bone% = BoneW * 100/BW
Gonad	GonadW	Gonad% = GonadW * 100/BW

predict response to selection on body weight at a constant age. However, as yields are ratios, the expected responses to selection on yields may be biased and unpredictable. This is because components of ratios can be highly phenotypically correlated, they can exhibit different variances giving more intensity on the component with greater variation, and finally heritability may result in a pure mathematical relationship between genetic parameters of the ratio components (see Pearson, 1897 and Sutherland, 1965). As suggested by Koch et al. (1963) to avoid the problems listed above, the residual of the linear phenotypic regression between the log-transformed weight of compartments and the log of BW was calculated, a principle routinely applied to estimate e.g. residual feed intake in livestock selection as a surrogate for feed efficiency which is a ratio trait (Moore et al., 2008). These new traits were analysed with the above univariate or bi-variate animal models to estimate genetic parameters of body compartment developments taking into account their allometric relationship with body weight.

3. Results

Of the 2020 fish genotyped, 2010 were assigned to unique parental pairs, eight to more than 1 couple, and two individuals did not give an appropriate quality of DNA. The rate of correct assignment to one unique couple was then 99.5%.

A total of 559 full-sib families were represented (93.1% of the expected 600). Progeny per family varied from 1 to 13. All 100 sires used at fertilisation were represented in the progeny. The mean number of progeny per sire was 20.1 ± 7.1 (S.D.) and varied from 8 to 45. All 60 dams were also represented. The mean number of progeny per dam was 33.6 ± 9.6 (S.D.) and varied from 12 to 61. Spontaneous

Table 2

Mean ± standard deviation, maximum, minimum and number of fish measured (N) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* for body weight (BW), body length (BL), condition coefficient (K), and the weight for the following traits: carcass (CarcW), head (HeadW), headless gutted carcass (HGCarcW), trimming waste from both fillets (TrimW), both trimmed fillets (TrimFilW), both fillets (FilW), vertebral axis (AxisW), head and vertebral axis (BoneW), gonad (GonadW).

Trait	Mean ± S.D.	Minimum	Maximum	N
BW (g)	1639.2 ± 350.9	424.5	2801.5	1962
BL (cm)	48.1 ± 3.0	36.2	55.2	1958
K (100 * g/cm ³)	1.46 ± 0.11	1.08	1.93	1935
CarcW (g)	1436.1 ± 306.3	386.0	2499.9	1951
HeadW (g)	180.5 ± 32.4	59.5	276.2	1929
HGCarcW (g)	1256.0 ± 270.2	326.5	2224.0	1916
TrimW (g)	86.4 ± 22.7	17.0	182.8	1929
TrimFilW (g)	1009.9 ± 222.1	249.8	1794.8	1929
FilW (g)	1096.3 ± 240.8	273.0	1977.6	1929
AxisW (g)	159.3 ± 38.7	52.8	328.5	1916
BoneW (g)	339.8 ± 66.7	113.0	600.3	1916
GonadW	3.16 ± 1.51	0.0	19.6	1895

triploids (n = 48), identified from their DNA-fingerprint signature, were removed from the statistical analysis (see discussion in Haffray et al., in press). The maximum number of fish used for genetic data treatment for one trait was 1962 and the minimum was 1895 (see Tables 2 and 3).

Descriptive statistics (mean, standard deviation, and number of fish used in the analysis) for phenotypic traits are given in Table 2 (weight of body compartments) and in Table 3 (yields).

The mean weight at slaughter was 1636 g. The fillet (non-trimmed with skin) represented the major part of the body weight (66.8%), while bony tissues accounted for 20.9%. Within the bony tissues, the head and the vertebral axis had the same range of relative quantity (11.1% and 9.8%, respectively). The gonads were immature (0.19% of BW) and were, therefore, not considered in any further genetic analyses.

No fixed effect was significant for BW, BL, K, CarcW, HeadW, HGCarcW, Carc%, Head% or HGCarc%. A significant “filleting–trimming operator” was observed for FilW, TrimFilW, Fil%, TrimFil% and traits derived from the filleting which include BoneW, AxisW, Axe% and Bone%.

Heritabilities for BW and BL were intermediate (0.37 and 0.30). All other body compartment weights (Table 4) also exhibited medium heritability (0.26 to 0.39) and had high genetic correlations with BW (0.91 to 0.99). K was highly heritable (0.54) and positively genetically correlated with all body compartment weights (0.59 to 0.72). All body compartment weights were also highly genetically correlated with one another (0.89 to 0.99).

Heritabilities of yields (Table 5) at the first step of primary processing (Carc%, HGCarc%, and Head%) were high (0.47 to 0.54). Further processing stages presented intermediate heritabilities (0.35 and 0.44 for Fil%, and TrimFil%) or, in the case of Bone%, somewhat lower (0.22). Only Axis% presented a low heritability (0.05).

BW was highly genetically correlated (0.92) with body BL, but less so with K. Low genetic correlations (− 0.15 to − 0.12) were estimated

Table 3

Mean yield (± standard deviation) maximum, minimum and number of fish (N) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* for carcass yield (Carc%), head yield (Head%), headless gutted carcass yield (HGCarc%), fillet yield (Fil%), trimmed fillet yield (TrimFil%), trimming yield (Trim%), vertebral axis yield (Axis%), bone yield (Bone%), and gonad yield (Gonad%).

Trait	Mean ± S.D.	Minimum	Maximum	Effective
Carc%	87.7 ± 1.4	82.3	93.4	1948
Head%	11.1 ± 0.9	8.3	14.9	1925
HGCarc%	76.6 ± 1.5	71.0	81.4	1913
Fil%	66.8 ± 2.0	59.7	73.6	1925
TrimFil%	61.5 ± 1.9	55.0	67.4	1925
Axis%	9.8 ± 1.4	4.4	15.2	1913
Bone%	20.9 ± 1.8	14.8	27.2	1913
Gonad%	0.19 ± 0.07	0.00	0.81	1895

Table 4
Heritability estimates (\pm standard error) (diagonal), phenotypic correlations (below the diagonal) and genetic correlations \pm standard error (above the diagonal) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* for body weight (BW), body length (BL), condition coefficient (K), and the following weight traits: carcass (CarcW), head (HeadW), headless gutted carcass (HGCarcW), trimming waste from both fillets (TrimW), both trimmed fillets (TrimFilW), both fillets (FilW), vertebral axis (AxisW), and head and vertebral axis (BoneW).

	BW	BL	K	CarcW	HeadW	HGCarcW	TrimFilW	FilW	BoneW	AxisW
BW	0.37 \pm 0.04	0.92 \pm 0.02	0.70 \pm 0.04	0.99 \pm 0.01	0.91 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.98 \pm 0.01	0.96 \pm 0.01
BL	0.93	0.30 \pm 0.04	0.35 \pm 0.07	0.92 \pm 0.02	0.86 \pm 0.02	0.91 \pm 0.02	0.90 \pm 0.02	0.91 \pm 0.01	0.92 \pm 0.01	0.94 \pm 0.02
K	0.59	0.27	0.54 \pm 0.04	0.70 \pm 0.04	0.59 \pm 0.05	0.71 \pm 0.04	0.72 \pm 0.04	0.72 \pm 0.04	0.61 \pm 0.05	0.60 \pm 0.06
CarcW	0.99	0.93	0.58	0.37 \pm 0.04	0.91 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.97 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01
HeadW	0.93	0.89	0.47	0.93	0.39 \pm 0.04	0.88 \pm 0.01	0.86 \pm 0.02	0.87 \pm 0.02	0.92 \pm 0.02	0.98 \pm 0.01
HGCarcW	0.99	0.92	0.57	0.99	−0.63	0.36 \pm 0.04	0.99 \pm 0.01	0.99 \pm 0.01	0.97 \pm 0.01	0.95 \pm 0.01
TrimFilW	0.99	0.92	0.58	0.99	−0.63	0.99	0.36 \pm 0.04	0.99 \pm 0.01	0.93 \pm 0.01	0.97 \pm 0.01
FilW	0.99	0.92	0.58	0.99	−0.63	0.99	0.99	0.35 \pm 0.04	0.94 \pm 0.01	0.97 \pm 0.01
BoneW	0.91	0.87	0.46	0.92	−0.40	0.91	0.87	0.86	0.34 \pm 0.04	0.98 \pm 0.01
AxisW	0.79	0.75	0.40	0.79	−0.44	0.79	0.74	0.73	0.95	0.26 \pm 0.03

between BW, BL and K with Carc%. These traits also exhibited low genetic correlations (0.12–0.27) with HGCarc%, Fil% or TrimFil%. BW and, to a lesser extent, BL were negatively genetically correlated with Head% (−0.52), Axis% (−0.48), and Bone% (−0.57).

Fil% was highly genetically correlated with Carc% (0.75), TrimFil% (0.97) and HGCarc% (0.97). Fil% was negatively genetically correlated with Head% (−0.50), Axis% (−0.31) and Bone% (−0.52).

The linear regressions between the log of the raw traits and the log of BW (Table 6) were all highly significant ($p < 0.0001$) with intermediate to high R-squared values (0.65 to 0.99). Head, axis and bones exhibited negative allometry, with regression coefficients lower than 1 (0.79 to 0.88) indicating that the proportion of body weight comprised of these traits decreased as BW increased phenotypically.

The heritabilities of the residuals of the linear regression between the log-transformed traits and the log of BW (Table 6) were nearly equal to the heritabilities of yields previously estimated (Table 5). Genetic correlations were also conserved, e.g., between headless gutted carcass and carcass (0.83 and 0.88), fillet (0.97 and 0.98), or head (−0.44 and −0.45). The major difference between these traits estimated from the residuals and those estimated on yields was that genetic correlations of the log-transformed residuals of the traits with BW did not significantly differ from zero.

4. Discussion

4.1. Experimental conditions

This study is the first to report genetic parameters for growth and processing yields in commercial conditions in salmonid families reared together from hatching and a posteriori DNA-pedigreed with microsatellites. Previous experiments using DNA reconstitution of pedigrees have been done with limited experimental designs to estimate family effects (Herbinger et al., 1995, 1999), dam heritability (Fishback et al., 2002) or sire heritability (Chevassus et al., 2002; Dupont-Nivet et al., 2010) or used families pooled after a long period of separate rearing (Powell et al., 2009).

Here, the genetic parameters were estimated using a high number of parents and families. Moreover, the use of a partly factorial design allowed an accurate estimation of genetic parameters and additive effects (Dupont-Nivet et al., 2002). The estimations were obtained in all-female families, which avoided sex effects and/or early male maturation effect (Dupont-Nivet et al., 2010). Moreover, the initial rearing of the families was also set up to limit non-genetic maternal effects (Haffray et al., in press), which indeed were not significant at slaughter. Moreover, environmental and farming conditions were favourable (see Section 2.1) and a high survival rate was observed. The very low rate of vertebral malformation confirms the good rearing conditions and did not allow estimating additive genetic basis for this trait.

4.2. Heritability for growth and processing traits

For all the traits measured or calculated, non-genetic maternal effect was not significant. The protocol was followed to limit this effect until 60 g (Haffray et al., in press) can be estimated which is efficient to estimate genetic parameters for growth at commercial size or production traits.

Heritabilities of BW, BL, K and Carc% are in the upper range of those reported in salmonids (see Gjedrem, 1997 for a review; Kause et al., 2002, 2007a,b; Neira et al., 2004; Powell et al., 2009). This confirms that rainbow trout generally exhibits moderate to high heritabilities for these traits and that the rearing of all families pooled to gather from eyed stage is highly efficient to estimate genetic parameters.

The Fil% heritability (0.35) is in the same upper range (0.25–0.38) reported for rainbow trout, common carp, European sea bass or Nile tilapia (Kause et al., 2002, 2007a,b; Kocour et al., 2007; Nguyen et al., 2010; Saillant et al., 2009). This heritability is much higher than the more limited ones (0.03 to 0.12) reported in other publications (Gjerde et al., 2012; Kause et al., 2011; Navarro et al., 2009; Neira et al., 2004; Powell et al., 2009; Rutten et al., 2005) in other species (coho salmon, Nile tilapia, Atlantic salmon, gilthead sea bream or

Table 5
Heritability (\pm standard error) estimates (diagonal), phenotypic correlations (below the diagonal) and genetic correlations \pm standard error (above the diagonal) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* for body weight (BW), body length (BL), condition coefficient (K), carcass yield (Carc%), head yield (Head%), headless gutted carcass yield (HGCarc%), trimmed fillet yield (TrimFil%), fillet yield (Fil%), bone yield (Bone%), and vertebral axis yield (Axis%).

	BW	BL	K	Carc%	Head%	HGCarc%	TrimFil%	Fil%	Bone%	Axis%
BW	0.37 \pm 0.04	0.92 \pm 0.02	0.70 \pm 0.04	−0.15 \pm 0.07	−0.52 \pm 0.05	0.14 \pm 0.08	0.21 \pm 0.07	0.22 \pm 0.08	−0.57 \pm 0.06	−0.48 \pm 0.14
BL	0.93	0.30 \pm 0.04	0.35 \pm 0.07	−0.12 \pm 0.07	−0.43 \pm 0.06	0.12 \pm 0.08	0.15 \pm 0.08	0.15 \pm 0.09	−0.43 \pm 0.07	−0.27 \pm 0.15
K	0.59	0.27	0.54 \pm 0.04	−0.14 \pm 0.07	−0.46 \pm 0.06	0.12 \pm 0.07	0.26 \pm 0.07	0.27 \pm 0.08	−0.67 \pm 0.11	−0.60 \pm 0.06
Carc%	−0.18	−0.10	−0.25	0.49 \pm 0.04	0.13 \pm 0.07	0.83 \pm 0.02	0.74 \pm 0.03	0.75 \pm 0.03	0.18 \pm 0.15	0.20 \pm 0.15
Head%	−0.61	−0.51	−0.48	0.25	0.47 \pm 0.03	−0.44 \pm 0.06	−0.50 \pm 0.06	−0.50 \pm 0.06	0.95 \pm 0.02	0.44 \pm 0.01
HGCarc%	0.20	0.21	0.04	0.81	−0.37	0.54 \pm 0.04	0.96 \pm 0.01	0.97 \pm 0.01	−0.36 \pm 0.08	−0.06 \pm 0.14
TrimFil%	0.26	0.24	0.15	0.54	−0.40	0.76	0.44 \pm 0.04	0.97 \pm 0.01	−0.49 \pm 0.06	−0.24 \pm 0.14
Fil%	0.26	0.24	0.15	0.48	−0.40	0.71	0.92	0.35 \pm 0.04	−0.52 \pm 0.06	−0.31 \pm 0.14
Bone%	−0.44	−0.35	−0.37	0.24	0.64	−0.16	−0.60	−0.73	0.22 \pm 0.03	0.70 \pm 0.08
Axis%	−0.17	−0.12	−0.18	0.15	0.18	0.03	−0.52	−0.68	0.87	0.05 \pm 0.02

Table 6

Heritability (\pm standard error) estimates (diagonal) and genetic correlations \pm standard error (above the diagonal) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* estimated for the residuals (R) of the linear regression between the log of body weight (BW) and the other body compartments: carcass weight (CarcW), headless gutted carcass weight (HGCarcW), head weight (HeadW), fillet weight (FilW), trimmed fillet weight (TrimFilW), vertebral axis weight (AxisW) and bone weight (BoneW). a = regression coefficient of the linear regression between the log of the trait and the log of body weight (BW), R² = determination coefficient of the regression.

	BW	R (BW)	R (CarcW)	R (HGCarcW)	R (HeadW)	R (FilW)	R (FilTrimW)	R (AxeW)	R (BoneW)
BW	0.36 ± 0.06	0.99 ± 0.001	-0.02 ± 0.09	-0.03 ± 0.11	0.01 ± 0.11	-0.11 ± 0.12	-0.05 ± 0.11	0.20 ± 0.26	0.11 ± 0.14
R (BW)		0.32 ± 0.05	-0.06 ± 0.19	-0.05 ± 0.11	-0.01 ± 0.11	-0.12 ± 0.13	-0.06 ± 0.05	0.16 ± 0.26	0.07 ± 0.04
R (CarcW)			0.49 ± 0.06	0.88 ± 0.03	0.03 ± 0.11	0.79 ± 0.05	0.79 ± 0.05	0.45 ± 0.26	0.19 ± 0.11
R (HGCarcW)				0.55 ± 0.06	-0.45 ± 0.06	0.98 ± 0.02	0.96 ± 0.02	0.23 ± 0.27	-0.30 ± 0.13
R (HeadW)					0.56 ± 0.06	-0.53 ± 0.09	-0.52 ± 0.08	0.33 ± 0.25	0.94 ± 0.05
R (FilW)						0.31 ± 0.05	0.97 ± 0.001	0.03 ± 0.35	-0.45 ± 0.11
R (FilTrimW)							0.44 ± 0.06	0.10 ± 0.32	-0.42 ± 0.11
R (AxeW)								0.02 ± 0.02	0.62 ± 0.16
R (BoneW)									0.17 ± 0.04
a			0.986	1.016	0.786	1.036	1.034	0.881	0.831
R ²			0.995	0.993	0.891	0.985	0.985	0.648	0.856

European whitefish). A species difference may be a hypothesis to explain these differences. However, very different heritabilities (from 0.06 ± 0.04 to 0.25 ± 0.07) were estimated within the same species as Nile tilapia (Gjerde et al., 2012; Nguyen et al., 2010; Rutten et al., 2005) suggesting no general trends and potential effects of reference populations, protocols to estimate genetic parameters and interaction with environmental factors or rearing practices.

Some other specific aspects related to the filleting also have to be considered. Fish were filleted before the initiation of the sexual maturation at the end of spring. Manual filleting was preferred as the literature reported very low heritability with automated filleting (Powell et al., 2009; Rutten et al., 2005). The filleting of only one fillet (here the left) provided a higher fillet yield than the filleting of the two fillets, and then better estimation of the real biological trait variation. This procedure was validated in a preliminary experiment in trout in which the fillet yield calculated in doubling the left fillet weight was 1.2% higher (61.6% ± 3.4 vs 60.2% ± 3.2) than the fillet yield calculated by summing the weight of the two fillets (n = 198; mean body weight 2.95 kg ± 0.14; t-test p < 0.05). The lower weight of the second fillet is due to practical difficulties in the filleting of a half carcass. Therefore, this practice may better estimate the real biological differences in muscle yield. Finally, the rearing conditions, with a high oxygen level, may have promoted the expression of the additive genetic component of the muscle development as interaction between oxygen level and muscle development was reported previously (Lefèvre et al., 2007).

The rationale to select on Fil% has been discussed in tilapia (Gjerde et al., 2012; Nguyen et al., 2010; Rutten et al., 2005) and as BW and FilW are highly genetically correlated, selection on BW has been suggested to be more efficient to improve Fil%. While Gjerde et al. (2012) did not report improvement of fillet yield in their experiment, the heritability of Fil% was very low (0.06 ± 0.04), Bosworth and Wolters (2009) reported positive response to selection on Fil% or Carc% in the American catfish *Ictalurus punctatus*. When processing yields exhibit higher heritability than in the cited studies (0.25 and 0.06) or when candidates are ranked at constant body weight (our results when raw data are log-transformed), the conclusion may be different and improvement of productivity of the whole production chain may also be different, more specially when considering the financial benefits of processing units. If the improvement of meat yield exhibit limited or lack of responses in experiments reported in mammals (see Nguyen et al., 2010 and Gjerde et al., 2012 for review), selection on breast yield has demonstrated its efficacy in chicken and turkey selection (Aslam et al., 2011; Case, 2011; Le Bihan-Duval et al., 2008) as also recently the selection on relative development of tail in fish (Egset et al., 2012). However, the genetic correlation between body weight and breast meat weight was substantially lower (0.76; see Le Bihan-Duval et al., 1998) than those between body weight and the body compartment traits in this paper (0.99). Consequently,

the selection response for fillet yield in trout cannot be simply expected to be as straightforward as it was reported for breast yield in chicken.

4.3. Genetic correlation between processing traits

The high genetic correlations between Fil% and TrimFil% (0.96) and the higher heritability of TrimFil% (0.44 vs 0.35) can lead to this trait being preferred instead of Fil% in selection programmes. The lower heritability of Fil% can indicate environmental variations in the relative dorsal and ventral trimming development or operator variations at filleting. However, we cannot exclude the idea that this lower heritability was also induced by its method of calculation, which involved weighing and summing three different compartment weights.

The very high genetic correlations between the fillet yields (Fil% or TrimFil%) and HGCarc% (0.97) have never been previously reported in fish. Such a high value led us to consider these traits as equivalent. However, the advantage of selection on HGCarc% is that it could avoid filleting during the selection process and thus the costs of labour and raw material depreciation by manipulation. HGCarc% also has a higher heritability than fillet yield or trimmed fillet yield (0.54 vs 0.35). Together with the high genetic correlation already reported, selection on this trait should lead to a better response in the target trait (Fil%) when selecting for the indirect trait (HGCarc%) than when selecting on the target trait itself. The relative response of Fil%, comparing indirect selection through HGCarc% or direct selection through Fil%, should be $r = h_x \text{ ra}(X,Y) / h_y = 1.49$ (Falconer and MacKay, 1996). To our knowledge, this is one of the rare examples in animal production where selection on an indirect trait should be more efficient than the selection on the trait to be improved, probably because operator bias is avoided (see also Kocour et al., 2007 on common carp). This increase in efficiency is easy to understand. First, 87.4% of the weight of headless gutted carcass is composed of the fillets. Therefore variation in HGCarc% mainly represents fillet variation even if some environmental variation from heading and gutting may also exist. Second, when cutting the left fillet of the carcass, there is unavoidable environmental variation due to the different operators i.e. for Fil% (t-test; p < 0.001) with 67.9% ± 2.0 for operator 1 (n = 390) vs 66.5% ± 1.9 for operator 2 (n = 1531). Even with only one operator, there would still be within-operator variation, due to difficulties of precisely following the mediosagittal plane. All within and between operator variations are avoided by using HGCarc%. The within-operator variation cannot be measured, as one fish cannot be filleted twice. However, the relatively low value of the phenotypic correlation between Fil% and HGCarc% (0.71 compared with the genetic correlation of 0.97) indirectly confirms this hypothesis. Trimming corrects, at least partly, for the mediosagittal error, and we can note that the phenotypic correlation between TrimFil% and HGCarc% is slightly higher (0.76) than with

untrimmed fillets, although trimming is also subject to operator-associated errors. This result needs to be validated across generations and on other strains or species. Lower genetic correlation could be expected in species with lower fillet yield, as the bones (or the gut) will be the most important body compartment rather than the musculature.

4.4. Genetic parameters of bony tissues and correlations with production traits

The sum of the head and the vertebral axis yield (Bone%) exhibits a lower heritability than head yield (Head%). This is linked to the very low heritability estimated for the axis yield (Axis%) that was estimated by calculation rather than weighing of this tissue. It can be hypothesised that a real anatomical dissection of the vertebral axis could have allowed a better estimation of the genetic variation of the vertebral axis and bone yield.

The genetic bases of the relative development of bony tissues to body weight have received little attention in fish, where only the relative development of the head has been investigated. Our values are in the upper range of the heritability estimated for this trait, either as the ratio of head weight to body weight or as the ratio of head length to body weight or length (see Table 7). The three linked bony tissue traits (Head%, Axis%, and Bone%) exhibited high negative genetic correlations with BW, Fil%, and TrimFil% yields (−0.49 to −0.52). Similar negative correlations were also reported in previous studies in rainbow trout and three other fish species (see Table 7).

However, the correlations between a ratio trait and its denominator can in some cases be largely spurious, without biological meaning (Pearson, 1897). Especially, spurious genetic correlations between a ratio and its denominator can easily occur when the genetic correlation between the numerator and the denominator is close to unity, and the heritabilities and coefficients of variation of the two traits are close to each other (Sutherland, 1965). When we applied Sutherland's formula, which allows the estimation of the level of the spurious correlation, to our genetic parameters (Table 8), two of the five genetic correlations calculated fit exactly with our estimates of genetic correlation, and the other three were quite close, indicating that a significant part of the correlations estimated may be purely mathematical. Therefore, these genetic correlations need to be considered with high caution as mathematical and biological determinants are not possible to disentangle.

If the genetic correlation estimated with body weight, is of biological origin the present results could demonstrate a potential negative genetic trade-off between production traits (growth, fillet yield, etc.) and the development of bony tissues in fish. Based on Falconer and Mackay's (1996) formulae for the prediction of correlated genetic gain ($\Delta G = i \cdot h_x \cdot \sigma_y \cdot h_y \cdot r_g$), we estimated a 29.7% decrease in head yield (from 11.1% of the total body weight to 7.8%) after ten generations of selection for increased body weight with 10% selection pressure ($i = 1.755$). This high negative correlated response is due to the high heritability of the traits considered (growth, fillet yield and head yield) and their high negative genetic correlations.

The head represents more than 50% of the bony mass. Head weight and head volume also include the gills, which are the principal organs for most physiological ionic and metabolic homeostasis

Table 7

Heritability (h^2) of relative head development in fish species and genetic correlations (r_g) with body weight (BW) and fillet yield (Fil%).

Traits	h^2	r_g /BW	r_g /Fil%	Species	Authors
Head weight/BW	0.23 ± 0.04	−0.78 ± 0.23	−0.94 ± 0.21	<i>Oreochromis niloticus</i>	Rutten et al. (2005)
Head volume/BW	0.12 ± 0.08	−0.17 ± 0.11	−0.17 ± 0.11	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Kause et al. (2007a,b)
Head length/body length	0.54 ± 0.12	−0.26 ± 0.12	−0.23 ± 0.05	<i>Cyprinus carpio</i>	Kocour et al. (2007)
Head weight/BW	0.87 ± 0.23	−0.83 ± 0.09	−0.73 ± 0.15	<i>Dicentrarchus labrax</i>	Saillant et al. (2009)
Head weight/BW	0.47 ± 0.03	−0.52 ± 0.05	−0.50 ± 0.06	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Present study

Table 8

Genetic correlations estimated (this work) or calculated (according to Sutherland, 1965) between body weight (trait 1) and ratio with another trait (trait 2) and body weight (trait 1) at their denominator. h_1^2 and h_2^2 are heritabilities of trait 1 and trait 2; C_{P1} and C_{P2} are trait 1 and trait 2 coefficient of variation; r_{G12} = genetic correlation estimated between trait 1 and trait 2.

Trait 2	h_1^2	h_2^2	r_{G12}	C_{P1}	C_{P2}	Observed r_g between ratio and BW (this work)	Calculated r_g according to Sutherland ^a
CarcW	0.37	0.37	0.99	0.2135	0.2131	−0.15	−0.09
FilW	0.37	0.35	0.99	0.2135	0.2190	0.22	−0.09
HeadW	0.37	0.39	0.91	0.2135	0.1795	−0.52	−0.51
AxisW	0.37	0.26	0.96	0.2135	0.2429	−0.48	−0.30
BoneW	0.37	0.34	0.98	0.2135	0.1963	−0.61	−0.61

$$^a r_g = r_{G12} h_2 C_{P2} - h_1 C_{P1} / \left(\sqrt{h_2^2 C_{P2}^2 + h_1^2 C_{P1}^2 - 2 r_{G12} h_1 C_{P1} h_2 C_{P2}} \right).$$

regulation for respiration, growth, osmoregulation and mineral transfer. As suggested by resource allocation theory (Mignon-Grasteau et al., 2005; Rauw, 2009), lower development of the head (and the vertebral axis) can be associated with a re-orientation of nutrients and/or metabolites (i.e. calcium) from the physiological ossification process to overall growth, especially muscle development, and this re-allocation would be increased if the two traits (growth and fillet yield) are selected together. Preliminary phenotypic investigations in pan-size rainbow trout, in which the role of selection was not estimated, indicated intense bone remodelling by mineral resorption and deposition (Deschamps et al., 2008). Considering the physiological role of the gills in fish and the negative effects on the cardio-respiratory system (located in the head in fish), and as encountered in other livestock species (Rauw et al., 1998), it is crucial to investigate such relationships in fish and to estimate physiological reorientation and potential loss of robustness associated with the potential relative decrease in head size and bony tissues when selecting for production traits. Similarly, it is also important to estimate genetic parameters for the development of other bony tissues, such as fins, which will affect the swimming capacities, scales which affect fish protection against pathogens, and other collagen-rich tissues (as the bones) such as the myosepta. Bugeon et al. (2010) have observed a higher area of myosepta from trout with higher fillet yield and possible physiological reorientation.

4.5. Genetic parameters at the same body weight

When data are log transformed and expressed as residuals to the regression on log(body weight), the trait heritabilities are conserved. Their lack of correlation with body weight illustrated that when allometric relationship is considered, the bigger fish did not have genetically smaller heads, or more fillet. This confirms the lack of correlated response on fillet yield after selection on body weight already reported (Bonnet et al., 2002; Gjerde et al., 2012; Vandeputte et al., 2009b) and the interest to use residuals as demonstrated by Egset et al. (2012) about selection on fish morphology. It can then be expected that fish selected on growth and slaughtered younger, but at constant body weight, should not exhibit a smaller head or lesser bone development. However, fillet yield is still negatively correlated with head weight (−0.53). So, it can be assumed that selection to increase fillet yield would,

nevertheless, decrease head yield. These data are preliminary and results need to be confirmed on other data sets and species.

5. Conclusions

This work estimated genetic parameters for production traits and non-selected bony tissues in rainbow trout. Selection on body weight or fillet yield should lead to a progressive decrease in head and other bony tissues for fish slaughtered at constant age and/or larger sizes. Selection on body weight should not modify the fish morphology when fish are slaughtered at constant body weight, contrary to selection on fillet yield. Whatever the objectives (increased body weight at slaughter or a shortened production cycle at constant body weight), selection on gutted yield should not impair the relative head development. This work highlights the need to carefully monitor these traits through generations of selection and to estimate the impact of head size variation and correlated response on several fitness traits, such as respiratory or adaptive function.

Acknowledgments

The authors are indebted to the Aqualande staff involved in the production of the animals (J.-Y. Gayral, T. Espirat, J. P. Angama, J. F. Lamargot, S. Sétino, V. Petit), the numerous people involved in the data collection: from INRA (G. Choubert, M. Cluzeaud, E. Quillet, J.-P. Hiseux, F. Krieg, S. Le Guillou, L. Grima, S. Martineau, M. Perrocheau, L. Lefèvre, S. Launey, J. Leonard, A. Uyanik and F. Vallée), SYSAAF (M. Boulay, P. Rault, and B. Coudurier), IFREMER (I. Baud, B. Bardiot, C. W. Louis, A. Vergnet, and T. Pinazo), and the French breeding companies Viviers de France (E. Willaume, L. Leroux), Font Rome Pisciculture (J.-F. Roure) and Les Fils de Charles Murgat (P. Hocdé). We are also grateful to those at Labogena who worked on the DNA parentage assignments (T. Pantano) and those at CIPA for the management of the project (C. Deshayes, M. Levadoux). This work was supported by the French Office of Marine Products OFIMER (convention no. 037/05/C) and by the EU through IFOP (convention no. 206/2005). Authors are thankful to Helen Boudry for the improvement of the English language used in this paper and also to the reviewers for their remarks and proposals of improvement.

References

- Aslam, M., Bastiaansen, J.W.M., Crooijmans, R.P.M.A., Ducro, B.J., Vereijken, A., Groenen, M.A.M., 2011. Genetic variances, heritabilities and maternal effects on body weight, breast meat yield, meat quality traits and the shape of growth curve in turkey birds. *BMC Genetics* 12, 14.
- Bonnet, S., Haffray, P., Chevassus, B., Aubin, J., Fauconneau, B., 2002. Conformation and carcass quality traits in seawater adult brown trout: correlated responses to selection for freshwater body length growth and triploidy*selection interactions. *Aquaculture* 204 (3–4), 193.
- Bosworth, B.G., Wolters, W.R., 2009. Realized heritabilities for meat yield traits in divergently selected lines of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture* 247 (1–4), 6.
- Bugeon, J., Lefèvre, F., Cardinal, M., Uyanik, A., Davenel, A., Haffray, P., 2010. Flesh quality in large rainbow trout with high or low fillet yield. *Journal of Muscle Foods* 21, 702–721.
- Case, A.L., 2011. Improving the efficacy of turkey breeding programs through selection index design, technological advancement and management optimization. Thesis, Guelph University, September 2011.
- Chevassus, B., Dupont-Nivet, M., Mauger, S., Haffray, P., Vandeputte, M., 2002. Estimation of heritabilities in two groups of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with families mixed together since eyed stage. 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production: Montpellier, August 19–23, 2002. Book of Abstracts, Communication no. 06-09, p. 147.
- Chevassus, B., Quillet, E., Krieg, F., Hollebecq, M.G., Mambrini, M., Labbe, L., Hiseux, J.P., Vandeputte, M., 2004. Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the “PROSPER” method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*). *Genetics Selection Evolution* 36, 643–661.
- Deschamps, M.-H., Kacem, A., Ventura, R., Courty, G., Haffray, P., Meunier, F.J., Sire, J.-Y., 2008. Assessment of “discreet” vertebral abnormalities, bone mineralization and bone compactness in farmed rainbow trout. *Aquaculture* 279, 11–17.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Chevassus, B., 2002. Optimisation of factorial mating designs for inference on heritability in fish species. *Aquaculture* 204, 361–370.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Haffray, P., Chevassus, B., 2006. Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture* 252, 161–170.
- Dupont-Nivet, M., Chevassus, B., Mauger, S., Haffray, P., Vandeputte, M., 2010. Side effects of sexual maturation on heritability estimates in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Research* 41, e878–e880.
- Egset, C.K., Hansen, T.F., Le Rouzic, A., Bolstad, G.H., Rosenqvist, G., Pélabon, C., 2012. Artificial selection on allometry: change in elevation but not slope. *Journal of Evolutionary Biology* 1–11. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1420-9101.2012.02487.x>.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Pearson Prentice Hall Harlow, Essex.
- Fishback, A.G., Danzmann, R.G., Ferguson, M.M., Gibson, J.P., 2002. Estimates of genetic parameters and genotype by environment interactions for growth traits of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as inferred using molecular pedigrees. *Aquaculture* 206, 137–150.
- Gjedrem, T., 1997. Flesh quality improvement in fish through breeding. *Aquaculture International* 5, 197–206.
- Gjedrem, T., Thodesen, J., 2005. Selection. In: Gjedrem, T. (Ed.), *Selection and Breeding Programs in Aquaculture*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 89–111.
- Gjerde, B., Mengistu, S.B., Ødegard, J., Johansen, H., Altamirano, D.S., 2012. Quantitative genetics of body weight, fillet weight and fillet yield in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* 342–343, 117–124.
- Groeneveld, E., Kovac, M., Mielenz, N., 2008. *VCE User's Guide and Reference Manual Version 6.0*. Friedrich Loeffler Institute, Neustadt, Germany. 125 pp.
- Haffray, P., Pincent, C., Rault, P., Coudurier, B., 2004. Domestication et amélioration génétique des cheptels piscicoles français dans le cadre du SYSAAF. *Inra Productions Animales* 17 (3), 243–252.
- Haffray, P., Vandeputte, M., Petit, V., Pincent, C., Chatain, B., Chapuis, H., Mériaux, J.C., Coudurier, B., Quillet, E., Dupont-Nivet, M., in press. Minimizing maternal effect in salmonids families mixed since eyed stages for selection and a posteriori DNA-pedigree. *Livestock Science*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.livsci.2012.08.017>.
- Havenstein, G.B., Ferket, P.R., Qureshi, M.A., 2003a. Growth, livability, and feed conversion of 1957 versus 2001 broilers when fed representative 1957 and 2001 broiler diets. *Poultry Science* 82, 1500–1508.
- Havenstein, G.B., Ferket, P.R., Qureshi, M.A., 2003b. Carcass composition and yield of 1957 versus 2001 broilers when fed “typical” 1957 and 2001 broiler diets. *Poultry Science* 82, 1509–1518.
- Herbinger, C.M., Doyle, R.W., Pitman, E.R., Paquet, D., Mesa, K.A., Morris, D.B., Cook, D., 1995. DNA fingerprint analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally-reared rainbow trout. *Aquaculture* 137, 245–256.
- Herbinger, C.M., O'Reilly, P.T., Doyle, R.W., Wright, J.M., O'Flynn, F., 1999. Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. *Aquaculture* 173, 105–116.
- Kause, A., Ritola, O., Paananen, T., Mäntysaari, E., Eskelinen, U., 2002. Coupling body weight and its composition: a quantitative genetic analysis in rainbow trout. *Aquaculture* 211, 65–79.
- Kause, A., Paananen, T., Ritola, O., Koskinen, H., 2007a. Direct and indirect selection of visceral lipid weight, fillet weight, and fillet percentage in a rainbow trout breeding program. *Journal of Animal Science* 85, 3218–3227.
- Kause, A., Ritola, O., Paananen, T., 2007b. Changes in the expression of genetic characteristics across cohorts in skeletal deformations of farmed salmonids. *Genetics Selection Evolution* 39, 529–543.
- Kause, A., Quinton, C., Airaksinen, S., Ruohonen, K., Koskela, J., 2011. Quality and production trait genetics of farmed European whitefish, *Coregonus lavaretus*. *Journal of Animal Science* 89, 959–971.
- Knap, P.W., Rauw, W.M., Knap, P.W., Rauw, W.M., 2009. Selection for high production in pigs. In: Rauw, W.M. (Ed.), *Resources Allocation Theory Applied to Farm Animal Production*. CAB International, pp. 210–229.
- Koch, R.M., Swiger, L.A., Chambers, D., Gregory, K.E., 1963. Efficiency of feed use in beef cattle. *Journal of Animal Science* 22, 486–494.
- Kocour, M., Mauger, S., Rodina, M., Gela, D., Linhart, O., Vandeputte, M., 2007. Heritability estimates for processing and quality traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.) using a molecular pedigree. *Aquaculture* 270, 43–50.
- Komen, H., Haffray, P., Kaushik, S., New, M., Olesen, I., Liinama, A.E., 2002. Defining breeding goals for the future sustainable aquaculture. *Aquaculture Europe*, pp. 11–14. December.
- Le Bihan-Duval, E., Mignon-Grasteau, S., Millet, N., Beaumont, C., 1998. Genetic analysis of a selection experiment on increased body weight and breast muscle weight as well as on limited abdominal fat weight. *British Poultry Science* 39, 346–353.
- Le Bihan-Duval, E., Début, M., Berri, C.M., Sellier, N., Santé-Loutellier, V., Jégo, Y., Beaumont, C., 2008. Chicken meat quality: genetic variability and relationship with growth and muscle characteristics. *BMC Genetics* 953.
- Lefèvre, F., Aubin, J., Louis, W., Labbé, L., Bugeon, J., 2007. Moderate hypoxia or hyperoxia affect fillet yield and the proportion of red muscle in rainbow trout. *Cybiurn* 31 (2), 247–253.
- Mignon-Grasteau, S., Boissy, A., Bouix, J., Faure, J.M., Fisher, A.D., Hinch, G.N., Jensen, P., Le Neindre, P., Mormède, P., Prunet, P., Vandeputte, M., Beaumont, C., 2005. Genetics of adaptation and domestication in livestock. *Livestock Production Science* 93, 3–14.
- Moore, S.S., Mujibi, F.D., Sherman, E.L., 2008. Molecular basis for residual feed intake in beef cattle. *Journal of Animal Science* 87, 41–47.
- Navarro, A., Zamorano, M.J., Hildebrandt, S., Ginés, R., Aguilera, C., Afonso, J.M., 2009. Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth and carcass traits in gilthead seabream (*Sparus auratus* L.), under industrial conditions. *Aquaculture* 289, 285–293.
- Neira, R., Lhorente, J.P., Araneda, C., Díaz, N., Bustos, E., Alert, A., 2004. Studies on carcass quality traits in two populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): phenotypic and genetic parameters. *Aquaculture* 241, 117–131.

- Nguyen, H.H., Ponzoni, R.W., Abu-Bakar, K.R., Hamzah, A., Khaw, H.L., Yee, H.Y., 2010. Correlated response in fillet weight and yield to selection for increased harvest weight in genetically improved farmed tilapia (GIFT strain), *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 305, 1–5.
- Pearson, K., 1897. Mathematical contributions to the theory of evolution. On a form of spurious correlation which may arise when indices are used in the measurement of organ. *Proceedings of the Royal Society of London* 60, 489–498.
- Powell, J., White, I., Guy, D., Brotherstone, S., 2009. Genetic parameters of production traits in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 274, 225–231.
- Resources Allocation Theory Applied to Farm Animal Production. In: Rauw, W.M. (Ed.), CAB International. 344 p.
- Rauw, W.M., Kanis, E., Noordhuizen-Stassen, E.N., Grommers, F.J., 1998. Undesirable side effects of selection for high performance efficiency in farm animals: a review. *Livestock Production Science* 56, 15–33.
- Rutten, J.M., Bovenhuis, H., Komen, H., 2005. Genetic parameters for fillet traits and body measurements in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Aquaculture* 246, 125–132.
- Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Sabourault, M., Haffray, P., Laureau, S., Vidal, M.-O., Chatain, B., 2009. Genetic variation for carcass quality traits in cultured sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquatic Living Resources* 22, 105–112.
- Sanchez, A., Plouzeau, M., Rault, P., Picard, M., 2000. Croissance musculaire et fonction cardio-respiratoire chez le poulet de chair. *Inra Productions Animales* 13, 37–45.
- Siegel, P.B., Honaker, C.F., Rauw, W.M., 2009. Selection for high production in poultry. In: Rauw, W.M. (Ed.), *Resources Allocation Theory Applied to Farm Animal Production*. CAB International, pp. 230–242.
- Sutherland, T.M., 1965. The correlation between feed efficiency and rate of gain, a ratio and its denominator. *Biometrics* 21, 739–749.
- van der Most, P.J., de Jong, B., Parmentier, H.K., Verhulst, S., 2011. Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. *Functional Ecology* 25, 74–80.
- Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chavanne, H., Cenadelli, S., Parati, K., Vidal, M.O., Vergnet, A., Chatain, B., 2009a. Response to domestication and selection for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in separate and mixed tanks. *Aquaculture* 286, 20–27.
- Vandeputte, M., Bugeon, J., Dupont-Nivet, M., Chavanne, H., Haffray, P., Lefèvre, F., Labbé, L., Vergnet, A., Chatain, B., 2009b. Processing quality of selected fish: quasi-absence of correlated responses to selection on growth in the brown trout *Salmo trutta* and the sea bass *Dicentrarchus labrax*. *EAS Aquaculture Europe Conference*, August 14–17, 2009, pp. 627–628.

3.3. Article 3: Haffray, P., Bugeon, J, Rivard, Q., Quittet, B., Puyo, S., Allamelou, J.M., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., 2013. Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 410-411, 236-244.

3.3.1. Résumé

Cette publication définit des prédicteurs de rendements de découpe (éviscération, filetage) à partir de grandeurs morphométriques externes et internes obtenues par vision numérique et par ultrasons. Elle valide l'intérêt de la combinaison de deux mesures ultrasoniques (e8 et e23) pour améliorer l'efficacité de la sélection sur le rendement à l'éviscération ou au filetage, cette technologie ayant ensuite été testée ultérieurement avec succès chez le bar, la daurade ou la carpe commune.

3.3.2. Principaux résultats et discussion

L'objectif de cette publication est d'estimer la possibilité de prédire génétiquement, et de façon non létale, différents rendements de découpe de candidats vivants par mesures d'épaisseurs ou de profondeurs en utilisant la vision numérique en 2D ou les ultrasons. Si la sélection sur collatéraux permet une sélection sur des caractères de mesure létale, comme les rendements de découpe ou la qualité de la chair, l'aléa de méiose limite cependant le gain attendu de l'ordre de 50 % par rapport à une mesure de ce caractère réalisée sur le candidat. A contrario, une sélection massale directement avec des prédicteurs de ces rendements sur les candidats pourrait permettre des gains équivalents ou supérieurs en fonction de l'héritabilité de ces prédicteurs et de l'intensité de la corrélation génétique avec le caractère à prédire pour lequel le gain est attendu sans nécessité aussi d'assignations de parenté des collatéraux couteuses.

Deux technologies ont été abordées, séparément ou en association, la vision numérique et l'échographie, pour tenter d'établir des prédicteurs des rendements à l'éviscération (Carc%), en tête (Head%) et en carcasse éviscérée étêtée (HGCarc%) corrélé au rendement au filetage (voir publication n°2 Haffray et al. (2012a)) et d'estimer leur héritabilité et leur corrélation génétique avec les caractères à prédire. Des travaux préliminaires que j'avais conduit ou coordonnés avaient validé phénotypiquement la possibilité d'utiliser la vision numérique et les ultrasons pour développer des prédicteurs 2D de rendements (Douirin et al., 1994; Fauconneau et al., 1996) ou de teneurs en lipides des filets par micro-ondes (Douirin et al., 1998). Cependant,

aucun travail ne rapportait encore d'estimation des paramètres génétiques de tels prédicteurs morphologique en 2D (sauf de quelques mesures) ou par ultrasons, l'héritabilité de la teneur en lipides des filets estimée par micro-ondes étant rapportée dans la publication n°4 (Haffray et al., 2018a).

Le protocole proposé utilise les animaux dérivés du lot MIN de la publication n°1 (Haffray et al., 2012c) qui sont aussi ceux ayant servis à l'estimation des paramètres génétiques des caractères de production et de découpe de la publication n°2 (Haffray et al., 2012a). Pour rappel, ces animaux sont dérivés d'une des lignées du programme de sélection commerciale de la société Les Sources de l'Avance. Ce lot a été créé en novembre 2004 à partir de la reproduction en factoriels de 60 mères et de 100 pères en créant 600 familles à raison de 10 factoriels de 6 mères croisées avec 10 pères. Les effets maternels non génétiques ont été contrôlés selon la procédure et l'efficacité présentées dans la publication n°1 (Haffray et al., 2012c). Les truites ont été abattues à 1,6 kg (509 jours après fécondation) et découpées (n = 2042) à l'atelier expérimental d'Ifremer à Nantes par 17 personnes pendant 5 journées pleines. Chaque poisson a été photographié en entrée de chaîne en 2D et des mesures d'épaisseurs musculaires ou de profondeurs échographiques ont été réalisées en 5 positions. Après saisie digitalisée des coordonnées 2D de 19 points biologiques (Landmark), cent vingt-huit grandeurs morphométriques (longueurs, hauteurs, surfaces, angles, ratio), ou variables, ont été calculées avec le logiciel Visilog 6.7. Le pédigrée des poissons a été établi par empreintes génétique par marqueurs microsatellites.

La première originalité de la publication réside dans l'utilisation de la morphométrie géométrique par analyse de points de références (Landmark) pour tenter de définir les grandeurs morphométriques les plus associées aux différences de rendements de découpe par analyse en composante principale. Dans un premier temps, 200 sujets de rendements extrêmes par rendement ont été identifiés. Leurs différences de morphologie ont été caractérisées par recherche des vecteurs de différenciation à partir de la résiduelle de la surimposition Procruste (bandit grec déformant ses victimes pour les faire rentrer dans un lit) des points de références (Hurley and Cattell, 1962) permettant d'éliminer les effets d'échelle. Cette technique, en déformant la forme réelle par translation, homothétie ou rotation, permet de comparer les individus à un individu de référence théorique ne laissant apparaître entre l'objet et cette référence que les différences considérées objectives permettent ensuite d'évaluer le degré de ressemblance entre l'objet et la référence.

La deuxième originalité est l'utilisation des ultrasons pour tenter de prédire des rendements de

découpe.

Les grandeurs morphométriques procrustéennes les plus associées aux rendements à prédire ont été ensuite associées aux profondeurs et épaisseurs échographiques pour établir des prédicteurs phénotypiques par régression linéaire multiple.

Les héritabilités des caractères à prédire et des prédicteurs et les corrélations génétiques entre ces caractères et leurs prédicteurs ont été estimées avec le logiciel VCE6 et un modèle animal linéaire mixte mono ou bi-varié.

Le premier résultat de ce travail est que les prédicteurs morphométriques définis sont héritables. En effet, il pouvait être craint que les différences ne s'annulent après transformation procrustéenne, méthode de déformation des formes encore jamais utilisée en génétique quantitative. Les héritabilités de ces prédicteurs sont de l'ordre de 50 % moins élevées que celles des rendements à prédire (0,28 vs 0,49 pour Carc% ; 0,26 vs 0,47 Head% ; 0,25 vs 0,55 pour HGCarc%).

Le deuxième résultat très intéressant est que ces prédicteurs sont très fortement corrélés génétiquement à leurs rendements à prédire (0,88, 0,90 et 0,87).

Le troisième résultat est qu'il existe aussi une corrélation génétique élevée (0,85) entre quelques prédicteurs simples comme le ratio échographique $e8/e23$ (ou X2) et le rendement à l'éviscération (Carc%) ou entre le ratio de la surface de la tête divisée par le poids (X7) avec le rendement en tête (Head%) permettant par quelques mesures simples et rapides de prédire au moins c'est deux rendements les plus importants aujourd'hui. De même, le même ratio échographique $e8/e23$ est corrélé aussi fortement avec le rendement en carcasse éviscérée étêtée (0,72) prédicteur indirecte du rendement au filetage. Ceci peut s'expliquer par le fait que tout gain en rendement à l'éviscération se traduira pour partie en gain en rendement en filet mais aussi au bénéfice de l'augmentation de la masse relative de la tête.

La sélection massale sur le prédicteur (avec une pression de sélection de 10 %) devrait générer un gain attendu supérieur de 21,9 à 32,7 % par rapport à une sélection sur collatéraux de pression de sélection réaliste (40 % et mesure de 10 collatéraux par famille) du fait des corrélations génétiques élevées qui compensent la moindre héritabilité des prédicteurs.

Le principal résultat de ce travail est donc qu'il est possible de prédire indirectement et de façon non létale les principaux rendements de découpe des candidats chez la truite. L'efficacité d'une sélection sur collatéraux, telle que démontrée comme pratiquement possible en familles mélangées dans la publication n°2 (Haffray et al., 2012a), peut donc être améliorée par une sélection massale complémentaire des candidats sur ces prédicteurs. Une approche similaire

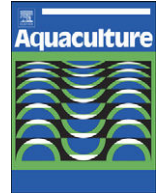
d'identification de prédicteurs morphométriques a depuis été tentée et réussie aussi chez la daurade (Haffray et al., 2016), le bar (Vandeputte et al., 2017) et la carpe commune (Prchal et al., 2018).

Ce travail confirme aussi l'intérêt de l'échographie ($r_g = 0,85$) pour prédire le rendement à l'éviscération et aussi mais dans une moindre mesure le rendement au filetage ($r_g = 0,75$). Cette technologie est utilisée en sélection massale au SYSAAF depuis 1994 sur la base de corrélations phénotypiques préliminaires pour améliorer le rendement à l'éviscération des truites ou du filet en pavé du turbot (Chanut, 1996; Fauconneau et al., 1996). Les résultats confirment l'intérêt de ce choix stratégique pour les entreprises françaises uniquement basé à cette époque sur des données phénotypiques. L'utilisation d'une sonde 8-10 MHz et d'un nouvel appareil a aussi permis des mesures précises et de profondeurs de cavité abdominale importante (> 12 cm). D'autres utilisations ont été rapportées depuis par d'autres auteurs récemment pour prédire phénotypiquement la surface de muscle dorsal (longe) chez le tambaqui *Colossoma macropomum* au Brésil (Perazza et al., 2015) ou l'épaisseur de gras sous-cutané chez la sole (Silva et al., 2016). Enfin, une synthèse récente confirme l'intérêt du prédicteur e8/e23 comme un caractère pour réduire les dépôts adipeux viscéraux et ainsi indirectement améliorer potentiellement l'efficacité alimentaire (de Verdal et al., 2017).

Le travail a été réalisé en prédisant les caractères de rendement et non pas les caractères de résiduelle de l'écart à la régression entre le poids de la partie et le poids de l'individu comme étudié dans la publication n°2 (Haffray et al., 2012a). L'utilisation des résiduelles aurait peut être conduit à identifier d'autres composantes des prédicteurs moins corrélés au poids vif des animaux. Ce travail serait donc à conduire en comparant les deux méthodes de transformation des données comme tenté récemment chez le bar (Vandeputte et al., 2017). L'étude de réponse à la sélection conduite sur une génération sur ce caractère de résiduelle confirme définitivement maintenant l'intérêt de ce résultat et de ce prédicteur pour sélectionner le rendement au filetage ou à l'éviscération (Vandeputte et al., 2018).

Les prédicteurs ont été établis sur une population donnée, d'une morphologie donnée, à une taille donnée et à une génération de sélection donnée et uniquement sur des femelles. Des prédicteurs différents pourraient être définis dans d'autres populations ou chez les mâles et les néomâles. De même, si le rendement s'améliore avec les générations de sélection, il serait certainement nécessaire de revisiter les prédicteurs à intervalle de génération régulier afin de ne pas perdre en efficacité de prédiction. De plus, ces prédicteurs ont été établis sur des truites femelles diploïdes, potentiellement candidates à la sélection. Comme les descendants triploïdes présentent des morphologies différentes et un rendement à l'éviscération moins élevé (voir

Bonnet et al. (2002)), il pourrait aussi être intéressant de caractériser d'éventuelles interactions entre niveaux de ploïdie bien que cette interaction apparaisse comme limitée pour les principaux caractères de croissance (Bonnet et al., 1999).



Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)[☆]



Pierrick Haffray^{a,*}, Jérôme Bugeon^b, Quentin Rivard^a, Benjamin Quittet^a, Sophie Puyo^a, Jean Michel Allamelou^c, Marc Vandeputte^{d,e}, Mathilde Dupont-Nivet^d

^a SYSAAF, LPGP/INRA, Campus de Beaulieu, 35042 Rennes, France

^b INRA, UR1037, LPGP, SFR Biosit, Campus de Beaulieu, F-35000 Rennes, France

^c LABOGENA, Domaine de Vilvert, F-78350 Jouy-en-Josas, France

^d INRA, UMR1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, F-78350 Jouy-en-Josas, France

^e Ifremer, UMR110 INTREPID, F-34250 Palavas-les-Flots, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 30 November 2012

Received in revised form 17 June 2013

Accepted 18 June 2013

Available online 26 June 2013

Keywords:

Salmonids
Heritability
Fillet yield
Selection
Aquaculture
Morphometry

ABSTRACT

Selection to improve processing yields relies on sib selection, in which live candidates are ranked according to their family breeding value. This approach limits genetic progress, as it only exploits genetic variability between families and not within them. Indirect criteria measured on live candidates could overcome this limitation. The present study (1) proposes a procedure to identify indirect criteria to predict processing yields in rainbow trout (head, carcass and fillet yields), (2) estimates genetic parameters of these indirect criteria, and (3) predicts relative genetic gains in processing yields using full-sib selection or indirect individual selection on those indirect criteria.

DNA-pedigreed all-female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* ($n = 2029$, 1631.0 ± 355.6 g) from 600 families produced from 100 sires and 60 dams were characterized by external and internal non-lethal morphological measures using digital pictures and real time ultrasound tomography. Nineteen landmarks were recorded on the digital pictures to define the outline of the body, head and lateral line. Their coordinates were used to calculate different lengths, heights and areas. Five different internal thicknesses were measured by ultrasound tomography.

In the first phase of this study, processing yields were predicted using multiple linear regressions including both external and internal morphometric variables. In a second phase, the heritability of the predicted values and their genetic correlations with real processing yields were estimated using animal models. Predicted yields exhibited intermediate heritabilities (0.25–0.28) that were half the value of heritabilities for real processing yields (0.47–0.55), but had high genetic correlations with these real yields (0.87–0.90). The relative efficiency of indirect selection (IS) on these indirect criteria was compared to theoretical mass selection (MS) or sib selection (FS) with different family sizes (10 or 100) and two different selection pressures (10% or 40%). At the same selection pressure (10%, with 100 sibs per family %), full-sib selection created genetic progress 49.6% to 60.5% higher than indirect selection according to the processing yield targeted. However, when sib-selection pressure was limited to a more realistic between family selection pressure (40% and 10 sibs per family), indirect selection with 10% selection pressure was 21.9% to 32.7% more efficient than sib selection.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

1. Introduction

Over the twenty years between 1987 and 2007, the proportion of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* slaughtered at a higher body weight than 300 g increased from 9% to 65% in France (Agreste, 2009). An

increase in slaughtering weight up to 1–3.5 kg was driven by consumer demand for fresh or smoked fillets. This change was made possible by significant technological investments such as water oxygenation, use of extruded feed, vaccination, all-female monosexing, sterilization by triploid induction and selective breeding. Initially validated experimentally for growth improvement in brown trout *Salmo trutta* (Chevassus et al., 2004), the optimized PROSPER procedure of mass selection was transferred to rainbow trout farmers starting in 1993 (Haffray et al., 2004). In 1996, gutted carcass yield was included in selected traits, based on individual scoring of fish morphology for a more “salmon

[☆] Paper presented at the International Symposium on Genetics in Aquaculture XI, Auburn, AL, USA, June 24–30, 2012.

* Corresponding author. Tel.: +33 223485378; fax: +33 223485020.

E-mail address: haffray@rennes.inra.fr (P. Haffray).

like”, elongated body shape. DNA parentage assignment with microsatellite markers was introduced in 1998 to optimize mating and manage inbreeding. Since 2004, DNA fingerprinting was used to initiate sib selection on carcass yield based on intermediate heritability estimated with families grown mixed together from the eyed stage and a posteriori DNA-pedigree (Haffray et al., 2012b).

In the absence of high density SNP information that would allow within-family genomic selection, selection to improve processing yields is presently limited to sib selection to rank live candidates based on their family breeding value estimated on slaughtered sibs. However, this kind of selection limits genetic progress because it only uses between-sire and between-dam additive variation and not within-family variation. The development of indirect criteria measured on live candidates could overcome this limitation through the use of within-family variation to increase genetic gains through indirect selection with higher selection intensity than sib selection. However, the relative advantage of sib or indirect selection depends not only on the genetic parameters of the traits but also on the number of sibs measured (Falconer and Mackay, 1996).

In a number of fish species, previous authors have estimated heritability of single or combined external or internal body shape traits and their genetic correlations with weights or yields of the carcass or fillets (Gjerde and Shaeffer, 1989; Kocour et al., 2007; Neira et al., 2004; Rutten et al., 2005; Rye and Refstie, 1995). However, heritabilities for these criteria and their genetic correlations with the real yields that they were hoped to predict were generally limited. Moreover, internal measures were made on slaughtered sibs, a method that cannot be used on live candidates. Ultrasound imagery offers a high potential for the in-vivo internal morphometric measures and prediction of processing yields in American catfish *Ictalurus punctatus* (Bosworth et al., 2001) but, to our knowledge, there are no publications reporting its application to fish breeding to improve processing yields.

The present publication reports: 1) a procedure to identify external and internal traits (measured by ultrasounds) that can be combined by linear regression of indirect criteria to predict processing yields (head, carcass or fillet yields); 2) heritability of these criteria and their genetic correlation with the real yield being predicted; 3) predicted genetic progress according to sib or indirect selection on these indirect criteria. This study used large all-female rainbow trout reared in fresh water in French commercial production conditions. The results are expected to be useful for increasing the efficiency of selection on processing yields.

2. Material and methods

2.1. Production of experimental fish and DNA collection

The fish are the same as those reported in Haffray et al. (2012a,b). Briefly, they were derived from a commercial line from the Aqualande breeding company (Pissos, France) that had already been mass selected for growth for three generations using PROSPER procedure principles (Chevassus et al., 2004) and for external morphology (individual visual scoring). Pedigree was known from DNA parentage assignment. Inbreeding (F) level estimated over three generations with the “pedigree” package of the R software package (R Development Core Team, 2010), was 0.45%.

Briefly, as reported previously (Haffray et al., 2012a,b), 600 full-sib families were produced at the Aqualande breeding center. Sixty dams (two years old) were crossed with 100 sex-reversed females (defined as sires) in 10 full factorial crosses of six dams by ten sires, following the recommendations of Dupont-Nivet et al. (2006). At the eyed stage, 12 groups of five spawns each were created based on homogeneity for mean eyed egg size. The initial differences in mean weight between groups were progressively decreased by using different feeding ratios for each group (Haffray et al., 2012a). When groups achieved

the same mean body length (147 days post fertilization, dpf), 250 individuals per group were pooled (3000 fish in total). At 198 dpf, fish were individually tagged with electronic transponders. DNA was collected through a fin sample preserved in 95% ethanol. At 220 dpf, fish were transferred to the “Viviers de la Hountine” fish farm (Belin-Béliet, France) located 12 km downstream from the Pissos hatchery. Fish were reared in fiberglass tanks until they reached 0.5 g and then in concrete raceways until the end of the experiment. The water temperature varied from 3 to 20 °C and oxygen concentration was not limiting (>80% saturation). During growth, fish were fed to satiation using extruded commercial feed (Le Gouessant, Lamballe, France). Density increased progressively to reach 70 kg/m³. Survival rate was 92.6% from tagging (d 198) to slaughter (d 509).

2.2. Recording processing traits

The slaughtering protocol detailed in Haffray et al. (2012b) limited the post-mortem storage duration to less than five days. Fish (n = 2042) were randomly slaughtered at 509 or 511 dpf. The two subgroups were treated in the same way: three days of fasting, live transportation by truck to the Aqualande processing plant (Roquefort, France, 50 km from the fish farms) for slaughter (CO₂ anesthesia, followed by bleeding in icy water), and then transportation by refrigerated truck to IFREMER (Nantes, France) for processing and data collection. Data collection at fish processing was done between two and four days after slaughter. Malformed fish (n = 18) evaluated by visual examination of the vertebral axis after filleting were excluded from the measurements. Four other fish were discarded from the dataset due to errors in data collection.

Fish with no malformations (n = 2020) were assigned to parents by the French laboratory for livestock genotyping LABOGENA (ISO 17025 accredited, Jouy-en-Josas, France) using microsatellite markers. The rate of correct assignment to a single parental pair with a maximum of one mismatch authorized was 99.5%, and 559 full-sib families were represented out of the 600 expected (Haffray et al., 2012b). All sires and all dams were represented. Spontaneous triploids (n = 48), identified from their DNA-fingerprint signature, were removed from the statistical analysis (see Haffray et al., 2012a).

Body length (BL), body weight (BW), Fulton coefficient K (= BW (g) * 100/BL³ (cm)), head yield (Head%), gutted carcass yield (Carc%), fillet yield (Fil%) and headless gutted carcass yield (HGCarc%) already reported by Haffray et al. (2012b) are presented Table 1. HGCarc% was preferred to Fil% for expressing fillet yield as it exhibited a very high genetic correlation with fillet yield (0.97 ± 0.01) and a higher heritability (0.54 ± 0.04 vs. 0.35 ± 0.04) making indirect selection on this trait more efficient than direct selection on fillet yield (see Haffray et al., 2012b).

2.3. Recording external and internal body shape traits

Each individual was photographed at processing in Nantes, using a digital camera (Canon PowerShot S50 2592 × 1944 pixels). Coordinates of nineteen morphometric points (landmarks) were digitized

Table 1

Mean ± standard deviation, maximum, minimum and number (N) of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* measured for body weight (BW), body length (BL), condition coefficient (K), carcass yield (Carc%), head yield (Head%) and headless gutted carcass yield (HGCarc%).

Trait	Mean ± SD	Minimum	Maximum	N
BW (g)	1639.2 ± 350.9	424.5	2801.5	1962
BL (cm)	48.1 ± 3.0	36.2	55.2	1958
K (100 * g/cm ³)	1.46 ± 0.11	1.08	1.93	1935
Carc%	87.7 ± 1.4	82.3	93.4	1948
Head%	11.1 ± 0.9	8.3	14.9	1925
HGCarc%	76.6 ± 1.5	71.0	81.4	1913

using Visilog 6.7 software (Fig. 1a). These coordinates allowed the calculation of twenty three variables (Fig. 1b to d): seven heights (Ht and H1 to H6), the head perimeter (P), seven lengths (L1 to L7), six surfaces (A1 to A6) and two angles (β_1 and β_2). The distance between two landmarks A (x_A, y_A) and B (x_B, y_B) were calculated by $d = \sqrt{(x_B - x_A)^2 + (y_B - y_A)^2}$. Surface areas were calculated based on angle estimation with the Al-Kashi theorem in a triangle between three landmarks A, B and C, for which $AB^2 = AC^2 + BC^2 - 2 AC BC \cos(\hat{ACB})$. Each of the six surface areas was first divided into two triangles for which heights were also estimated using the Al-Kashi theorem. The surface area of each triangle was then calculated, as surface area = (base height) / 2, and summed to get the total surface area of each pair of triangles.

Four thicknesses and one internal depth measured with ultrasound imagery (Hospimedi, LC100, 7.5 MHz) are represented in Fig. 2: Echo4, Echo5, Echo8, Echo11 and Echo23.

Eighty-four new variables were calculated by the division of the previously measured twenty-eight variables by BW, BL and LogBW. Twenty-one additional variables that we considered to have some biological meaning were also calculated as differences between sums, subtractions and ratios of the calculated variables. The total number of variables was one hundred twenty eight. Only variables with a significant effect and, hence, a capacity to predict processing yields in the model were included in this publication.

2.4. Selection of variables and definition of models to predict yields

Geometric morphometrics is a powerful statistical method for describing and analyzing shape changes (Rohlf and Marcus, 1993). In order to identify the morphology associated with high or low processing yields, two groups of 100 fish corresponding to the 10% highest or the 10% lowest yields were randomly chosen, between which there were no significant differences in mean BW.

Shape variations of these 200 fishes were analyzed using APS software (Penin, 2007). Briefly, this method consists of a Procrustes superimposition of landmarks. The principal components of shape (PCs) are computed from a principal component analysis of the Procrustes residuals. Finally, the low and high yield groups are defined in the overall population and a discriminant analysis was performed to obtain the shape vector which discriminates the two groups. The

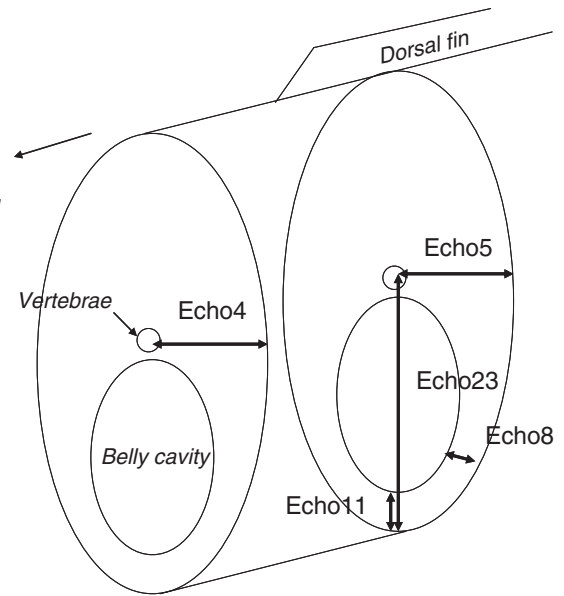


Fig. 2. Position of the five ultrasound measures Echo4, Echo5, Echo8, Echo11 and Echo23 (± 0.01 mm) obtained with a Hospimedi LC100 ultrasound machine equipped with linear 7.5 MHz probe.

statistical tests were calculated with a reduced number of PCs, corresponding to the highest values of R^2 and F-test. APS allows a graphical representation of the discriminant function; the shape differences obtained along the discriminant vector contribute to identifying pertinent variables to include in a prediction model.

Finally these variables were used in a multiple linear regression using the reg.best function of the R software package to estimate the best prediction model with highest R^2 and F value to predict $Car\%$ (ModCar%), $Head\%$ (ModHead%) and $HGCarc\%$ (ModHGCarc%).

Models were validated by cross validation using the cv.glm function of the Boot package (Canty and Ripley, 2013) in R software for assessing how the results can be generalized to an independent dataset. First, the dataset is divided into K subsets (here $K = 20$), and then the analysis is performed on the data of the K-1 subsets called "training sets" and validated on the data of the remainder of

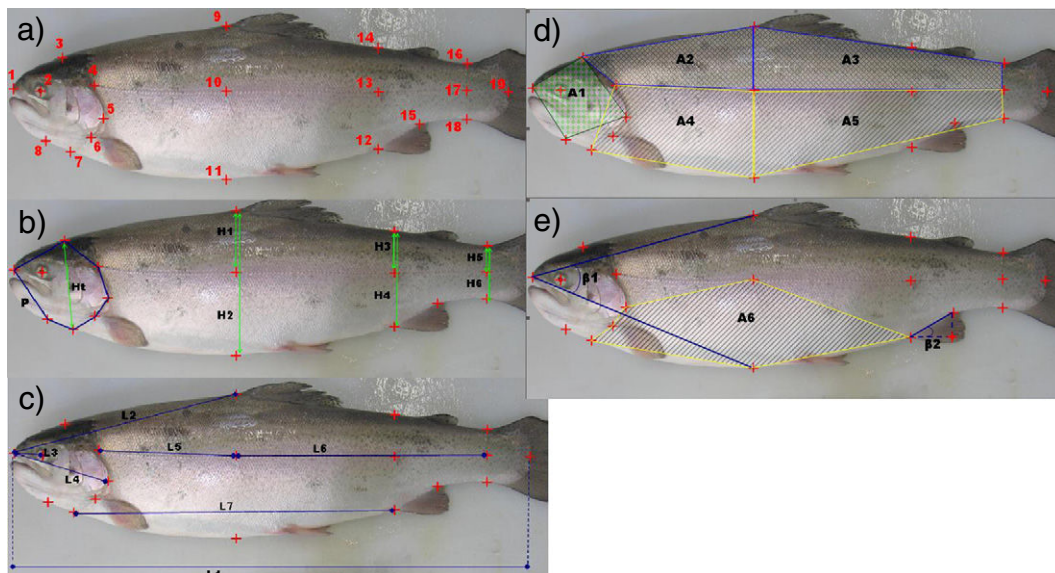


Fig. 1. Landmarks (1a) (1 to 19) used to calculate: (1b) seven heights (Ht and H1 to H6) and the head perimeter (P), (1c) seven lengths (L1 to L7), (1d and 1e) six surfaces (A1 to A6), and (1e) two angles (β_1 and β_2) on large rainbow trout.

the dataset, called the “validation set”. Multiple rounds are performed and each set is used for training and for validation. The validation result is the Root Mean Square Error of Prediction (RMSEP). Models were computed to calculate the predicted yield value for each fish and each type of yield.

2.5. Statistical analysis and estimation of genetic parameters

Mean and standard deviation for each trait and fixed effects were estimated using the SAS software package. Maternal common environment effect, with dams considered as a random effect ($n = 60$), and fixed effects (day of slaughtering, day of measurement) were not significant for any of the traits considered (Haffray et al., 2012b).

Heritability was estimated using VCE 6 software (Groeneveld et al., 2008) with a univariate animal model for each trait:

$$Y = \mu + Za + \varepsilon$$

where Y is the vector of observations, μ is the mean of the performance, Z the incidence matrix, a the vector of random additive genetic effects and ε is the vector of random residual effects. Genetic correlations between traits were estimated with bivariate animal models.

The expected genetic gains of full-sib selection (FS) or indirect individual selection (IS) on the models were compared with direct individual mass selection (MS), which is a theoretical point since this is

not possible to carry out mass selection on lethal traits, using Falconer and McKay (1996) formulas:

- Expected genetic gain (ΔG) in the case of direct individual mass selection (MS) was calculated by: $\Delta G = i h^2 \sigma_x$, where h^2_x is the heritability of the trait X , i is the selection intensity on X and σ_x is the phenotypic standard deviation of the trait X selected.
- Expected correlated response (CR) to indirect individual selection (IS) on the models (criteria) was calculated by: $CR = i_x h_x \sigma_y h_y r_g$, where i is the selection intensity, h_x and h_y are the square roots of heritability of the trait X selected and Y is the trait targeted for improvement, σ_y is the phenotypic standard deviation of the correlated trait to improve and r_g is the genetic correlation between traits X and Y .
- Expected genetic gain in the case of full-sib family selection (FS) was calculated by: $R_s = \frac{i \sigma_p h^2 n r}{\sqrt{n(1+(n-1)t)}}$, where i is the selection intensity, σ_p is the phenotypic standard deviation of the trait selected, h^2 is its heritability, n is the number of sibs measured per family, r is the correlation between additive genetic values of sibs (here $r = 0.5$ within full-sib families) and t is the phenotypic intra-class correlation (with $t = rh^2$, assuming common environmental effects (c^2) to be zero as all fish are reared in common garden conditions). Effects of selection methods (MS, FS and IS) were computed with 10% selection pressure ($i = 1.755$) on the selected trait or indirect criteria for the three yields to improve. As family selection efficiency depends on the number of

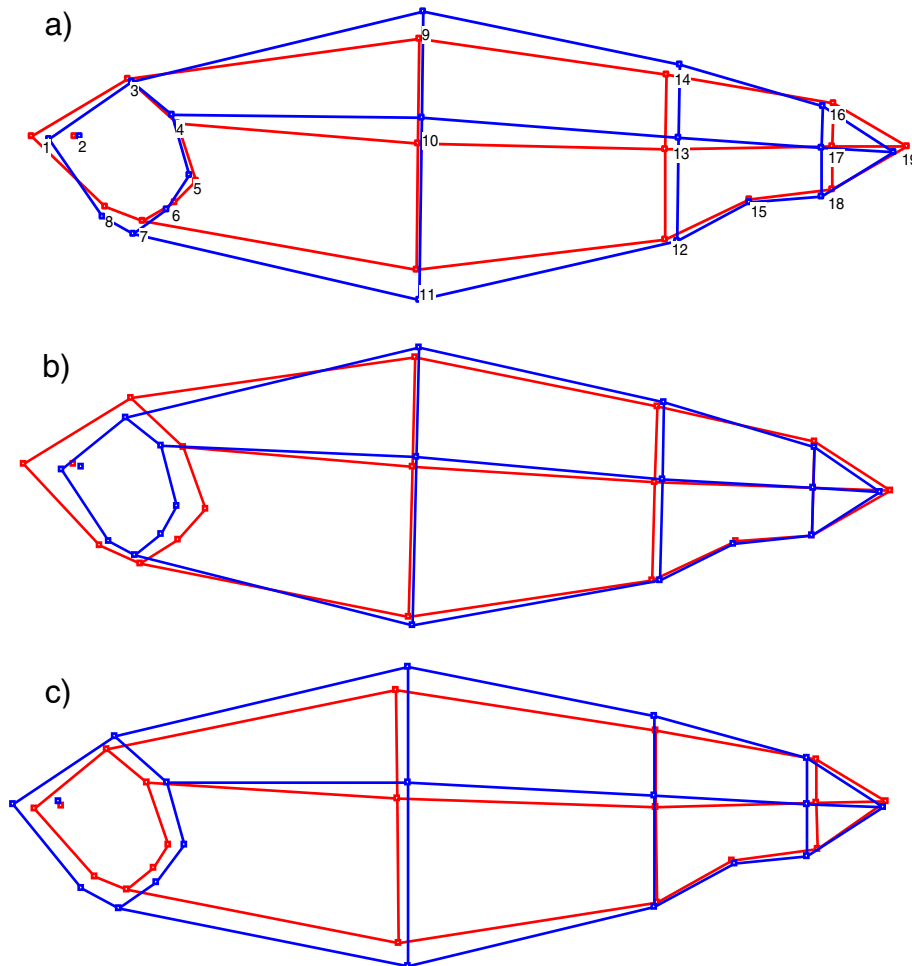


Fig. 3. Graphical representation of shape differences with the discriminant vectors for Carc%, Head% and HGCarc% created using APS software (Penin, 2007): (3a) Carc%, (3b) Head%, (3c) HGCarc%. The highest values are represented in red and lowest values in blue.

Table 2

Multiple linear regression models to predict carcass yield (*ModCarc%*), head yield (*ModHead%*) and headless gutted carcass yield (*ModHGCarc%*) in rainbow trout with R^2 , F Fisher test value, RMSEP and prediction equation.

Variables selected	Descriptions	
<i>Carc%</i>		
X1	(H4–H3)/(H2–H1)	Ratio between ventral heights
X2	Echo8/Echo23	Ratio between belly ultrasound measures
X3	A6/(A1 + A2 + A3 + A4 + A5)	Ratio between belly surface area and the total body surface
Regression characteristics: R^2 : 0.40 F: 400.7 $Carc\% = 88.6607 + 7.5733.X1 + 32.8458.X2 - 26.1840.X3$		
<i>Head%</i>		
X4	(A1/E5)/BW	Ratio between head surface area and body thickness measured by ultrasound reported to the total body weight
X5	Ht/(L5 + L6)	Ratio between head height and lateral line length
X6	K	Fulton coefficient
X7	A1/BW	Ratio between head surface area and body weight
Regression characteristics: R^2 : 0.50 F: 440.6 $Head\% = 9.21682 - 0.30296.X4 + 19.90169.X5 - 2.17887.X6 + 1.97149.X7$		
<i>HGCarc%</i>		
X2	Echo8/Echo23	Ratio between belly ultrasound measures
X1	(H4–H3)/(H2–H1)	Ratio between ventral heights
X3	A6/(A1 + A2 + A3 + A4 + A5)	Ratio between belly surface area and the total body surface
X4	(A1/E5)/BW	Ratio between head surface area and body thickness measured by ultrasound reported to the total body weight
X5	Ht/(L5 + L6)	Ratio between head height and lateral line length
X7	A1/BW	Ratio between head surface area and body weight
Regression characteristics: R^2 : 0.38 F: 179 $HGCarc\% = 84.47835 + 30.57464.X2 + 4.38170.X1 - 26.00902.X3 + 0.47883.X4 - 17.75211.X5 - 3.01471.X7$		

sibs measured per family and on between-family selection pressure, two scenarios of full-sib selection (FS) were calculated with 10% selection pressure and 100 or 10 sibs per family (FS(10%, 100); FS(10%, 10)). However, as selection efficiency also depends on economic constraints, a third scenario of sib selection was also considered that was more in agreement with technical and economical practices (see Gjerde et al., 2012; $i = 0.47$ to 0.98), with 40% selection pressure ($i = 0.966$) and 10 sibs per family (FS(40%, 10)).

3. Results

3.1. Morphology of rainbow trout with low and high processing yields

A graphical representation of shape differences obtained with the discriminant function for low and high yield fish for *Carc%*, *Head%* and *HGCarc%* is given in Fig. 3.

The discriminant functions were highly significant with three PCs for *Carc%* ($R^2 = 0.37$ and $F = 38.5$, $P < 10^{-6}$), *Head%* ($R^2 = 0.5$, $F = 197$, $P < 10^{-6}$) and *HGCarc%* ($R^2 = 0.19$, $F = 23.5$, $P < 10^{-6}$).

The shape with the highest *Carc%* was more oblong (or salmon like) in the diagram, exhibiting nearly equal dorsal and ventral heights above and below the lateral line. Fish with the lowest *Carc%* exhibited higher belly heights than dorsal heights. The anal fin of the fish with the highest *Carc%* was advanced (due to a smaller belly cavity) and their tails began after the tails of the fish with the lowest *Carc%*. The highest *Carc%* also corresponded to a smaller head angle than the fish with the lowest *Carc%*.

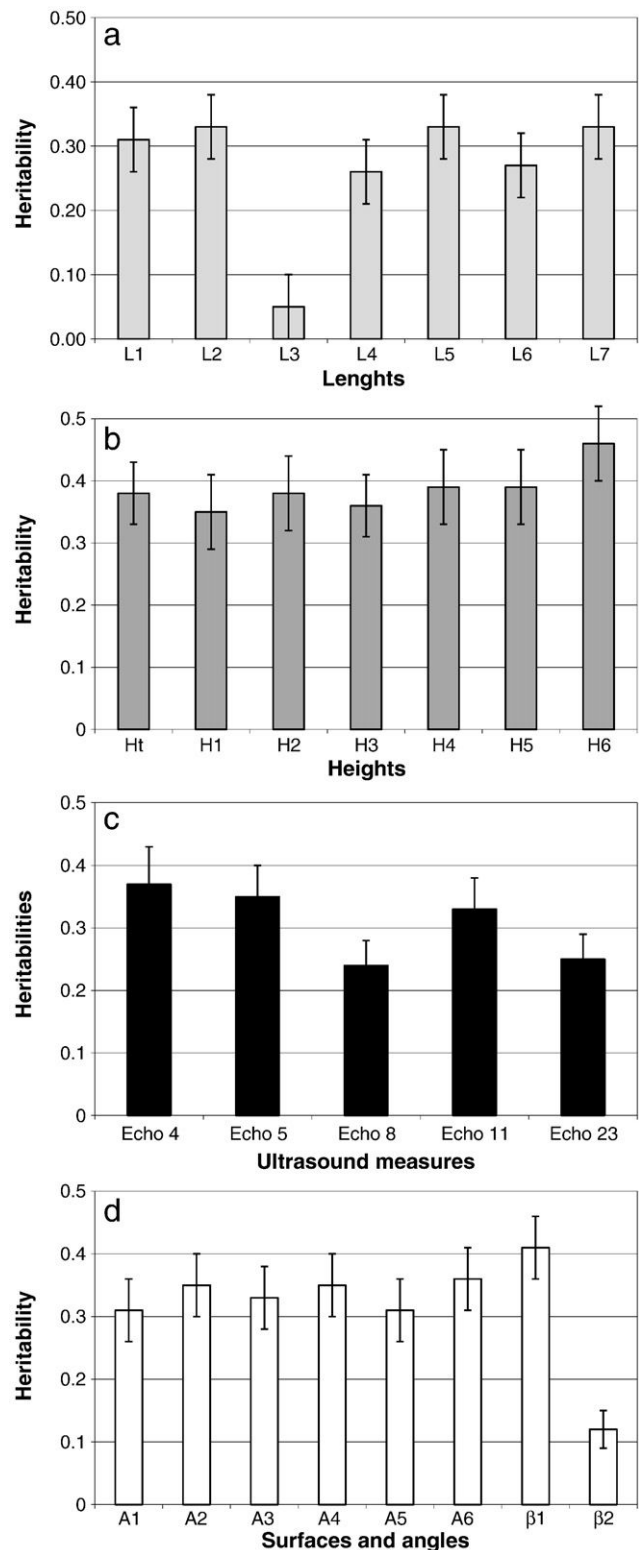


Fig. 4. Heritability of: (4a) body lengths (L1 to L7); 4b) body heights (Ht and H1 to H6); 4c) ultrasound measures (Echo4 to Echo23); and 4d) surface areas (A1 to A6) and angles (β_1 and β_2). Error bars: standard errors.

The two groups differed mainly by their relative head development, the group with the highest *Head%* having a higher head surface, a smaller trunk and a higher head height and length.

The conformation corresponding to the highest *HGCarc%* was the same as the conformation for the fish with the highest *Carc%* but with less head development.

Table 3

Heritability (\pm standard error) estimates (diagonal) in bold, phenotypic correlations (below the diagonal) and genetic correlations \pm standard error (above the diagonal) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* for body weight (BW), body length (BL), condition coefficient (K), carcass yield (*Carc%*), head yield (*Head%*), headless gutted carcass yield (*HGCarc%*) (already published (Haffray et al., 2012b)), and models of prediction of carcass yield (*Mod Carc%*), head yield (*ModHead%*) and headless gutted carcass yield (*Mod HGCarc%*).

	P	L	K	<i>Carc%</i>	<i>Head%</i>	<i>HGCarc%</i>	<i>ModCarc%</i>	<i>ModHead%</i>	<i>ModHGCarc%</i>
P	0.37 \pm 0.05	0.91 \pm 0.02	0.71 \pm 0.06	-0.13 \pm 0.11	-0.51 \pm 0.10	0.15 \pm 0.11	-0.26 \pm 0.12	-0.68 \pm 0.07	0.32 \pm 0.11
L	0.93	0.29 \pm 0.05	0.34 \pm 0.10	-0.04 \pm 0.11	-0.39 \pm 0.09	0.16 \pm 0.10	-0.13 \pm 0.12	-0.49 \pm 0.10	0.33 \pm 0.11
K	0.62	0.29	0.54 \pm 0.06	-0.13 \pm 0.09	-0.47 \pm 0.08	0.13 \pm 0.10	-0.29 \pm 0.11	-0.64 \pm 0.07	0.19 \pm 0.12
<i>Carc%</i>	-0.16	-0.08	-0.24	0.49 \pm 0.06	0.13 \pm 0.11	0.83 \pm 0.03	0.88 \pm 0.04	0.26 \pm 0.11	0.51 \pm 0.10
<i>Head%</i>	-0.61	-0.51	-0.5	0.22	0.47 \pm 0.06	-0.45 \pm 0.09	0.22 \pm 0.11	0.90 \pm 0.03	-0.69 \pm 0.07
<i>HGCarc%</i>	0.22	0.23	0.07	0.8	-0.39	0.55 \pm 0.06	0.70 \pm 0.07	-0.28 \pm 0.11	0.87 \pm 0.05
<i>ModCarc%</i>	-0.22	-0.14	-0.27	0.64	0.23	0.46	0.28 \pm 0.05	0.42 \pm 0.11	0.45 \pm 0.11
<i>ModHead%</i>	-0.63	-0.49	-0.58	0.22	0.68	-0.18	0.35	0.26 \pm 0.05	-0.59 \pm 0.09
<i>ModHGCarc%</i>	0.39	0.38	0.19	0.3	-0.46	0.56	0.44	-0.66	0.25 \pm 0.05

The variables selected in the models for the three prediction equations are presented in Table 2.

Carc% could be predicted using three variables (X1, X2 and X3) that associated the homogeneity of body shape from the middle part of the fish to its tail (X1) and the two ratios: abdominal fillet thickness to development of belly depth (X2) and visceral surface area to complementary surface area of the whole body (X3).

Head% could be predicted with four variables (X4, X5, X6 and X7) that associated the ratio of head surface area (A1) to fish thickness (E5) at constant BW, the ratio of head height to total body length measured as the total lateral line length (L5 + L6), the condition coefficient K and ratio of head surface area to BW.

HGCarc% could be predicted with the five variables that explained the best *Carc%* (X1, X2 and X3) and, inversely, *Head%* (X4, X5 and X7).

The mean predicted values were 88.39% \pm 0.99 for *ModCarc%*, 14.17% \pm 0.90 for *ModHead%* and 72.38% \pm 1.14 for *ModHGCarc%*. RMSEPs of the models were 1.07% for *ModCarc%*, 0.64% for *ModHead%* and 1.18% for *ModHGCarc%*. These values were systematically inferior to the standard errors of the real yield to be predicted: 1.4% for *Carc%*, 0.9% for *Head%*, and 1.5% for *HGCarc%*.

3.2. Heritabilities and genetic correlations

Heritabilities of the morphological traits measured (lengths, heights, ultrasound measures, surfaces and angles) were intermediate and ranged from 0.26 \pm 0.05 (E8) to 0.46 \pm 0.06 (H6), excepted L3 (0.05 \pm 0.02) and the angle β 2 (0.12 \pm 0.03) (Fig. 4).

The heritabilities of the yields to predict (*Carc%*, *Head%* and *HGCarc%*) and the predicted yields (*ModCarc%*, *ModHead%* and *ModHGCarc%*) and their phenotypic and genetic correlations are given in Table 3. The heritabilities of the predicted yields are nearly half those of the real yields being predicted (0.25–0.28 vs. 0.47–0.55). The prediction models tended to present higher genetic correlations with growth and conformation (BW, BL, K) than the real yields to be predicted (e.g. -0.68 \pm 0.07 between *Mod Head%* and BW vs. -0.51 \pm 0.10 between *Head%* and BW). Each predicted yield was highly genetically correlated with the real yield: 0.88 \pm 0.04 for *ModCarc%*, 0.90 \pm 0.03 for *ModHead%* and 0.87 \pm 0.05 for *ModHGCarc%*.

Heritabilities of the composite variables X1 to X7 and their genetic and phenotypic correlations with the real yields to be predicted (*Carc%*, *Head%* and *HGCarc%*) are given in Table 4. Several variables of the models exhibited high genetic correlation with one another or with the real yields to be predicted: X2 and X3 with *Carc%* (0.85 and -0.75), X4 and X7 with *Head%* (0.80 and 0.85), X2 with *HGCarc%* (0.72), and X4 with X7 (0.96 \pm 0.01).

3.3. Comparative expected genetic gains

Sib selection with 100 or 10 sibs per full-sib family [FS(10%, 100); FS(10%, 10)] created the same range of genetic progress for a 10% selection pressure (Fig. 5). The genetic gains of FS(10%, 10) were slightly

lower when compared with MS selection: 88.3%, 89.6% and 84.8% for *Carc%*, *Head%* and *HGCarc%*. FS(40%, 10) selection with 40% selection pressure decreased genetic gain to 50.1%, 50.8% and 48.1% of theoretical MS selection efficiency.

Individual selection (IS) progress for *Carc%*, *Head%* and *HGCarc%* was 66.5%, 66.9% and 58.7% of the theoretical progress that could be achieved by MS selection, respectively, but IS selection was 32.7%, 31.7% and 21.9% more efficient than FS(40%, 10) for same targeted processing yields.

4. Discussion

This study investigated a new procedure to identify external and/or internal morphological variables phenotypically correlated with different processing yields in fish. The application of geometric morphometric tools provided a visual basis that enabled a better understanding of phenotypic differences between high and low yields and the definition of pertinent combinations of variables that would provide an objective measure of differences observed intuitively by human eyes. These variables were combined in a linear regression model. Heritabilities of indirect criteria were estimated and the relative efficiency of indirect selection (IS) on these indirect criteria was compared with theoretical mass selection (MS) or sib selection (FS) with different family sizes (10 or 100) and two different selection pressures (10% or 40%).

4.1. Phenotypic linear models

The values estimated for RMSEP with the models were quite low and inferior to the standard errors of the real yields to be predicted, which validates the ability of the models to predict yields with acceptable precision for new data.

Phenotypic correlations between predicted yields and real yields were intermediate (0.56–0.68). A small number of studies had reported the application of linear combinations of morphological variables to predict phenotypic processing yields in fish (Bosworth et al., 2001; Rutten et al., 2004; Van Sang et al., 2009). The present study estimated the correlation coefficient between *HGCarc%* and *Fil%* as 0.56, which lies in the upper range of predictions of fillet yield made by previous authors on other species: 0.16 to 0.50 in female and male catfish (Bosworth et al., 2001), 0.38 in Nile tilapia (Rutten et al., 2004) and 0.77 in river catfish (Van Sang et al., 2009). None of these previous studies investigated *Carc%* or *Head%*, so results on these last two traits cannot be compared with previous work.

Fish with the highest *Carc%* had a homogeneous antero-posterior body shape, a smaller visceral depth combined with a high abdominal muscle thickness and a smaller relative visceral surface. Fish with the lowest *Head%* were those with a smaller head surface area and height and the highest body thickness. Those with the highest *HGCarc%*, and therefore highest fillet yield, were fish that combined traits defined in the previous two *ModCarc%* and *ModHead%* models. These results

Table 4
Heritability of selected traits included in the three different models to predict carcass yield (*Carc%*), head yield (*Head%*) and headed and gutted carcass yield (*HGCarc%*) and their genetic correlations (r_g) with body weight (BW), body length (BL) and the real yields to be predicted: carcass yield (*Carc%*), head yield (*Head%*) and headed and gutted carcass yield (*HGCarc%*).

Trait	X1 (H4–H3)/(H2–H1)	X2 Echo8/Echo23	X3 A6/(A1 + A2 + A3 + A4 + A5)	X4 (A1/E5)/BW	X5 Ht/(L5 + L6)	X6 K	X7 A1/BW
Heritability	0.23 ± 0.04	0.24 ± 0.04	0.25 ± 0.04	0.31 ± 0.05	0.33 ± 0.05	0.54 ± 0.06	0.26 ± 0.05
rg BW	–0.26 ± 0.11	–0.14 ± 0.13	0.29 ± 0.12	–0.86 ± 0.03	0.21 ± 0.12	0.71 ± 0.06	–0.70 ± 0.07
rg BL	–0.13 ± 0.13	–0.13 ± 0.13	0.11 ± 0.13	–0.72 ± 0.06	0.02 ± 0.12	0.34 ± 0.10	–0.55 ± 0.09
rg <i>Carc%</i>	0.63 ± 0.08	0.85 ± 0.05	–0.75 ± 0.06	0.22 ± 0.11	0.01 ± 0.11	–0.13 ± 0.09	0.30 ± 0.11
rg <i>Head%</i>	0.37 ± 0.11	0.12 ± 0.13	–0.18 ± 0.12	0.80 ± 0.05	0.48 ± 0.09	–0.47 ± 0.08	0.85 ± 0.04
rg <i>HGCarc%</i>	0.40 ± 0.11	0.72 ± 0.07	–0.59 ± 0.09	–0.23 ± 0.11	–0.27 ± 0.11	0.13 ± 0.10	–0.21 ± 0.12

confirmed that differences in body shape can be phenotypically linked to muscle and adipose tissue development and associated with processing yields in fish (Bosworth et al., 2001; Rutten et al., 2004; Van Sang et al., 2009).

4.2. Genetic parameters of predicted yields

Heritabilities of the combined variables that were used for the models were moderate (0.23–0.33), or intermediate for K (X6, 0.56). These moderate values, lower than some of the heritabilities estimated for some traits that composed these variables may be explained by intermediate genetic correlations between these traits and some antagonistic relationships.

The predicted yields had moderate heritabilities (0.25–0.28). The intermediate genetic correlations between the combined traits included in the models could also contribute to these low heritabilities.

Genetic correlations of predicted yields with real yields were high (0.87–0.90). Some of the variables that composed the models had very high genetic correlations with the real yields to be predicted (X2 and X3 with *Carc%*, X4 and X7 to *Head%* and X2 with *HGCarc%*), making some of these variables (like X2) nearly equally genetically correlated with the true measurements of the trait being predicted. However, none of the variables included in the models exhibited as

high a genetic correlation as the predicted yields, which therefore became the preferred criterion.

Previous authors who used single morphometric variables (Gjerde and Shaeffer, 1989; Neira et al., 2004; Rutten et al., 2005) or linearly-combined variables (Van Sang et al., 2012) did not find these variables to offer any added value compared with the measurement of the real yield to be predicted on sibs. However, none of these authors investigated such a large number of variables combining lengths, height and surfaces, body thicknesses or belly depth.

The X2 variable, which is highly genetically correlated with *Carc%*, is partly composed of Echo8, which was already reported as moderately genetically correlated (0.46–0.63) with dressing percentage (referred to here as *Carc%* by Gjerde and Shaeffer (1989)) in rainbow trout. However, the measurement of Echo23, the other component of X2, has not been previously reported. X2 is highly genetically correlated (0.85) with *Carc%* and is the first variable selected in the *Carc%* and *HGCarc%* models. The additional external morphometric variable allowed genetic correlations to be increased to 0.88 with the model. The gain in genetic correlation is limited when comparing predicted yields to X2. The predicted yield provided additional information on different relative body compartments and integrated other sources of morphological variations than X2.

Interestingly, fillet thickness at different locations (Echo4 and Echo5) was not selected in *ModHGCarc%*, which is highly genetically

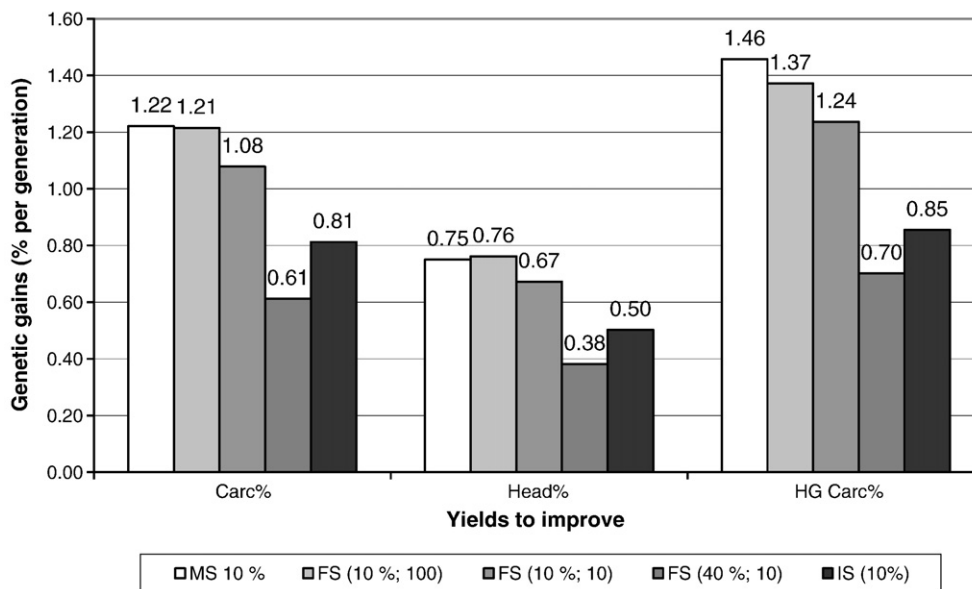


Fig. 5. Theoretical genetic gain (%) per generation on carcass yield (*Carc%*), head yield (*Head%*) and headed and gutted carcass yield (*HGCarc%*) according to five strategies of selection: 10% selection pressure when selection is made on the trait by theoretical mass selection (MS (10%)), when the trait is family selected with 100 or 10 full sibs measured per family (FS(10%, 100)) or (FS(10%, 10)), when indirect selection on morphological models is applied on live candidates (IS (10%)), or with 40% selection pressure with 10 full sibs per family (FS(40%, 10)).

correlated with *HGCarc%* and *Fil%* (0.87). As also proposed by Kause et al. (2007), it is mostly visceral fat deposition that determines *HGCarc%* variation and not here fillet thickness.

The present study confirmed the potential of ultrasound tomography, as initially investigated phenotypically in catfish (Bosworth et al., 2001). This technology is routinely used in livestock breeding programs to predict backfat thickness and increase percentage of lean cuts in pig (Lo et al., 1992), backfat thickness and *longissimus* muscle area or lean meat yield in beef cattle (Crews and Kemp, 2001; Nalaila et al., 2012) or breast meat yield in broiler and turkey (Case et al., 2012; Gaya et al., 2006). The genetic correlations estimated with the real yield to be predicted (0.87–0.90) in this study are in the same range as the trait measured to predict *longissimus* muscle area (0.87) in pig (Lo et al., 1992) and much higher than the trait measured to predict breast meat yield (0.64–0.69) in broiler (Gaya et al., 2006) or (0.47–0.75) in turkey (Case et al., 2012). When compared to Gjerde and Shaeffer (1989), Rye and Refstie (1995) and Neira et al. (2004), who measured morphological traits with calipers on slaughtered fish, ultrasound constitutes a major advancement in fish breeding as the trait can be measured on live candidates.

4.3. Relative genetic gains

Whatever the numbers of sibs measured per family, FS selection creates the same range of genetic progress at the same selection pressure. The advantage of FS selection is its simplicity, as no other measures than the processing yields need to be collected.

Indirect selection (IS) achieved less genetic progress than FS selection at the same selection pressure, even though the models are highly correlated with the real yields being predicted. This result was associated with model heritabilities that were half the size and a better efficiency of FS selection when the family size was higher than 10.

However, when selection pressure applied to FS selection was decreased to more realistic and economic selection pressure [FS(40%, 10)], as reported by Gjerde et al. (2012), the relative efficiency of FS selection dropped below the efficiency of IS selection kept at 10% selection pressure (IS, 10%). These higher selection responses benefitted from the very high genetic correlation between the models and the real yields being predicted; these had a greater impact on the estimation of the response than the heritability of the models, which were nearly 50% lower compared with the yields to be predicted.

However, very low correlated responses may also be expected with IS selection when trait heritability is very limited or close to zero, as for fillet yield in some experiments (Gjerde et al., 2012; Nguyen et al., 2010; Powell et al., 2009; Rutten et al., 2005; Van Sang et al., 2012).

The cost of measuring traits in FS selection schemes (rearing costs of additional full-sibs, labor costs and financial loss of the carcasses) needs to be balanced with the cost of measuring the traits to be combined in the models for IS selection. Whatever the selection pressure applied by breeders, a technical limitation of IS selection on models is the time required to collect the morphometric coordinates (here 1.5 months for nearly 2000 fish, not including data treatment). A *posteriori* data collection from digitalized pictures, as done in this study, is applicable by breeding companies. The increase of selection pressure on models will mean increasing the number of fish measured. This will require the development of adapted 2D or 3D imaging software before field applications. Marty-Mahé et al. (2004) and Blonk et al. (2010) provided first basis of automation of picture and body size traits captured by digital image analyses in fish.

4.4. The uncertainty of selection on ratios

The genetic parameters estimated here need to be considered with caution as they are composed of ratios or combinations of ratios. The theoretical bases of genetic parameters and selection on ratios remain an unresolved subject (Sutherland, 1965), even though selection

on condition coefficient *K* (which is a ratio) was efficient in fish (Ankorion et al., 1992) and very important morphometric differences were reported between rainbow trout with high or low fillet yields (Bugeon et al., 2010). Pure mathematical combinations between the relative variations of the ratio compounds and body weight, their relative heritability and their high genetic correlations with body weight, make results of such selection difficult to achieve. Several authors (Gjerde et al., 2012; Nguyen et al., 2010; Rutten et al., 2005) suggested that it would be preferable to make selection on body weight to increase the flesh quantity, although this has failed to improved fillet yield in some previous studies (Bonnet et al., 2002; Nguyen et al., 2010; Vandeputte et al., 2009). Combined selection on body weight and fillet yield (3 generations) also failed to increase fillet yield in tilapia (Gjerde et al., 2012), which was probably linked to the limited heritability of fillet yield (0.06 ± 0.04) reported in this study. However, the between-strain variation of gutted yield in rainbow trout (Morkramer et al., 1985), the positive response to selection on body shape (Ankorion et al., 1992) or processing yields in the channel catfish (Bosworth and Wolters, 2009) provided the first insights into the potential interest of selection on body shape or fillet yield to improve fillet yield, as suggested by other authors (Haffray et al., 2007, 2012b; Kause et al., 2007; Kocour et al., 2007; Navarro et al., 2009; Powell et al., 2009; Saillant et al., 2009). The recent advances in using the residuals of the allometric relationship between body compartments and body weight have suggested (Haffray et al., 2012b) or demonstrated (Egset et al., 2012) that selection on such residual, as used to select for feed efficiency in livestock, can be effective on modifying the equilibrium between body compartments independently of body weight.

5. Conclusion and perspectives for future work

This study evaluated a procedure to identify internal and external measures combined in a linear regression model to predict phenotypic processing yields. This study provides a major advancement in fish breeding using real time ultrasound imagery to quickly and non-invasively measure a limited number of body thicknesses highly genetically associated with yields of economic interest.

Estimations of genetic progress in response to indirect selection on the models provided expectation of improvements due to the very high genetic correlations between prediction from the models developed and the real yields to be predicted, but also the higher potential selection pressure on live candidates than with sib-family selection. The genetic parameters of these predicted yields are encouraging for application in fish breeding. However, potential mathematical bias associated with estimations of heritabilities of ratios and their genetic correlation with other traits make it necessary to estimate realized heritability obtained after selective breeding on these ratios or on the predicted yields.

Acknowledgments

The authors are indebted to the Aqualande staff involved in the production of the animals (J.-Y. Gayral, T. Espirat, J. P. Angama, J. F. Lamargot, S. Sétino, V. Petit). This work was supported by the French Office of Marine Products OFIMER (convention no. 083/08/C) and by the EU through FEP (convention no. 30900/2009). Authors are thankful to Helen Boudry for the improvement of the English and also to the reviewers for their remarks and proposals of improvement.

References

- Agreste, 2009. La salmoniculture française à l'étiage. Agreste Primeur (4 p., In French).
- Ankorion, Y., Moav, R., Wohlfarth, G.W., 1992. Bidirectional mass selection for body shape in common carp. *Genetics, Selection, Evolution* 24, 43–52.

- Blonk, R.J.W., Komen, J., Tenghe, A., Kamstra, A., van Arendonk, J.A.M., 2010. Heritability of shape in common sole, *Solea solea*, estimated from image analysis data. *Aquaculture* 307, 6–11.
- Bonnet, S., Haffray, P., Chevassus, B., Aubin, J., Fauconneau, B., 2002. Conformation and carcass quality traits in seawater adult brown trout: correlated responses to selection for freshwater body length growth and triploidy × selection interactions. *Aquaculture* 204 (3–4), 193 (Abstract).
- Bosworth, B.G., Wolters, W.R., 2009. Realized heritabilities for meat yield traits in divergently selected lines of channel catfish, *Ictalurus punctatus*. *Aquaculture* 247 (1–4), 6 (Abstract).
- Bosworth, B.G., Holland, M., Brasil, B.L., 2001. Evaluation of ultrasound imagery and body shape to predict carcass and fillet yield in farm-raised catfishes. *Journal of Animal Science* 79, 1483–1490.
- Bugeon, J., Lefèvre, F., Cardinal, M., Uyanik, A., Davenel, A., Haffray, P., 2010. Flesh quality in large rainbow trout with high or low fillet yield. *Journal of Muscle Foods* 21, 702–721.
- Canty, A., Ripley, B., 2013. *Boot: bootstrap R (S-plus) functions*. R Package Version 1.3-9.
- Case, L.A., Wood, B.J., Miller, S.P., 2012. The investigation of ultrasound technology to measure breast muscle depth as a correlated trait to breast meat yield in Turkey (*Meleagris gallopavo*). *Journal of Animal Science* 90, 3410–3417.
- Chevassus, B., Quillet, E., Krieg, F., Hollebecq, M.G., Mambrini, M., Labbe, L., Hiseux, J.P., Vandeputte, M., 2004. Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the “PROSPER” method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*). *Genetics, Selection, Evolution* 36, 643–661.
- Crews, D.H.J., Kemp, R.A., 2001. Genetic parameters for ultrasound and carcass measures of yield and quality among replacement and slaughter beef cattle. *Journal of Animal Science* 79, 3008–3020.
- Development Core Team, R., 2010. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria 3-900051-07-0 (URL <http://www.R-project.org>).
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Haffray, P., Chevassus, B., 2006. Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture* 252, 161–170.
- Egset, C.K., Hansen, T.F., Le Rouzic, A., Bolstad, G.H., Rosenqvist, G., Pélabon, C., 2012. Artificial selection on allometry: change in elevation but not slope. *Journal of Evolutionary Biology* 25 (5), 938–948.
- Falconer, D.S., McKay, T.F.C., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, Harlow, UK (455 pp.).
- Gaya, L.G., Ferraz, J.B., Rezende, F.M., Mourao, G.B., Mattos, E.C., Eler, J.P., Michelan Filho, T., 2006. Heritability and genetic correlation estimates for performance and carcass and body composition traits in a male broiler line. *Poultry Science* 85, 837–843.
- Gjerde, B., Shaeffer, L.R., 1989. Body traits in rainbow trout II. Estimates of heritabilities and phenotypic and genetic correlations. *Aquaculture* 80, 25–44.
- Gjerde, B., Mengistu, S.B., Ødegard, J., Johansen, H., Altamirano, D.S., 2012. Quantitative genetics of body weight, fillet weight and fillet yield in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* 342–343, 117–124.
- Groeneveld, E., Kovac, M., Mielenz, N., 2008. *VCE User's Guide and Reference Manual Version 6.0*. Friedrich Loeffler Institute, Neustadt, Germany (125 pp.).
- Haffray, P., Pincet, C., Rault, P., Coudurier, B., 2004. Domestication et amélioration génétique des cheptels piscicoles français dans le cadre du SYSAF. *INRA Productions Animales* 17 (3), 243–252 (In French).
- Haffray, P., Pincet, C., Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Merdy, O., Chavanne, H., Chatain, B., 2007. Heritabilities and G × E interactions for quality traits in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* 272, S265.
- Haffray, P., Vandeputte, M., Petit, V., Pincet, C., Chatain, B., Chapuis, H., Quillet, Dupont-Nivet, M., 2012a. Minimizing maternal effect in salmonid families mixed since eyed stages for selection and a posteriori DNA-pedigree. *Livestock Science* 150 (1–3), 170–178.
- Haffray, P., Pincet, C., Chapuis, H., Mazeiraud, E., Petit, V., Rault, P., Bugeon, J., Chatain, B., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., 2012b. Negative genetic correlations between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 368–369, 145–152.
- Kause, A., Paananen, T., Ritola, O., Koskinen, H., 2007. Direct and indirect selection of visceral lipid weight, fillet weight, and fillet percentage in a rainbow trout breeding program. *Journal of Animal Science* 85, 3218–3227.
- Kocour, M., Mauger, S., Rodina, M., Gela, D., Linhart, O., Vandeputte, M., 2007. Heritability estimates for processing and quality traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.) using a molecular pedigree. *Aquaculture* 270, 43–50.
- Lo, L.L., McLaren, D.G., McKeith, F.K., Fernando, R.L., Novakofski, J., 1992. Genetic analyses of growth, real-time ultrasound, carcass, and pork quality traits in Duroc and Landrace pigs: II. Heritabilities and correlations. *Journal of Animal Science* 70, 2387–2396.
- Marty-Mahe, P., Loisel, P., Fauconneau, B., Haffray, P., Brossard, D., Davenel, A., 2004. Quality traits of brown trout *Salmo trutta* cutlets described by automated color image analysis. *Aquaculture* 232, 225–240.
- Morkramer, S., Hörstgen-Schark, G., Langholz, H.J., 1985. Comparison of different European rainbow trout populations under intensive production conditions. *Aquaculture* 44, 303–320.
- Nalaila, S.M., Stothard, P., Moore, S.S., Wang, Z., Li, C., 2012. Whole genome fine mapping of quantitative trait loci for ultrasound and carcass merit traits in beef cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 91, 61–73.
- Navarro, A., Zamorano, M.J., Hildebrandt, S., Ginés, R., Aguilera, C., Afonso, J.M., 2009. Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth and carcass traits in gilthead seabream (*Sparus auratus* L.), under industrial conditions. *Aquaculture* 289, 25–230.
- Neira, R., Lhorente, J.P., Araneda, C., Diaz, N., Bustos, E., Alert, A., 2004. Studies on carcass quality traits in two populations of Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): phenotypic and genetic parameters. *Aquaculture* 241, 117–131.
- Nguyen, H.H., Ponzoni, R.W., Abu-Bakar, K.R., Hamzah, A., Khaw, H.L., Yee, H.Y., 2010. Correlated response in fillet weight and yield to selection for increased harvest weight in genetically improved farmed tilapia (GIFT strain), *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 305, 1–5.
- Penin, X., 2007. *APS. A Procrustes software*. <http://www.procuste.com/aps.html>.
- Powell, J., White, I., Guy, D., Brotherstone, S., 2009. Genetic parameters of production traits in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* 274, 225–231.
- Rohlf, F.J., Marcus, L.F., 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology & Evolution* 8, 129–132.
- Rutten, M.J.M., Bovenhuis, H., Komen, H., 2004. Modelling fillet traits based on body measurements in three Nile tilapia strains (*Oreochromis niloticus*, L.). *Aquaculture* 231 (1–4), 113–122.
- Rutten, J.M., Bovenhuis, H., Komen, H., 2005. Genetic parameters for fillet traits and body measurements in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Aquaculture* 246, 125–132.
- Rye, M., Refstie, T., 1995. Phenotypic and genetic parameters of body size traits in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Research* 26, 875–885.
- Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Sabourault, M., Haffray, P., Laureau, S., Vidal, M.-O., Chatain, B., 2009. Genetic variation for carcass quality traits in cultured sea bass. *Aquatic Living Resources* 22, 105–112.
- Sutherland, T.M., 1965. The correlation between feed efficiency and rate of gain, a ratio and its denominator. *Biometrics* 21, 739–749.
- Van Sang, N., Thomassen, M., Klemetsdal, G., Gjøen, H.M., 2009. Prediction of fillet weight, fillet yield and fillet fat for live river catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*). *Aquaculture* 288, 166–171.
- Van Sang, N., Klemetsdal, G., Ødegård, J., Gjøen, H.M., 2012. Genetic parameters of economically important traits recorded at a given age in striped catfish (*Pangasianodon hypophthalmus*). *Aquaculture* 344–349, 82–89.
- Vandeputte, M., Bugeon, J., Dupont-Nivet, M., Chavanne, H., Haffray, P., Lefèvre, F., Labbé, L., Vergnet, A., Chatain, B., 2009. Processing quality of selected fish: quasi-absence of correlated responses to selection on growth in the brown trout *Salmo trutta* and the sea bass *Dicentrarchus labrax*. *EAS Aquaculture Europe Conference, August 14–17, 2009, pp. 627–628*.

3.4. Article 4 : Haffray, P., Enez, F., Bugeon, J., Chapuis, H., Chatain, B., Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., 2018. Accuracy of BLUP breeding values in a factorial mating design with mixed families and marker-based parentage assignment in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 490, 350-354.

3.4.1. Résumé

Cette publication estime pour la première fois la précision des valeurs génétiques de caractères quantitatifs dans un système d'évaluation en familles mélangées depuis l'éclosion et créées à l'aide d'un plan de fécondation factoriel. Les précisions sont intermédiaires à élevées (0,6-0,8) du fait des nombreux liens génétiques entre les individus intra et inter-factoriels de pédigrées connu aussi depuis 3 générations. Ce travail démontre donc que ce système d'évaluation s'avère au minimum aussi précis que des systèmes classiques de référence plus lourds impliquant eux de disposer de nombreuses structures d'élevage en familles initialement séparées jusqu'à ce que leur marquage physique puisse être réalisé.

3.4.2. Principaux résultats et discussion

L'objectif de cette publication est d'estimer en familles mélangées identifiées par empreintes génétiques la précision des valeurs génétiques de caractères de production (croissance, découpe teneur en lipides et couleur de la chair). La connaissance de cette précision permet de sélectionner plus précisément des candidats (Oldenbroek and van der Waaij, 2015; Van Vleck, 1993) mais aussi de comparer les gains attendus en fonction de différentes méthodes de sélection. Au début de la thèse, et malgré leur importance par exemple en sélection des ruminants, aucune précision n'était étonnamment rapportée chez les espèces aquacoles, et encore moins dans des dispositifs d'évaluation en familles mélangées.

L'introduction d'une sélection sur collatéraux en sélection massale se heurte à l'impossibilité de maîtriser l'effectif de collatéraux par famille à un minimum requis de l'ordre de 10 pour disposer de précisions de qualité minimale du fait du compromis à trouver entre le tirage aléatoire des animaux et le besoin de limiter le nombre de collatéraux génotypés pour des raisons pratiques, mais aussi et surtout de coût.

Disposer de telles informations est donc essentiel afin de pouvoir comparer le mode d'évaluation proposé avec d'autres approches en familles initialement séparées de référence reconnues ou à terme comme la sélection génomique.

En parallèle d'un travail de simulation réalisé dans le cadre du même projet de recherche Quality-Truite que le thèse (Dupont-Nivet et al., 2010b), la publication a estimé pour la première fois chez une espèce aquacole la précision de valeurs génétiques de caractères de production en familles mélangées avec de grands effectifs de parents et de collatéraux.

Les résultats attendus sont de disposer des informations nécessaires à l'évaluation de l'efficacité du mode de sélection sur collatéraux en familles mélangées.

Le protocole mis en œuvre a utilisé les animaux phénotypés des publications n°2 et 3 (Haffray et al., 2013a) après contrôle des effets maternels non génétiques selon la procédure validée dans la publication n°1 (Haffray et al., 2012c). Pour rappel, les animaux (lots REF) ont été produits par croisements factoriels entre 60 mères et 100 pères selon 10 factoriels de 10 mères croisées avec 10 pères (600 familles). A 147 jours après fécondation une partie des poissons (lot REF, ou MIN dans la publication n°1) a été dérivée, regroupée et élevée sans tri de sélection en condition de pisciculture jusqu'à 1,6 kg (509 jours). Les poissons ont été phénotypés ($n = 2042$) à l'atelier expérimental d'Ifremer à Nantes par 17 personnes pendant 5 journées pleines. Les caractères abordés dans la publication se rapportent à la croissance, les rendements à l'éviscération et au filetage et la teneur en lipides (estimée indirectement par micro-ondes) et aux paramètres de couleur du filet dans le système international $L^*a^*b^*$.

Le pédigrée des poissons a été établi par empreintes génétique par marqueurs microsatellites. Les héritabilités et les corrélations génétiques ont été estimées avec le logiciel REMLF90 (Foulley et al., 1982) selon un modèle animal linéaire multivarié. Les précisions de valeurs génétiques ont été estimées à partir de l'erreur standard d'estimation de chaque valeur génétique produite sous REMLF90.

Les résultats suivants ont été obtenus :

- Les caractères de croissance entre le marquage à 70 g et l'abattage à 1634 g dans le lot non sélectionné (REF) sont faiblement corrélés ($r_g = 0,34$), ce qui amène donc à considérer ces caractères comme très différents génétiquement et quasiment indépendants et à déconseiller une sélection précoce pour espérer une amélioration à un poids plus tardif.
- Il est estimé pour la première fois en familles mélangées l'héritabilité du prédicteur de la teneur en lipides du filet ($0,55 \pm 0,06$) mesurée par micro-ondes (Fat Meter) chez la truite ainsi que celles des composantes de la couleur des filets dans le système international $L^*a^*b^*$ (CIE, 1976), dont celle de la couleur rouge a^* ($0,30 \pm 0,05$) .
- Malgré des effectifs très faibles par familles (≈ 2000 individus assignées pour 600

familles), les précisions des valeurs génétiques sont homogènes (CV <3 %) et élevées (0.630-0.817).

Le résultat le plus original de ce travail est que le dispositif d'évaluation génétique testé est associé à des précisions de valeurs génétiques homogènes et élevées par rapport aux premières valeurs publiés en familles séparées chez la truite (0,13 à 0,54 par exemple pour le rendement au filetage selon Gonzalez-Pena et al. (2016) et Kause et al. (2007) contre ici 0,62). Ce résultat confirme les valeurs obtenues par simulations réalisées en parallèle de ce travail dans le projet QualityTruite (Dupont-Nivet et al., 2010b). Il montre donc que le dispositif de familles mélangées avec croisement factoriel génère des précisions homogènes et au moins aussi élevées, voir plus élevées, que des dispositifs d'évaluation classiques en familles initialement séparées les plus fréquemment utilisés en aquaculture.

Cette homogénéité et cette précision sont obtenues malgré des effectifs moyens par famille de pleins frères limités (3,5) et très variables (de 1 à 13 par exemple pour le caractère Carc% représenté ci-dessous) ce qui va apparemment à l'encontre des références dans le domaine (Van Vleck, 1993). En fait, cette homogénéité et cette précision sont obtenues grâce à l'information additionnelle des demi-fratries paternels et maternels du plan de fécondation factoriels mais aussi en utilisant les autres demi-fratries potentielles des autres plans factoriels liées génétiquement par leur pédigrée comme le montre la figure suivante (Figure 27).

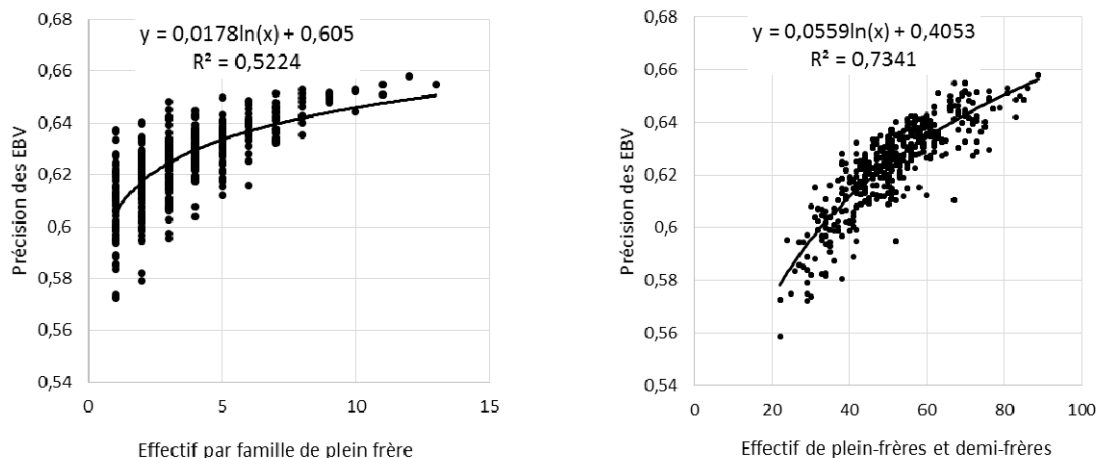


Figure 27 : Effet du nombre de collatéraux de plein-frères et ou de plein-frères et de demi-frères sur la précision des valeurs génétiques (EBV) des candidats du lot CAND pour le caractère de rendement à l'éviscération Carc% dans le lot REF de collatéraux non sélectionnés.

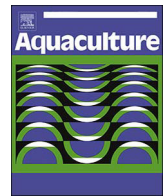
L'intérêt du croisement factoriel a été aussi confirmé récemment pour disposer de meilleures précision des valeurs génomiques en aquaculture (Nirea et al., 2014; Sonesson and Odegard,

2016). Ces résultats sont intéressants car ils permettent de retenir que les schémas de sélection en familles mélangées utilisés en France devraient être favorables à l'introduction de la sélection génomique dans les cheptels aquacoles français, ce qui n'était pas évident avant leur obtention.

Ce résultat important a été obtenu avec des plans factoriels réalisés par fécondation artificielle. Son extension à d'autres espèces pour lesquelles la maîtrise de la reproduction artificielle serait moins élevée ne peut être envisagée simplement.

De même, ne sont abordé dans cette étude que des caractères continus. Il serait aussi opportun d'évaluer la précision des valeurs génétiques pour des caractères à seuils comme des caractères de résistance à des pathologies. En effet, le principe d'une évaluation de valeurs génétiques d'une résistance génétique sur collatéraux est utilisé aussi maintenant en France pour améliorer la résistance à des pathologies (flavobactériose, VNN, SHV, pasteurellose, IPN, vibriose) suite à des travaux de simulation (Chapuis et al., 2010). Du fait de l'impossibilité d'estimer cette précision avec des valeurs non transformées, cette précision pourrait être estimée après transformation des données sous échelle sous-jacente (Dempster and Lerner, 1950). Des collaborations récentes ont permis d'estimer ces précisions pour la résistance à la pasteurellose ou à la nodaviriose sur la daurade ou le bar (Aslam et al., 2017; Palaiokostas et al., 2018) de l'ordre de 0,45 et 0,62 en factoriels montrant que la sélection de caractères discontinus s'avère donc favorable aussi dans ce genre de système d'évaluation.

D'une façon plus générale, il apparaît donc que le dispositif d'évaluation en familles mélangées testé dans cette étude à partir de collatéraux non présélectionnés est robuste pour générer des paramètres génétiques et des précisions des valeurs génétiques élevées. Ce système a été généralisé chez différentes espèces tels que le bar, la daurade, l'esturgeon, le barramundi pour des caractères de production, de rendements de découpe, de qualité de la chair, de résistances à des pathologies, de reproduction femelle pour la production d'œufs ou de caviar mais aussi pour intégrer d'éventuelles interactions entre génotype et milieu tel que l'environnement d'élevage en cage pour une sélection à terre en milieu protégé sanitaire. D'une façon plus générale, il semble par contre opportun de préconiser l'estimation de la précision des valeurs génétiques pour évaluer les dispositifs d'évaluation génétiques d'espèces aquacoles qui diffèrent entre elles sur de nombreux points telles que bien sur le niveau de maîtrise de la reproduction artificielle mais aussi les différences de survies larvaires entre pontes ou du fait de pathologies ou mortalités juvéniles parfois importantes.



Short communication

Accuracy of BLUP breeding values in a factorial mating design with mixed families and marker-based parentage assignment in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*



Pierrick Haffray^{a,*}, Florian Enez^a, Jérôme Bugeon^b, Hervé Chapuis^c, Mathilde Dupont-Nivet^d, Béatrice Chatain^e, Marc Vandeputte^{d,e}

^a SYSAAF, LPGP, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes, France

^b INRA, UR1037, LPGP, Rennes, F-35042, France

^c SYSAAF, SRA/INRA, F-37380 Nouzilly, France

^d GABI, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-78350 Jouy-en-Josas, France

^e Ifremer, Chemin de Maguelone, F-34250 Palavas-les-Flots, France

ARTICLE INFO

Keywords:

Aquaculture

Salmonids

DNA parentage assignment

Sib selection

EBV accuracy

ABSTRACT

Marker-based parentage assignment provides the opportunity to investigate factors of efficiency for mixed-family designs and factorial mating. In such designs, family size is both uncontrolled and small, which may be thought to limit the accuracy of estimated breeding values (EBVs). The objective of this work was to estimate the accuracy of EBVs of growth and quality traits in a large factorial mating design and in commercial breeding conditions.

An expected six hundred full-sib families of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (2042 fish in total) were produced by ten factorial matings of six dams with ten sires. Fish were phenotyped for body weight, carcass yield, fillet yield, fillet fat content and fillet colour, and family information was recovered using microsatellite markers.

The accuracy of EBVs was estimated using or removing individual performance to mimic combined family selection (with individual phenotype) or sib selection (without individual phenotype).

The traits investigated had medium to high heritability (0.17–0.58). High to very high accuracy (0.630–0.817) was estimated for combined family selection. The accuracy of sib selection (not using individual phenotype) was 18–22% lower (0.542–0.638), but remained in the upper range reported for such traits.

This level of accuracy was higher than those reported in conventional breeding programs using separate family rearing. This was true even for families with a very low number of full-sibs. Individual EBV accuracy was more closely linked to the total number of full- and half-sibs of each fish than to its number of full-sibs. We hypothesize that this was due to the factorial mating, which led to a high number of the genetic ties between sibs.

These results highlight the possibility of introducing precise estimated breeding values for quality traits into combined or sib selection in breeding programs when using mixed families from factorial designs and marker-based parentage assignment in aquaculture species.

1. Introduction

Less than 10% of world aquaculture production benefits from genetically improved seed. When it does, this comes mostly from conventional family-based breeding programs (Gjedrem et al., 2012), using families reared separately until tagging and Best Linear Unbiased Prediction, or BLUP (Henderson, 1984). One of the major reasons for this limited development is the high cost of these programs, which require

both initial investment in numerous family tanks (> 100) and highly trained staff using very good traceability and rearing practices to limit both pedigree errors and initial tank effect. This is a serious obstacle for small and medium enterprises (SMEs) and for the initiation of selective breeding in new aquaculture species.

Alternative breeding schemes using marker-based parentage assignment and combining mass selection on traits measurable in candidates (such as growth) and sib selection on lethal traits (quality, disease

* Corresponding author at: SYSAAF, LPGP/INRA, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes, France.
E-mail address: pierrick.haffray@inra.fr (P. Haffray).

resistance, etc.) have not been greatly studied so far (Vandeputte and Haffray, 2014). This kind of breeding scheme limits both tank effect and initial investment, as all families can be reared together in just one tank. The use of common garden rearing and molecular pedigrees also relieves constraints on family number, allowing the production of more families for a fixed number of parents (e.g., by the use of factorial mating designs). This increases the potential for between-family selection intensity at a given level of inbreeding (Dupont-Nivet et al., 2006; Sorensen et al., 2005).

The relative efficiency of breeding programs can be assessed by the accuracy (r_{AA}) of the estimated breeding values (EBVs). This accuracy is the correlation between the true breeding value (TBV) and the EBV, and can be derived from mixed-model equations (Van Van Vleck, 1993).

In aquaculture, there are few reports on the accuracy of EBVs for production traits, with only two references available on conventional breeding schemes with initially separated families (Gonzalez-Pena et al., 2016; Kause et al., 2007) and one on a mixed families scheme (Blonk et al., 2010). One problem with the mixed-families design, using a posteriori parentage assignment, is that the number of sibs per family is variable and unpredictable. In addition, as factorial designs generate very high numbers of families, they can result in very low numbers of fish recorded from each family. Small and variable family sizes could be seen as unfavourable to the accuracy of breeding values.

The aim of the present work was to estimate the accuracy of EBVs for different traits (growth, carcass traits and fillet quality) in a factorial mating design in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* using a posteriori parentage assignment. Genetic parameters, EBVs and r_{AA} were estimated within a single generation using performances collected from a random sample of 2000 offspring. Both univariate and multivariate models were investigated as the literature mostly reports evaluations or simulations with univariate models, but breeding programs generally rely on multivariate models. The accuracy of sib selection was compared with combined family selection for each trait and with univariate or multivariate models using a leave-one-out (LOO) procedure, where the phenotype of any given individual was either used (combined selection) or not (sib selection).

These estimates of accuracy in a mixed-family design in aquaculture are expected to support the introduction of combined family or sib-based selection on quality traits in mass selection programs initially designed to improve growth.

2. Methods

2.1. Management and phenotyping of animals

The measured traits and rearing environments were indexed according to the ATOL (Animal Trait Ontology for Livestock) and EOL (Environment Ontology for Livestock) ontologies available on the ATOL (<http://www.atol-ontology.com/index.php/en/les-ontologies-en/visualisation-en>) website.

The offspring sample had already been used to estimate genetic parameters and design predictors for quality traits in previous studies (Haffray et al., 2012a; Haffray et al., 2013) and was established from a commercial line (Aqualande breeding company, Pissos, France). Six hundred all-female full-sib families from 60 dams and 100 sires were produced in one day (November 2004) through a partial factorial mating design with 10 independent blocks. Each block was the full factorial mating of 6 dams with 10 sex-reversed sires (neomales) and thus comprised 60 families. A piece of fin from each parent was kept in 95% ethanol for later marker-based parentage assignment. Eggs from maternal half-sib families were incubated separately by dam. At eyed stage, non-genetic maternal effects were managed by creating 12 new batches, each grouping spawns from 5 dams with similar mean egg size (Haffray et al., 2012b). Each batch was then expected to contain $5 \times 10 = 50$ distinct full-sib families. Each batch was reared separately until 147 days post fertilization (D147) when they had reached the

same mean length (BL, ATOL: 0001658) of 9.7 ± 0.7 cm. At this age, and before any selection, 250 individuals per batch ($n = 3000$ in total) were sampled at random and pooled (i.e., from 600 expected families). At D198 (BW = 73.2 ± 17.6 g), individuals were individually tagged with RFID transponders (Biolog-ID, France) and a piece of fin was preserved in 95% ethanol. At D220, fish were transferred to the “Viviers de la Hountine” fish farm (Belin-Béliet, France).

Water temperature varied from 3 to 20 °C during the year. Tanks and raceways were supplied with the “first” water just entering in the fish farm. Fish were vaccinated against *Yersinia ruckeri* at D220. They were grown under non limiting oxygen availability (> 80% oxygen saturation, EOL:0000186) and fed to satiation using Neo Extra extruded commercial feed (Le Guessant, Lamballe, France; 43% protein and 23% lipids) from 40 g to 300 g and Neo Ultra (41% protein and 26% lipids; 25 ppm astaxanthine) from 300 g to the final harvesting. Density (EOL: 0000043) increased with growth, but was kept to a maximum of 70 kg/m³.

For final phenotyping, fish were divided at random into two equal subgroups and slaughtered on two different dates (D509 and D511) in order to reduce the waiting time between slaughtering and phenotyping. Each sub-group was fasted for 3 days, anaesthetised (CO₂), killed by bleeding in icy water at the Aqualande processing plant (Roquefort, France, 50 km from the fish farms) and transported in a refrigerated truck to the IFREMER experimental facility (Nantes, France) for processing and data collection.

2.2. Data collection and parentage assignment

The fish were phenotyped for body weight (BW in g, ATOL: 0000351), gutted carcass yield (Car%, ATOL: 0000548), fillet yield (Fil %, ATOL: 0002305) as previously reported (Haffray et al., 2012a), as well as fillet fat content (Fat%; ATOL: 0001663) and redness (a*; ATOL: 0001017). Fat% was indirectly estimated by microwave absorption (Distell Fish Fat Meter) as the mean of the Fat Meter measurements at the anterior and the posterior dorsal positions above the lateral line of the left side of the fish (Douirin et al., 1998). Redness of the fillet was measured according to the international CIE L*a*b* colour space model (CIE, 1976) using a Minolta CR200 Chroma Meter to obtain the mean value of the a* component at three dorsal positions on the left fillet (anterior, medium or posterior). Malformed fish (ATOL: 0002265) were identified by visual observation of the vertebral axis after filleting. The very few fish found to have malformations of the vertebral axis (0.07%) were discarded from further analysis.

Fish were assigned to their parents by a private laboratory for livestock genotyping (Labogena, ISO 17025 accredited, Jouy en Josas, France) using thirteen microsatellites. Only fish unambiguously assigned by exclusion to both their parents with a maximum of two authorized mismatches were kept for statistical analysis. As previously reported (Haffray et al., 2012b), parthenogenetic autotriploids ($n = 29$) were discarded from the statistical analysis.

2.3. Genetic parameters

The weight of the carcass and fillets, as well as muscle fat% and a* are phenotypically linked to body weight. As commercial body weight was not expected to increase following selection (i.e., slaughter weight is fixed by the market), these traits were regressed on BW and the residual of the regression was used as the phenotype. For carcass weight and fillet weight, phenotypes at a fixed mean body weight were used as a proxy for the ratio (carcass yield Carc% and fillet yield Fil%, respectively) as suggested by Koch et al. (1963) to avoid spurious genetic correlations between the ratio and its denominator, in this case body weight.

Day of slaughter (2 levels), number of days after slaughtering (3 levels) and filleting operator (2 levels) were significant fixed effects (PROC MIXED, SAS; $p < 0.01$) for Fil% and the first two of these

effects were significant for fillet a^* colour.

Significance of maternal effect was tested (Chi-2 test) by comparing log-likelihoods (-2LL) of models with or without maternal effect (Haffray et al., 2012b), and was never significant.

Heritabilities (h^2) and EBVs were estimated with REMLF90 (Misztal et al., 2002) with an animal model and fixed effects when significant (see above). Data were normalized with the following formula, $x_{\text{new}} = [x - \mu] / \sigma$, where x is the phenotypic performance measured, μ is its mean and σ is its phenotypic standard deviation; so that all transformed traits had zero mean and unity variance. Univariate models (to enable comparison with previously published results) and multivariate models were applied to estimate accuracy. Multivariate models included all of the following traits: BW, Carc%, Fil%, Fat% and a^* .

2.4. Accuracy of EBVs

The accuracy of EBVs (r_{AA}) was calculated as the square root of the r_{AA}^2 determination coefficient (or CD) equal to $1 - [\text{var}(\hat{u} - u) / \text{var} u]$, where \hat{u} is the trait EBV, u the true but unknown BV and $\text{var} u$ the estimated genetic variance of the trait. For each individual, $\text{var}(\hat{u} - u)$, also called prediction error variance (PEV), was calculated as the square of the standard error (SE) of each EBV with the above-mentioned univariate or multivariate models. These accuracies corresponded to a combined family-based breeding program with performance also measured on candidates. In order to evaluate the accuracy of sib selection (with no performance measured on the candidates), the EBVs of each individual were also alternatively estimated without using their own performance in the model, in a leave-one-out (LOO) cross-validation procedure (Arlot and Celisse, 2010) in the multivariate model including all traits. The difference in mean accuracy with or without the use of own performance was tested with a Student's t -test ($p < 0.001$) for each trait.

3. Results

Basic statistics for all traits measured at slaughter are given in Table 1.

DNA parentage assignment success was 99.5%. All parents were represented in the progeny. The observed number of full-sib families was 559 (93.1% of the expected 600). The average full-sib family size was 3.5 ± 2.2 and varied from 0 to 13. Paternal (or maternal) half-sib family size varied from 8 to 45 (from 12 to 61).

Heritability at processing for the traits previously published (BW, Carc%, Fil%) for this experiment (Haffray et al., 2012a) and new traits (Fat% and a^*) is given in Table 2. The traits with the highest h^2 were Fat% (0.55 ± 0.04) and Carc% (0.49 ± 0.04).

The mean accuracy of EBVs is given for combined family selection (using all data, including individual phenotype) or for sib selection (using LOO cross-validation – leaving out the individual phenotype) in Table 2. Accuracy was high for combined family selection and significantly higher (t -test; $p < 0.001$) with multivariate models (0.724–0.803) than with univariate models (0.583–0.717), while both were significantly higher than the accuracy of sib-based selection with multivariate models (0.587–0.627).

Table 1
Phenotypic performance at slaughter.

Trait	Mean \pm SD	CV%	N
Body weight in g (BW)	1639 \pm 351	21.4	1962
Carcass yield in % (Carc%)	87.7 \pm 1.4	1.6	1948
Fillet yield in % (Fil%)	66.8 \pm 2.0	3.0	1925
Fat %	8.9 \pm 1.1	12.4	1876
Red saturation (a^*)	9.1 \pm 1.0	11.0	1910

Mean, standard deviation (SD), coefficient of variation (CV%) and number of fish (N) considered in the genetic analysis.

Non-genetic maternal effects were not significant (Haffray et al., 2012b), heritability was intermediate, and common environmental effects (c^2) were supposed to be close to zero (all animals being reared in a common garden). Thus, the number of relatives of each individual was expected to determine r_{AA} (Van Van Vleck, 1993). Fig. 1 shows the effect of the number of full-sibs or the number of full-sibs and half-sibs on the accuracy of EBV for Carc%, as an example. When considering only the number of full-sibs of an individual (Fig. 1a), there was a significant logarithmic regression between accuracy and the number of full-sibs ($r^2 = 0.52$). However, some families with very few full-sibs (1 or 2) had accuracies similar (0.64) to others with many more full-sibs (> 10). When also considering the number of half-sibs per family (Fig. 1b), the logarithmic regression was much improved ($r^2 = 0.73$), with a total number of full and half-sibs for each candidate varying between 22 and 89 in the same dataset. Similar trends were observed for all the other traits.

4. Discussion

We estimated genetic parameters and breeding accuracies for individual and sib evaluated traits (growth and quality traits) in a mixed-family factorial mating design. Intermediate to high accuracy of EBVs was estimated even with a low number of full-sibs per family (3.3 on average) for combined family selection and sib-based selection.

Heritability estimates for BW, Fil% and Carc% (already published in Haffray et al., 2012a) and for new traits (Fat% and a^*) were in the upper range of previous estimates already reported in rainbow trout (Kause et al., 2007).

Intermediate to high accuracy of EBVs was estimated for all traits in combined family selection with a multivariate model when the traits were measured on all individuals (0.630–0.817). These accuracy estimates were all above 0.5, the maximum when using half-sibs in a univariate model, and some estimates were higher than 0.71, the maximum when using full-sibs in a univariate model (Falconer and Mackay, 1996; Van Van Vleck, 1993). Logically, the lowest accuracy estimates were associated with the traits with the lowest heritability (Fil% and a^*) and the highest with the traits with the highest heritability (Carc% and Fat%). These accuracy estimates were higher than those simulated in *Solea solea* (Blonk et al., 2010) for body weight (0.558), with a much higher mean number of progenies per sire ($n = 67.8$) and per dam ($n = 78.8$). They were also higher than those simulated in Atlantic salmon (0.558–0.58) for a trait of intermediate theoretical heritability (0.40) based on 200 to 400 offspring per family for 200 independent full-sib families (Nielsen et al., 2011). They were still higher than those reported in a real breeding program for body weight (0.58) in Atlantic salmon (Tsai et al., 2015) with 712 individuals from 61 families, or those estimated in rainbow trout for fillet or gutted yield (0.54) based on 575 families phenotyped over two generations and a mean number of 4.65 individuals per family (Kause et al., 2007). Finally, these accuracy estimates were also much higher than those recently reported in rainbow trout for similar traits, such as the residual of fillet weight to body weight (0.25) or fillet yield (0.13) with five fish per family for 98 to 102 families produced over three generations (Gonzalez-Pena et al., 2016).

When only sib selection was considered (i.e., individual phenotype not used), accuracies decreased to intermediate levels (0.587–0.627). They were in the same range as those simulated with univariate models in Atlantic salmon (0.56–0.58) in the only publication on sib-selection available that provides such estimates for sib selection (Lillehammer et al., 2013).

Such intermediate to high breeding accuracy may be surprising considering our very low mean sib number per full-sib family (3.5–4), which was expected to lead to low accuracies. In mixed-family breeding programs using factorial designs, the number of full-sibs and half-sibs per candidate, not only the number of full-sibs, must be considered when discussing r_{AA} estimates. This hypothesis is in agreement with the

Table 2
Heritability and accuracy of EBVs for combined family selection or sib-based selection with multivariate or univariate models.

Trait	Heritability	Combined family selection with univariate model	Combined family selection with multivariate model	Sib selection with multivariate model
Body weight (BW)	0.37 (0.04)	0.717 ± 0.009	0.730 ± 0.015	0.598 ± 0.068
Carcass yield (Carc%)	0.49 (0.06)	0.626 ± 0.015	0.776 ± 0.017	0.618 ± 0.069
Fillet yield (Fil%)	0.31 (0.05)	0.583 ± 0.020	0.724 ± 0.016	0.587 ± 0.067
Fat content of the fillet (Fat%)	0.55 (0.06)	0.632 ± 0.015	0.803 ± 0.037	0.627 ± 0.070
Red colour saturation of the fillet (a*)	0.30 (0.05)	0.587 ± 0.020	0.736 ± 0.015	0.592 ± 0.067

Heritability and mean accuracy (± standard deviation) of EBV estimated for combined family selection with a univariate or multivariate model or sib-based selection with a multivariate model for growth (BW), processing traits (Carc% and Fil%) or fillet quality traits (Fat% and a*).

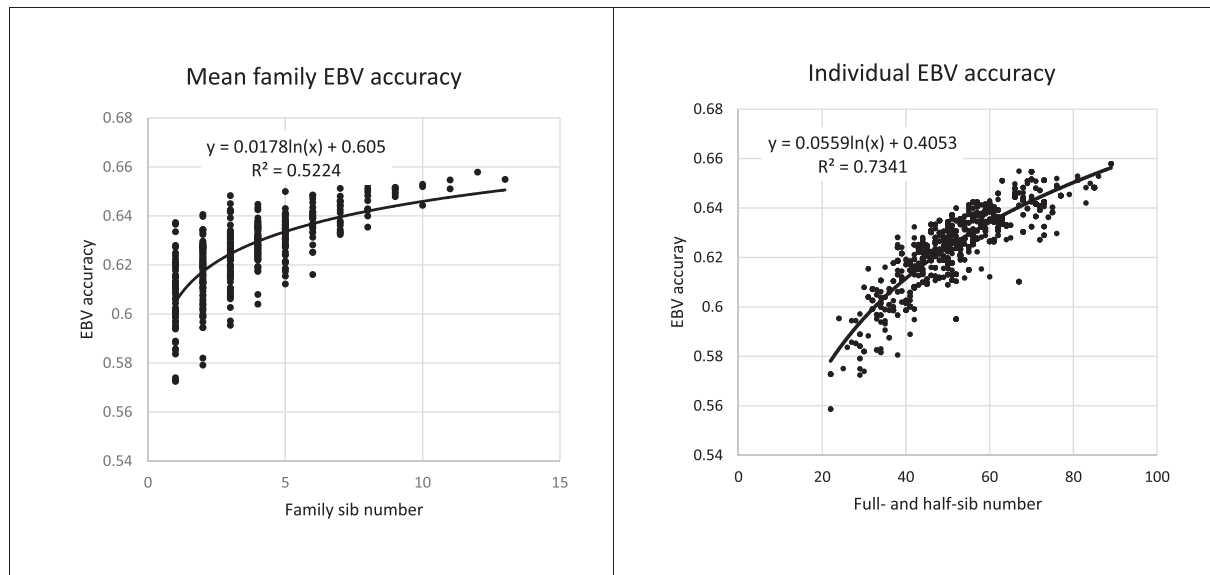


Fig. 1. Effect of the number of full-sibs or the sum of full-sibs and half-sibs on EBV accuracy of the candidates of the CAND group for Carc% using sib information from the REF group. Familial EBV accuracy as a function of the number of 1a) sib number per family; 1b) full- and half-sib number per family.

positive effect of factorial mating structure on genetic gain proposed for genomic selection of sib-evaluated traits (Nirea et al., 2014). However, the number of full- and half-sibs was not sufficient to explain the residual variability of accuracy for a given number of sibs in Fig. 1b. This therefore implies variation in the number of cousins and half-cousins due to some parents being more or less related across and within factorial blocks. Finally, the combined use of a factorial mating design and BLUP estimations may thus compensate the very low number of full-sibs per family by also using additional information provided by the numerous genetic connections between factorials in the population.

Nevertheless, our results were obtained in a salmonid species with well-controlled reproduction and in which it is easy to produce factorial mating designs. Transfer to other situations (e.g., with natural spawning) or selection strategies, including genomics selection, would require further investigation to take into account the variations in biological or technical factors.

5. Conclusions and perspectives for application

This study is the first of its kind estimating genetic parameters, EBVs and r_{AA} of growth, processing traits and fillet quality in a mixed-family rearing design. The accuracy of EBVs was high, at least equivalent with those simulated in conventional (using separate families) breeding programs, and superior to those estimated from conventional breeding program data. This provides new insights for starting selection programs combining mass selection for growth and sib-based selection on quality traits. The results were obtained from a particular dataset and generalisation to other species or situations should be made with care.

The relative simplicity of this procedure and the high r_{AA} support the development of combined mass and sib-based selection programs without investment in specialized family rearing units, at least for species with limited market size or at an early stage in domestication. Preliminary results or simulations also highlighted the practical feasibility of using similar designs to integrate disease resistance from non-selected sibs (Chapuis et al., 2010; Norris et al., 2008).

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

PH managed the project, estimated the heritabilities and r_{AA} and wrote the manuscript, FE estimated accuracy of EBVs and set up the LOO procedure, JB managed the data collection on a* colour and Fat%, HC supervised the estimation of genetic parameters and of EBV accuracy, MDN and MV supervised the genetic data treatment and the writing of the manuscript. All authors contributed to designing the study, interpreting the results, revising the manuscript and read and approved the final manuscript.

Acknowledgements

The authors are indebted to Cyrilles Deshayes and Marine Levadoux from the French Interprofessional Committee for Aquaculture Products (CIPA) for their support and management of the project and the staff of

INRA, IFREMER and French breeding companies who are members of SYSAAF (Aqualande, Viviers de France, Font Rome Pisciculture and Les Fils de Charles Murgat) for their participation in the fish rearing and data collection. This work was supported by the French National Interprofessional Office for Marine and Aquaculture Products (OFIMER) (convention no. 083/08/C) and by the European Union through the European Fisheries Fund (EFF, convention no. 30900/2009).

References

- Arlot, S., Celisse, A., 2010. A survey of cross-validation procedures for model selection. *Statist. Surv.* 4, 40–79.
- Blonk, R.J.W., Komen, J., Tenghe, A., Kamstra, A., van Arendonk, J.A.M., 2010. Heritability of shape in common sole, *Solea solea*, estimated from image analysis data. *Aquaculture* 307, 6–11.
- Chapuis, H., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Quillet, E., 2010. Selection for an improved disease resistance using factorial mating designs and molecular based pedigrees in fish: a simulation study. In: *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. N°0210 CD Rom Paper, Leipzig, Germany.
- CIE, 1976. Official Recommendations on Uniform Colour Space, Colour Difference Equations and Metric Colour Terms. Suppl. N°2 to CIE publication N°15.
- Douirin, C., Haffray, P., Vallet, J.L., Fauconneau, B., 1998. Determination of the lipid content of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) filets with the Torry fish fat meter (R). *Sci. Aliment.* 18, 527–535.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Haffray, P., Chevassus, B., 2006. Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture* 252, 161–170.
- Falconer, D.S., Mackay, T.F.C., 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Pearson Education Limited, Harlow.
- Gjedrem, T., Robinson, N., Rye, M., 2012. The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: a review. *Aquaculture* 350, 117–129.
- Gonzalez-Pena, D., Gao, G.T., Baranski, M., Moen, T., Cleveland, B.M., Kenney, P.B., Vallejo, R.L., Palti, Y., Leeds, T.D., 2016. Genome-wide association study for identifying loci that affect fillet yield, carcass, and body weight traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Front. Genet.* 7.
- Haffray, P., Bugeon, J., Pincet, C., Chapuis, H., Mazeiraud, E., Rossignol, M.N., Chatain, B., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., 2012a. Negative genetic correlations between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 368, 145–152.
- Haffray, P., Vandeputte, M., Petit, V., Pincet, C., Chatain, B., Chapuis, H., Meriaux, J.C., Coudurier, B., Quillet, E., Dupont-Nivet, M., 2012b. Minimizing maternal effect in salmonid families mixed since eyed stages and a posteriori DNA-pedigree. *Livest. Sci.* 150, 170–178.
- Haffray, P., Bugeon, J., Rivard, Q., Quillet, B., Puyo, S., Allamelou, J.M., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., 2013. Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 410, 236–244.
- Henderson, C.R., 1984. In: Schaeffer, L.R. (Ed.), *Applications of Linear Models in Animal Breeding*, Third Edition. .
- Kause, A., Paananen, T., Ritola, O., Koskinen, H. (Eds.), 2007. Direct and indirect selection of visceral lipid weight, fillet weight, and fillet percentage in a rainbow trout breeding program. *J. Anim. Sci.* 85, 3218–3227.
- Koch, R.M., Gregory, K.E., Chambers, D., Swiger, L.A., 1963. Efficiency of feed use in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 22, 486.
- Lillehammer, M., Meuwissen, T.H.E., Sonesson, A.K., 2013. A low-marker density implementation of genomic selection in aquaculture using within-family genomic breeding values. *Genet. Sel. Evol.* 45.
- Misztal, I., Tsuruta, S., Strabel, T., Auvray, B., Druet, T., Lee, D., 2002. BLUPF90 and related programs (BGF90). In: *Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France, Communication No. 28–27. 28. pp. 21–22.
- Nielsen, H.M., Sonesson, A.K., Meuwissen, T.H.E., 2011. Optimum contribution selection using traditional best linear unbiased prediction and genomic breeding values in aquaculture breeding schemes. *J. Anim. Sci.* 89, 630–638.
- Nirea, K., Sonesson, A.K., Lillehammer, M., Meuwissen, T., 2014. Effect of family structure and size on genomic selection accuracy in aquaculture breeding. In: *Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*.
- Norris, A., Foyle, L., Ratcliff, J., 2008. Heritability of mortality in response to a natural pancreas disease (SPDV) challenge in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts on a West of Ireland sea site. *J. Fish Dis.* 31, 913–920.
- Sorensen, A.C., Berg, P., Woolliams, J.A., 2005. The advantage of factorial mating under selection is uncovered by deterministically predicted rates of inbreeding. *Genet. Sel. Evol.* 37, 57–81.
- Tsai, H.Y., Hamilton, A., Tinch, A.E., Guy, D.R., Gharbi, K., Stear, M.J., Matika, O., Bishop, S.C., Houston, R.D., 2015. Genome wide association and genomic prediction for growth traits in juvenile farmed Atlantic salmon using a high density SNP array. *BMC Genomics* 16.
- Van Vleck, D.L., 1993. *Selection Index and Introduction to Mixed Model Methods*.
- Vandeputte, M., Haffray, P., 2014. Parentage assignment with genomic markers: a major advance for understanding and exploiting genetic variation of quantitative traits in farmed aquatic animals. *Front. Genet.* 5.

3.5. Article 5: Haffray, P., Coudurier, B., Pincet, C., Enez, F., Bugeon, J., Bestin, A., Quillet, E., Chapuis, H., Chatain, B., Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., 2017. Reliability and bias of breeding values derived from pre-selected sib information in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in a mixed family factorial design. Submitted in GSE.

3.5.1. Résumé

Cet article aborde un sujet difficile en amélioration génétique qui est celui de la quantification du biais et de la précision des valeurs génétiques à partir de données tronquées obtenues ici à partir de sujets pré-sélectionnés fortement sur la vitesse de croissance par sélection massale. Les deux principaux résultats sont que les valeurs génétiques prédites sont biaisées et de précisions limitées pouvant générer une perte d'efficacité comprise entre -18 et -45 % d'une indexation sur collatéraux pré-sélectionnés, réduisant d'autant les progrès génétiques attendus en fonction des caractères.

3.5.2. Principaux résultats et discussion

Les objectifs de cette publication sont d'estimer la précision et l'importance du biais à utiliser des collatéraux présélectionnés sur la croissance par sélection massale intra-groupe de type PROSPER.

Pour des raisons pratiques et financières, il pourrait être intéressant de dériver les collatéraux à phénotyper après les derniers tris de sélection massale. Cette dernière stratégie, d'une grande simplicité, n'imposerait pas l'élevage d'un lot de collatéraux non triés en parallèle de la sélection. Par analogie avec les espèces terrestres, une baisse d'efficacité est probable de par l'utilisation uniquement d'une partie de la variabilité génétique des animaux sélectionnés (Bijma, 2012; Dekkers, 1992; Gorjanc et al., 2015). L'ampleur de cette baisse n'est pas connue dans les dispositifs de sélection des espèces aquacoles qui diffèrent de ceux des espèces terrestres par de nombreux aspects (nombre de reproducteurs, plans de croisements, effectifs de descendants et de collatéraux...).

La précision d'une sélection utilisant des collatéraux présélectionnés a été évaluée par régression linéaire des valeurs génétiques (Gorjanc et al., 2015) à partir de 2 lots de collatéraux dérivés d'un programme de sélection commerciale sans ou après pré-sélection massale sur la croissance et la morphologie. Les résultats attendus sont de disposer des informations nécessaires à l'évaluation de l'efficacité du mode de sélection sur collatéraux en familles

mélangées avec ou sans leur présélection.

Le protocole mis en œuvre a utilisé pour partie les animaux phénotypés (lot REF) des publications précédentes n°2, n°3, n°4 (Haffray et al., 2012a; Haffray et al., 2018b; Haffray et al., 2012c) après maîtrise des effets maternels non génétiques selon la procédure validée dans la publication n°1 (Haffray et al., 2012c). Les valeurs génétiques de ces apparentés non présélectionnés ont été comparées avec celles de leurs collatéraux de la même génération présélectionnés eux sur la croissance en longueur (lot SEL) selon la méthode de sélection PROSPER et éliminés du tri de sélection sur la morphologie externe au format de type saumon. Pour rappel, tous ces animaux (lots REF et SEL) ont été produits par croisements factoriels entre 60 mères et 100 pères selon 10 factoriels de 10 mères croisées avec 10 pères (600 familles). A 147 jours après fécondation une partie des poissons (lot REF, ou MIN dans la publication n°1) a été dérivée, regroupée et élevée sans tri de sélection en condition de pisciculture jusqu'à 1,6 kg (509 jours). Les poissons du lot REF ont été découpés ($n = 2042$) à l'atelier expérimental d'Ifremer à Nantes par 17 personnes pendant 5 journées pleines. L'autre partie des poissons (lot SEL) a été sélectionnés sur la croissance selon la procédure de sélection de type PROSPER ($i = 2,06$), éliminée après le tri sur la morphologie ($i = 1,12$) et aussi découpé ($n = 2062$) selon la même procédure que le lot REF.

Le pédigrée des poissons a été établi par empreintes génétique par marqueurs microsatellites. Les héritabilités et les corrélations génétiques ont été estimées avec le logiciel VCE6 et un modèle animal linéaire mixte multivarié. La précision de la sélection (reliability) à utiliser des collatéraux présélectionnés a été estimée par régression linéaire des valeurs génétiques des candidats sélectionnés sur leur morphologie (lot CAND) calculée à partir des valeurs génétiques estimées dans le lot REF (axe des Y) par rapport à celles estimées à partir du lot SEL (axe des X). Le biais a été estimé par calcul de la pente de cette régression, une pente inférieure à 1 conduisant à une surestimation des valeurs génétiques dans le lot SEL par rapport à celles estimées sans biais dans le lot REF.

Les résultats suivants ont été obtenus :

- Les héritabilités de croissance, de rendement et de qualité de la chair estimées à partir des collatéraux présélectionnés (lot SEL) sont intermédiaires (0.17-0.58) comme celles de poids ou de rendements de découpe rapportées antérieurement pour le lot REF dans la publication n°2 (Haffray et al., 2012a).
- Les corrélations génétiques entre les mêmes caractères mesurés dans les deux lots sont intermédiaires pour le poids (0.58), très corrélé au caractère sélectionné de longueur, et

élevées pour les autres caractères (0.84-0.92).

- De façon contradictoire, la précision de la sélection en utilisant les collatéraux présélectionnés (R^2 de la régression linéaire entre les valeurs génétiques des candidats du lot CAND aux caractères mesurés dans les deux lots) est intermédiaire (0.18 à 0.45), permettant de conclure à une précision des valeurs génétiques limitées.
- Enfin, le biais à utiliser des collatéraux présélectionnés est intermédiaire à important et diffère entre les caractères avec une surestimation des valeurs génétiques du lot SEL comprise entre 18 % (rendement au filetage) et 63 % (a* couleur rouge du filet).

Malgré des corrélations génétiques élevées entre les deux types de collatéraux, une sélection utilisant des informations collectées à partir de collatéraux présélectionnés serait moins performante qu'une sélection utilisant des collatéraux non sélectionnés. Ce résultat confirme les simulations réalisées en parallèle de ce travail dans le projet QualityTruite (Dupont-Nivet et al., 2010b) mais aussi les travaux récents de Sonesson et al. (2011) et Skaarud (2014) sur le même sujet, l'ampleur de la corrélation génétique entre le caractère sélectionné et le caractère mesuré déterminant en partie l'importance du biais. Cette conclusion est cependant à pondérer en fonction de la pression de sélection appliquée sur le premier caractère et la nature de la corrélation avec le second caractère (Dupont-Nivet et al., 2010b; Skaarud, 2014; Sonesson et al., 2011). Ce travail démontre donc que pour la plupart des caractères, il vaut mieux privilégier la collecte d'information à partir de collatéraux non présélectionnés.

1 Reliability and bias of breeding values derived from pre-
2 selected sib information in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*
3 in a mixed family factorial design

4
5 Pierrick Haffray ^a, Bernard Coudurier ^b, Cédric Pincent ^a, Florian Enez ^a, Jérôme Bugeon ^c,
6 Anastasia Bestin ^a, Edwige Quillet ^d, Hervé Chapuis ^e, Béatrice Chatain ^f, Mathilde Dupont-
7 Nivet ^d, Marc Vandeputte ^{df}.

8
9 a. SYSAAF, LPGP, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes, France

10 b. INRA, Station de Recherches Avicoles, Centre INRA Val de Loire, F-37380 Nouzilly,
11 France

12 c. INRA, UR1037, LPGP, Rennes, F-35042, France

13 d. GABI, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, F-78350 Jouy-en-Josas, France.

14 e. SYSAAF, SRA/INRA, F-37380 Nouzilly, France

15 f. Ifremer, Chemin de Maguelone, F-34250 Palavas-les-Flots, France

16
17 Corresponding author: Pierrick Haffray, SYSAAF, LPGP/INRA, Campus de Beaulieu, F-
18 35042 Rennes, France ; Tel : 33 2 23 48 53 78 ; pierrick.haffray@inra.fr.

19 **Background:**

20

21 DNA-parentage assignment provides the opportunity to investigate breeding designs combining
22 low cost and very efficient mass selection for growth and sib-based selection for additional
23 traits. In aquaculture, the tested sib groups are usually a separately reared random sample of
24 individuals from the same families as the candidates. The use of sib information from the
25 discards of the candidates after pre-selection for growth could be an economically relevant
26 alternative to avoid the rearing of such additional sib groups. The relative efficiency of such
27 designs will depend mostly on the intensity of the pre-selection and on the genetic correlation
28 between growth and additional traits sib-selected. When using information from pre-selected
29 sibs, both reliability and bias of the Estimated Breeding Values (EBVs) may be a concern. Here
30 we estimate both reliability and bias in EBVs of quality traits when using sibs pre-selected for
31 growth in large rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*.

32

33 **Methods:**

34 Two groups of unselected (REF group; n = 2062) or pre-selected (SEL group; n = 2042) sibs
35 were derived from a cohort of a commercial breeding program with 600 mixed full-sib families
36 created within a factorial design. The SEL sibs were the discards of the breeding candidates,
37 not having the desired “salmon-like” shape (32% selection pressure, or $i=1.12$) after an initial
38 mass selection on body length (5% selection pressure, or $i = 2.06$). All individuals were DNA-
39 pedigreed and the two groups (REF and SEL) were phenotyped for body weight, carcass and
40 fillet yield as well as fat and fillet redness.

41 The REF sib group information was considered as the benchmark reference. The reliability of
42 using information from the pre-selected SEL sibs was estimated by the R-square of the linear
43 regression of EBVs of their parents using information from the REF sibs (Y axis) on the EBVs

44 using information from the SEL sibs (X axis). The bias was estimated with the slope (a) of this
45 regression.

46 **Results:** Medium to high heritabilities were estimated in the REF and SEL groups (0.16-0.58).
47 Genetic correlations for the same trait measured in both groups were intermediate for body
48 weight (0.58) and high for the other traits (0.79-0.86). Depending on traits, the reliability of
49 EBVs based on pre-selected sib information was low to moderate (R^2 ranging from 0.18 to
50 0.45). All EBVs using information from pre-selected sibs were overestimated. The bias was
51 lowest for fillet redness (14 %) and Fat% (22 %), intermediate for Car% (40 %) and Fil% (39 %)
52 and highest for BW (62 %).

53
54 **Conclusions:** The reliability of EBVs using information from pre-selected sibs was rather low,
55 and EBVs were overestimated for all traits. The genetic progress expected when using
56 information from pre-selected sibs is then lower than when using information from unselected
57 sibs. These results highlight some of the conditions to efficiently introduce sib-selection in
58 mixed families breeding programs to better exploit the high fecundity of aquaculture species
59 and to limit the expensive use of *a posteriori* DNA-fingerprinting.

60

61 **Key words:** aquaculture, salmonids, sib-selection, mass selection, reliability, bias.

62 **Background**

63

64 Conventional family-based breeding programs with initial families reared separately until their
65 tagging is the reference model in aquaculture [1]. However, still less than 10% of the world
66 aquaculture benefits from genetically improved seeds from this kind of breeding programs.
67 Alternative breeding schemes combining initial mixed families and DNA parentage assignment
68 could limit both tank effect and initial investment as all families can be reared together in one
69 tank [2]. The development of new kind of breeding schemes combining low cost mass selection
70 on traits measurable in candidates (such as growth) and sib-based selection on other traits
71 (quality, disease resistance,...) may be an alternative to traditional family-based breeding
72 programs but have not been much studied [3].

73 The source of sib information in aquaculture is a group of non-selected sibs. However, one may
74 also consider using sibs derived after their pre-selection for e.g. growth by mass selection.
75 Simulations in aquaculture showed that such pre-selection will impact moderately genetic gains
76 when heritabilities are medium to high and genetic correlations between the selected and the
77 sib traits are positive [4-6]. Advantage of this strategy could be to simplify breeding program
78 to only one group of candidates that will also provide the sibs. In this last case, and as sibs will
79 have been previously selected and/or culled at the last grading, they may not accurately reflect
80 true family breeding values and this may result in biased genetic parameters and Estimated
81 Breeding Values (EBV) estimates [7, 8].

82 An estimation of the accuracy of different breeding schemes, that quantifies the expected
83 response to selection when individuals are selected based on their EBV, also called selection
84 reliability, is the R-square of the linear regression between EBV and their true EBV, TBV [9].
85 While “classical” breeding accuracy [10] and selection reliability are equivalent in non-selected

86 populations, an overestimation of the accuracy of EBVs was reported in selected populations
87 of cattle [11].

88 Another important parameter of selection efficacy is the bias in EBV estimation. This bias is
89 an important measure of the quality of genetic evaluation in livestock breeding programs
90 structured by groups and dispersed over time and space. The heterogeneous levels of EBV
91 between groups and the limited connectedness between groups may introduce bias in mean
92 EBV estimation between groups and the strategy to include or not group factor in the models
93 may also lead to overestimate the expected genetic progress [12, 13]. Genetic heterogeneity of
94 founders, accuracy of estimation of group effects or sampling covariance among groups are the
95 main other factors of bias in livestock [9, 11-14]. The magnitude of this overestimation of EBV
96 is not documented in aquaculture systems. We hypothesize it may be large in our study case
97 where the sibs used for estimating family breeding values for quality traits are not a random
98 sample of the population, being the remnants of strong selection for body weight and moderate
99 selection for body shape.

100 The aims of the present work were to estimate selection reliability and bias when using
101 information from sibs highly pre-selected on growth by mass selection. Two groups of rainbow
102 trout *Oncorhynchus mykiss* were considered, a reference (REF) group which was a random
103 sample of the cohort of the candidates, sampled before any selection, and a selected (SEL)
104 group. The SEL fish were the discards of the breeding candidates, not having the desired
105 “salmon-like” shape (32% selection pressure) after an initial mass selection on body length (5%
106 selection pressure). The reliability of EBVs derived from SEL sib information was estimated
107 by the R-square of their linear regression with EBVs derived from the REF unselected reference
108 group. The bias was estimated by the slope of the same regression.

109 These estimates are expected to support the introduction of sib-based selection on quality traits
110 in mass selection programs initially designed to improve growth.

111

112 **Methods**

113 **Creation of the REF and SEL groups**

114 All aspects related to the creation of the families were previously presented in [15] and [16].
115 Briefly, 600 full-sib families were created (commercial line of Aqualande breeding company,
116 Pissos, France) in one day from 60 dams crossed with 100 sex-reversed sires (neomales) under
117 10 semi-factorials of 6 dams and 10 sires. Non-genetic maternal effect due to differences in egg
118 size between dams were avoided and estimated as non-significant according to the incubation
119 and rearing procedure detailed in [16].

120 At day 147 after fertilization (D147), the first sib group (REF group) was created by randomly
121 sampling unselected fish ($n = 3000$). These fish were individually tagged by RFID transponder
122 (Biolog-ID, France) at D198 ($BW = 73.2 \text{ g} \pm 17.6$). At D220, these REF fish were transferred
123 on a testing site, the “Viviers de la Hountine” fish farm (Belin-Béliet, France).

124 At D147, 72400 candidates from the same population were also pooled in one group at the
125 breeding center to create the future SEL group. These fish were then mass selected on growth
126 according to the PROSPER selection procedure [17]. At D476, 3056 candidates pre-selected
127 with a cumulated selection pressure of 5% for body length were phenotyped on their “salmon-
128 like” shape by a trained operator and selected with 32.5 % selection pressure, with the objective
129 to improve gutted yield [18]. The discarded candidates which did not have the appropriate
130 “salmon-like” body shape composed the SEL group ($n = 2062$).

131 All individuals were tagged by electronic transponder and a piece of fin was kept in 95% ethanol.
132 Farming and slaughtering conditions were previously reported [19]. The breeding center (SEL
133 group) and the testing site (REF group) were located on the same river system at limited
134 distance (12 km) to minimize potential genotype by environment interaction. For final

135 phenotyping, the SEL and the REF groups were divided at random in two equal subgroups and
136 slaughtered at D488 and D490 (SEL group) and at D509 and D511 (REF group).

137

138 **Data collection and parentage assignment**

139 Individual body weight (BW in g) was measured in the REF group at D198, D339, D430 and
140 in the two groups at final slaughtering. Fish from the SEL group were phenotyped as previously
141 reported in the REF group [20] for carcass yield (Car%), fillet yield (Fil%), fat fillet content
142 (Fat%) indirectly estimated by micro-wave absorption (Distell Fish Fat Meter) and for redness
143 of the fillet (a*).

144 Fish were assigned to their parents with a maximum of two authorized mismatches using
145 thirteen microsatellites by a private laboratory for livestock genotyping (Labogena, ISO 17025
146 accredited, Jouy en Josas, France). A few autotriploids were identified in both groups (n = 48
147 in the SEL group, n = 29 in the REF Group) and were discarded from the statistical analysis.

148

149 **Genetic parameters, accuracy of EBVs and reliability of selection**

150 The mean phenotypic differences of performances between the two groups were estimated by
151 t-test ($p < 0.001$). As quality traits are phenotypically linked to body weight, and as commercial
152 body weight is not expected to increase following selection (i.e., slaughter weight is fixed by
153 the market), the weights of the carcass and the fillets, muscle fat% and a* were regressed within
154 group on BW and the residual of the regression was used as the phenotype. These phenotypes
155 at a fixed mean body weight, in the case of carcass and fillet weight, were used as a surrogate
156 for the ratio (yield) trait as suggested by [21] to avoid spurious genetic correlations between a
157 ratio and its denominator, in this case body weight.

158 Different fixed effects were tested using PROC MIXED, SAS ($p < 0.01$): day of slaughtering (2
159 levels), number of days after slaughtering (3 levels), filleting operator (2 levels in the REF

160 group) and colour operator (2 levels). The effects fitted in the models for each trait are listed in
161 Additional file S1.

162 As previously reported for growth in the REF group at younger stage [16], the non-genetic
163 maternal effect was never significant (Chi-2 test of the log-likelihood (-2LL) of models with or
164 without maternal effect; see additional file S2). This effect was then not included in the final
165 models.

166 Heritabilities (h^2), genetic correlations (r_g) between the same trait measured in two groups (then
167 considered as two different traits) and EBVs were estimated with animal models using VCE
168 6.0 software [22] after normalization of the data. Phenotypes were only available in the REF
169 and SEL groups, while a four generations pedigree (the present generation and the previous
170 three) was used. Multivariate models were applied to partially account for pre-selection bias in
171 the SEL group and to refer to the breeding practices at commercial scale. One multivariate
172 model was considered in each group with the five traits phenotyped (BW, Carc%, Fil%, Fat%
173 and a*) to estimate the EBV within groups. A general multivariate model (with the 10 traits)
174 was used to estimate genetic correlations between the same traits measured in the two groups.

175 As introduced earlier [9], an estimator to compare the accuracy of different breeding programs
176 (or expected gain) is the selection reliability defined as the R-square of the linear regression
177 between the EBV and the true breeding value (TBV). As here TBVs were unknown, a surrogate
178 of selection reliability was computed as the R-square of the linear regression of EBVs of the
179 parent generation using sib information from the REF group (considered the reference value, Y
180 axis) on EBVs using sib information from the SEL group (X axis).

181 Similarly, the bias was estimated by the difference of the slope (a) of the same regression to the
182 expected value of 1 ($\text{bias}\% = (1-a)*100$). A positive bias indicates that EBVs are overestimated
183 when using information from SEL sibs.

184 As the phenotypic coefficient of variation of BW was lower in the SEL group after selection
185 than in the REF group (see results), coefficients of additive genetic variation CV(A) and
186 residual variation CV(R) were estimated for all traits with a univariate model to support the
187 discussion. CV(A) and CV(R) were calculated as the additive or residual standard deviation of
188 each trait, divided by its phenotypic mean [23].

189

190 **Results**

191 **Parentage assignment and phenotypic performances**

192 The success of DNA parentage assignment was 99.5% in the REF group and 99.73 % in the
193 SEL groups. The number of parents, full-sib families and paternal and maternal half-sib families
194 at slaughtering are detailed per group in Additional File S3. All parents were represented in the
195 REF group, while all dams and 99 of the 100 sires had offspring in the SEL group. The number
196 of full-sib families was 559 in the REF group (93.1% of the expected 600) and 501 in the SEL
197 group (83.5% of the expected 600). The number of offspring significantly differed between
198 groups per paternal half-sib family, or sires, ($\chi^2=444$, 99 df, $P<10^{-44}$) and per maternal half-sib
199 family, or dams, ($\chi^2=385$, 59 df, $P<10^{-48}$).

200 All traits measured at slaughter (Table 1) differed significantly between groups (t-test, p
201 <0.001). The SEL group was 69.5 % heavier than the REF group (2779 g vs 1636 g). However
202 as the SEL group was pre-selected for growth, grown on a different farm and slaughtered at a
203 different date, it is not possible to attribute this difference only to selection, to rearing location
204 or to slaughtering date.

205

206 **Genetic parameters, selection reliability and bias**

207 Heritabilities of BW at the four different ages of measurement (Table 2) in the REF group were
208 intermediates (0.34-0.41). Genetic correlations between ages were the lower between tagging

209 and all the other measurements (0.27-0.40) and the higher (>0.80) between the last three
210 measurements.

211 Heritability at processing for the traits previously published in the REF group [20] and now in
212 the SEL group are given in Table 3. Traits with the highest heritability in the REF group were
213 Fat% (0.55 ± 0.04) and Carc% (0.49 ± 0.04). In the SEL group, the traits with the highest
214 heritability were Carc% (0.58 ± 0.06), and BW% (0.43 ± 0.04). Heritability of body weight was
215 rather similar in the REF and SEL groups (0.37 and 0.43), though a little higher in the SEL
216 group. Coefficients of additive genetic variation CV(A) and residual variation CV(R) of BW
217 were lower in the SEL group relative to the REF group (see Additional file S4) probably due to
218 the culling on body length. The situation was different for the other traits. For fillet and carcass
219 yield (where the heritability estimate was higher in the SEL group), this reflected a rather
220 similar amount of residual variation in both groups and a higher amount of additive genetic
221 variation in the SEL group. Conversely, for Fat%, heritability was higher in the REF group,
222 which essentially reflected a lower level of residual variation in this group. The higher
223 heritability of red saturation in the REF group was mostly the consequence of a higher level of
224 additive variation.

225 Genetic correlations between the same trait measured in the two groups (Table 2) were
226 intermediate for BW (0.58 ± 0.06) and high to very high for all the other traits (0.85-0.92).

227 The reliability of EBVs using SEL sib information instead of REF sib information (R-Square,
228 Table 2) was low for BW (0.18) and moderately low for the other traits Carc% (0.45), Fil%
229 (0.41), Fat% (0.37) and a* (0.31).

230 The bias of EBVs using SEL sib information (Table 3) was very variable, depending on the
231 trait considered. It was the lowest for a* (+14 %) and Fat% (+22 %), intermediate for Carc%
232 (+40 %) and Fil% (+39 %) and highest for BW (+62 %).

233

234 **Discussion**

235

236 Genetic parameters, selection reliability and bias were estimated for sib evaluated traits (growth
237 and quality traits) in a mixed family factorial mating design using information either from non-
238 selected or from pre-selected sibs. The pre-selection process was expected to decrease the
239 estimate of genetic variance but rather similar heritabilities were estimated for all traits between
240 groups. However, the reliability of sib selection using pre-selected sibs information was
241 moderate to low. The bias in EBV was very variable and moderate to high with a systematic
242 overestimation of EBVs and then of the estimated genetic progress.

243 Heritabilities previously reported in the REF group [20] and now in the SEL group were in the
244 upper range previously reported in rainbow trout [24]. The pre-selection process experienced
245 by the SEL group did not decrease heritability estimates when compared to estimates from the
246 non-selected REF group. This was even the case for BW, even though in the REF group it is
247 very highly correlated with the main trait selected, body length ($r_g=0.92\pm 0.02$; [15]).
248 Intermediate heritabilities of body weight (0.22 to 0.40) were also previously reported in other
249 fish species after grading [25, 26]. In principle, a decrease of genetic variance should be seen
250 after selection with 8 to 30 % lower heritability for the trait selected when simulated in a mixed
251 family design [27]. Several factors may contribute to explain this result. Families representation
252 were not very much skewed by selection, as 100 % of the dams and 99 % of the sires were still
253 represented in the SEL group. As a rather low genetic correlation (0.27) was estimated for body
254 weight between the initiation of mass selection (D198) and final selection (D509), each of the
255 four successive (mild) selection challenges may have selected different families. In the end, this
256 may have resulted in a more balanced representation of families than a final truncation with the
257 total selection pressure applied at a single stage. It should also be noted that heritabilities in the

258 SEL group were estimated 58 days after at the final grading (D488 vs D430). Both a
259 magnification of growth differences (increase of phenotypic variation) and a modification of
260 social structure were reported following grading [17]. This could contribute to the restoration
261 of phenotypic and genetic variance in the SEL group.

262

263 Selection reliability was moderate to low when information from pre-selected sibs was used,
264 thus suggesting that using this information would result in lower gains than using information
265 from unselected (REF) sibs. As EBVs in the REF group are not impacted by the pre-selection
266 process, this moderate reliability is expected to come from the effects of culling in the SEL
267 group. Genetic correlation estimates between BW in the SEL and REF group were rather low
268 (0.58), but could probably have been higher if the selection bias could have been accounted
269 for. In practice, this is difficult because culled fish are not in the pedigree, as recovering family
270 information for these fish would require expensive genotyping, for fish of little practical interest.
271 Conversely, intermediate to high genetic correlations estimates between the REF and SEL
272 groups were estimated for quality traits (0.81-0.92). It may partly be due to the fact that the
273 general multivariate animal model used to estimate genetic correlations may have artificially
274 increased the genetic correlation between the REF and the SEL groups, as in those multivariate
275 models, the estimation of EBVs in the SEL group indeed also used unbiased information from
276 the REF group.

277

278 The bias generated by the use of information from pre-selected sibs was moderate to high
279 depending on traits. In all cases, the slope was relatively far from the desirable value of 1. As
280 expected, the selection process led to a high overestimation (+62%) of the breeding values of
281 BW, the trait selected. For quality traits, which are the ones for which sib information is the
282 most important, the overestimation of EBVs ranged from 14 % (red colour) to 39 % (Fillet%)

283 when using information from pre-selected sibs. Such values for bias are much higher than those
284 reported across 6 different beef cattle races for different traits (carcass conformation, weaning
285 weight, live BW, feed intake), which ranged from -10.31 to 5.85% of the phenotypic SD [12].
286 The genetic improvement of aquaculture species is mostly organised within genetic lines, which
287 are less sub-structured [1] than in cattle or pig breeding, where different ages at first
288 reproduction and overlapping generations are the rule. The importance of bias is then lower in
289 this respect, as all individuals in a cohort can be properly classified for a given trait. However,
290 the aim of introducing sib evaluation for quality traits is to perform multi-trait selection, and in
291 this case, different levels of bias for different traits may cause inaccuracy when individuals are
292 sorted on an aggregate genotype combining different traits.

293

294 The lower response generated by the use of information from pre-selected sibs may be partially
295 compensated by additional genetic gain that can also be obtained on the second trait due to
296 indirect genetic gain created by mass selection on the first trait before BLUP selection [4, 6].
297 As previously reported in broiler [28], optimal selection schemes will also have to take into
298 account the cost *vs* benefit ratio to collect or not the full information theoretically required for
299 BLUP evaluation. The efficiency of mass and combined family or sib-based selection
300 procedures may also be improved by using phenotypes from previous generations as well as
301 phenotypes measurable on live candidate like BW, indirect predictors of muscle fat content
302 (Distell Fish Fat Meter [29]) or carcass and fillet yield based on 2D artificial vision and
303 ultrasound tomography [19].

304 The use of information from pre-selected sibs could be preferred for simpler management, as it
305 implies the rearing of only one group of candidates. Conversely, the use of information from
306 non-selected sibs implies the separate rearing of an additional unselected REF group, with
307 management issues to limit potential GxE interactions between groups. If sib-selection is to be

308 applied for traits evaluated early in life (like disease resistance) or in a different environment
309 (e.g. production environment vs. breeding nucleus environment), then the use of a REF group
310 should in any case be the logical choice. Indeed, for an early challenge, before any selection on
311 growth, a SEL group is meaningless as no selection has taken place. For evaluation in an
312 environment different of the breeding nucleus environment, there is no economic gain to select
313 the group of sibs evaluated in the production environment.

314

315

316 **Conclusions and perspectives for application**

317 This study is the first one in aquaculture estimating selection reliability and bias on growth,
318 processing traits and fillet quality in a mixed family design, with or without pre-selection of the
319 evaluated sibs by mass selection. We conclude that using information from pre-selected sibs to
320 introduce sib selection in mass selection programs has to be done with care, as the reliability of
321 such breeding values is rather low, and they may be strongly biased. The option of using data
322 from a separately reared (unselected) group of sibs should be preferred if it does not imply too
323 high additional costs.

324 Whether sibs are selected or not, the relative simplicity of this procedure is in favor of
325 developing combined mass and sib-based selection programs without investment in specialized
326 family rearing units, at least for species with limited market size or at an early domestication
327 step. Preliminary results or simulations already highlighted the practical feasibility of such
328 designs to integrate disease resistance estimated from non-selected sibs [30, 31] or to estimate
329 EBVs of production traits after a first step of mass selection on disease resistance [5].

330 This work provides new insights on the feasibility of selection programs combining mass
331 selection and sib-based selection. Those results were however obtained in a particular dataset
332 and generalisation to other species or situations should be done carefully.

333

334 Competing interests

335 The authors declare that they have no competing interests.

336

337 Authors' contributions

338 PH managed the project, estimated genetic parameters and wrote the manuscript, FE compute
339 selection reliability and bias, BC and EQ participated in the definition of the experiment, JB
340 managed the data collection on a* colour and Fat%, CP managed the automated data collection
341 and the organisation of fish processing, AB participated to the data treatment, HC supervised
342 the estimation of genetic parameters and of EBV accuracy, MDN and MV supervised the
343 genetic data treatment and the writing of the manuscript. All authors contributed in designing
344 the study, interpreting the results and revising the manuscript and read and approved the final
345 manuscript.

346

347 Acknowledgements:

348 The authors are indebted to Cyrilles Deshayes and Marine Levadoux from the French
349 Interprofessional Comitee Association for Aquaculture Products (CIPA) for the support and
350 management of the project and the staff of INRA, IFREMER and French breeding companies
351 member of SYSAAF (Aqualande, Viviers de France, Font Rome Pisciculture, Les Fils de
352 Charles Murgat) for their participation to the fish rearing and the data collection. This work was
353 supported by the French Interprofessional Office for Marine and Aquaculture Products
354 OFIMER (convention no. 083/08/C) and by the European Union through the European
355 Fisheries Fund (EFF, convention no. 30900/2009).

356

- 359 [1] T. Gjedrem, N. Robinson, M. Rye, The importance of selective breeding in aquaculture to
360 meet future demands for animal protein: A review, *Aquaculture* 350 (2012) 117-129.
- 361 [2] R.W. Doyle, C. Herbinger, The use of DNA fingerprinting for high-intensity, within
362 family selection in fish breeding, *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied*
363 *to Livestock Production*, Guelph, Ontario, Canada, 1994, pp. 364–371.
- 364 [3] M. Vandeputte, P. Haffray, Parentage assignment with genomic markers: a major advance
365 for understanding and exploiting genetic variation of quantitative traits in farmed aquatic
366 animals, *Frontiers in Genetics* 5 (2014).
- 367 [4] M. Dupont-Nivet, P. Haffray, M. Vandeputte, Effect of culling on bias of BLUP estimates
368 – Case of fish species., *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to*
369 *Livestock Production*, Leipzig, Germany, CD Rom Paper, N°0429 (2010).
- 370 [5] A.K. Sonesson, B. Gjerde, N. Robinson, A simple selection scheme to improve disease
371 resistance and growth, *Aquaculture* 319(3-4) (2011) 337-341.
- 372 [6] A. Skaarud, Maximizing genetic gain and controlling inbreeding in aquaculture breeding
373 programs, Norwegian University of Life Sciences (NMBU), PhD, 2014.
- 374 [7] T. Arnason, E. Albertsdottir, W.F. Fikse, S. Eriksson, A. Sigurdsson, Estimation of
375 genetic parameters and response to selection for a continuous trait subject to culling before
376 testing, *Journal of Animal Breeding and Genetics* 129(1) (2012) 50-59.
- 377 [8] M. Janhunen, A. Kause, H. Vehvilainen, A. Nousiainen, H. Koskinen, Correcting within-
378 family pre-selection in genetic evaluation of growth A simulation study on rainbow trout,
379 *Aquaculture* 434 (2014) 220-226.
- 380 [9] G. Gorjanc, P. Bijma, J.M. Hickey, Reliability of pedigree-based and genomic evaluations
381 in selected populations, *Genetics Selection Evolution* 47 (2015).
- 382 [10] D.L. Van Vleck, Selection index and introduction to mixed model methods, 1993.
- 383 [11] J.C.M. Dekkers, Asymptotic response to selection on best linear unbiased predictors of
384 breeding values, *Animal Production* 54 (1992) 351-360.
- 385 [12] J.M. Hickey, M.G. Keane, D.A. Kenny, A.R. Cromie, H.A. Mulder, R.F. Veerkamp,
386 Estimation of accuracy and bias in genetic evaluations with genetic groups using sampling,
387 *Journal of Animal Science* 86(5) (2008) 1047-1056.
- 388 [13] F. Phocas, D. Laloe, Should genetic groups be fitted in BLUP evaluation? Practical
389 answer for the French AI beef sire evaluation, *Genetics Selection Evolution* 36(3) (2004) 325-
390 345.
- 391 [14] P. Bijma, Accuracies of estimated breeding values from ordinary genetic evaluations do
392 not reflect the correlation between true and estimated breeding values in selected populations,
393 *Journal of Animal Breeding and Genetics* 129(5) (2012) 345-358.
- 394 [15] P. Haffray, J. Bugeon, C. Pincent, H. Chapuis, E. Mazeiraud, M.N. Rossignol, B.
395 Chatain, M. Vandeputte, M. Dupont-Nivet, Negative genetic correlations between production
396 traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*),
397 *Aquaculture* 368 (2012) 145-152.
- 398 [16] P. Haffray, M. Vandeputte, V. Petit, C. Pincent, B. Chatain, H. Chapuis, J.C. Meriaux, B.
399 Coudurier, E. Quillet, M. Dupont-Nivet, Minimizing maternal effect in salmonid families
400 mixed since eyed stages and a posteriori DNA-pedigree, *Livestock Science* 150(1-3) (2012)
401 170-178.
- 402 [17] B. Chevassus, E. Quillet, F. Krieg, M.G. Hollebecq, M. Mambrini, A.F.L. Labbe, J.P.
403 Hiseux, M. Vandeputte, Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the

404 "PROSPER" method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*), *Genetics Selection*
405 *Evolution* 36(6) (2004) 643-661.

406 [18] J. Bugeon, F. Lefevre, M. Cardinal, A. Uyanik, A. Davenel, P. Haffray, Flesh quality in
407 large rainbow trout with low or high fillet yield, *Journal of Muscle Foods* 21(4) (2010) 702-
408 721.

409 [19] P. Haffray, J. Bugeon, Q. Rivard, B. Quittet, S. Puyo, J.M. Allamelou, M. Vandeputte,
410 M. Dupont-Nivet, Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields
411 by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (*Oncorhynchus*
412 *mykiss*), *Aquaculture* 410 (2013) 236-244.

413 [20] P. Haffray, F. Enez, J. Bugeon, H. Chapuis, M. Dupont-Nivet, B. Chatain, M.
414 Vandeputte, Accuracy of BLUP breeding values in a factorial mating design with mixed
415 families and marker-based parentage assignment in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*,
416 Submitted to *Aquaculture* (2017).

417 [21] R.M. Koch, K.E. Gregory, D. Chambers, L.A. Swiger, EFFICIENCY OF FEED USE IN
418 BEEF CATTLE, *Journal of Animal Science* 22(2) (1963) 486-&.

419 [22] E. Groeneveld, M. Kovac, N. Mielenz, User's Guide and Reference Manual Version 6.0,
420 Institute of Animal Science, Federal Agricultural Research Center, Mariensee, Germany. 125
421 pp. (2010).

422 [23] J. Cornelius, Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees,
423 *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 24(2)
424 (1994) 372-379.

425 [24] A. Kaune, T. Paananen, O. Ritola, H. Koskinen, Direct and indirect selection of visceral
426 lipid weight, fillet weight, and fillet percentage in a rainbow trout breeding program, *Journal*
427 *of Animal Science* 85(12) (2007) 3218-3227.

428 [25] R.J.W. Blonk, H. Komen, A. Kamstra, J.A.M. van Arendonk, Effects of grading on
429 heritability estimates under commercial conditions: A case study with common sole, *Solea*
430 *solea*, *Aquaculture* 300(1-4) (2010) 43-49.

431 [26] J.A. Domingos, C. Smith-Keune, N. Robinson, S. Loughnan, P. Harrison, D.R. Jerry,
432 Heritability of harvest growth traits and genotype-environment interactions in barramundi,
433 *Lates calcarifer* (Bloch), *Aquaculture* 402 (2013) 66-75.

434 [27] A.K. Sonesson, B. Gjerde, T.H.E. Meuwissen, Truncation selection for BLUP-EBV and
435 phenotypic values in fish breeding schemes, *Aquaculture* 243(1-4) (2005) 61-68.

436 [28] H. Mehrabani-Yeganeh, J.P. Gibson, P. Uimari, The effect of using different culling
437 regimens on genetic response with two-trait, two-stage selection in a nucleus broiler stock,
438 *Poultry Science* 78(7) (1999) 931-936.

439 [29] C. Douirin, P. Haffray, J.L. Vallet, B. Fauconneau, Determination of the lipid content of
440 rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) filets with the Torry Fish Fat Meter (R), *Sciences Des*
441 *Aliments* 18(5) (1998) 527-535.

442 [30] A. Norris, L. Foyle, J. Ratcliff, Heritability of mortality in response to a natural pancreas
443 disease (SPDV) challenge in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts on a West of
444 Ireland sea site, *Journal of Fish Diseases* 31(12) (2008) 913-920.

445 [31] H. Chapuis, M. Vandeputte, M. Dupont-Nivet, P. Haffray, E. Quillet, Selection for an
446 improved disease resistance using factorial mating designs and molecular based pedigrees in
447 fish: a simulation study, *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to*
448 *Livestock Production, Leipzig, Germany, CD Rom Paper, N°0210. (2010).*
449

450

451 Figure 1: Creation of the REF and SEL groups

452

453

454

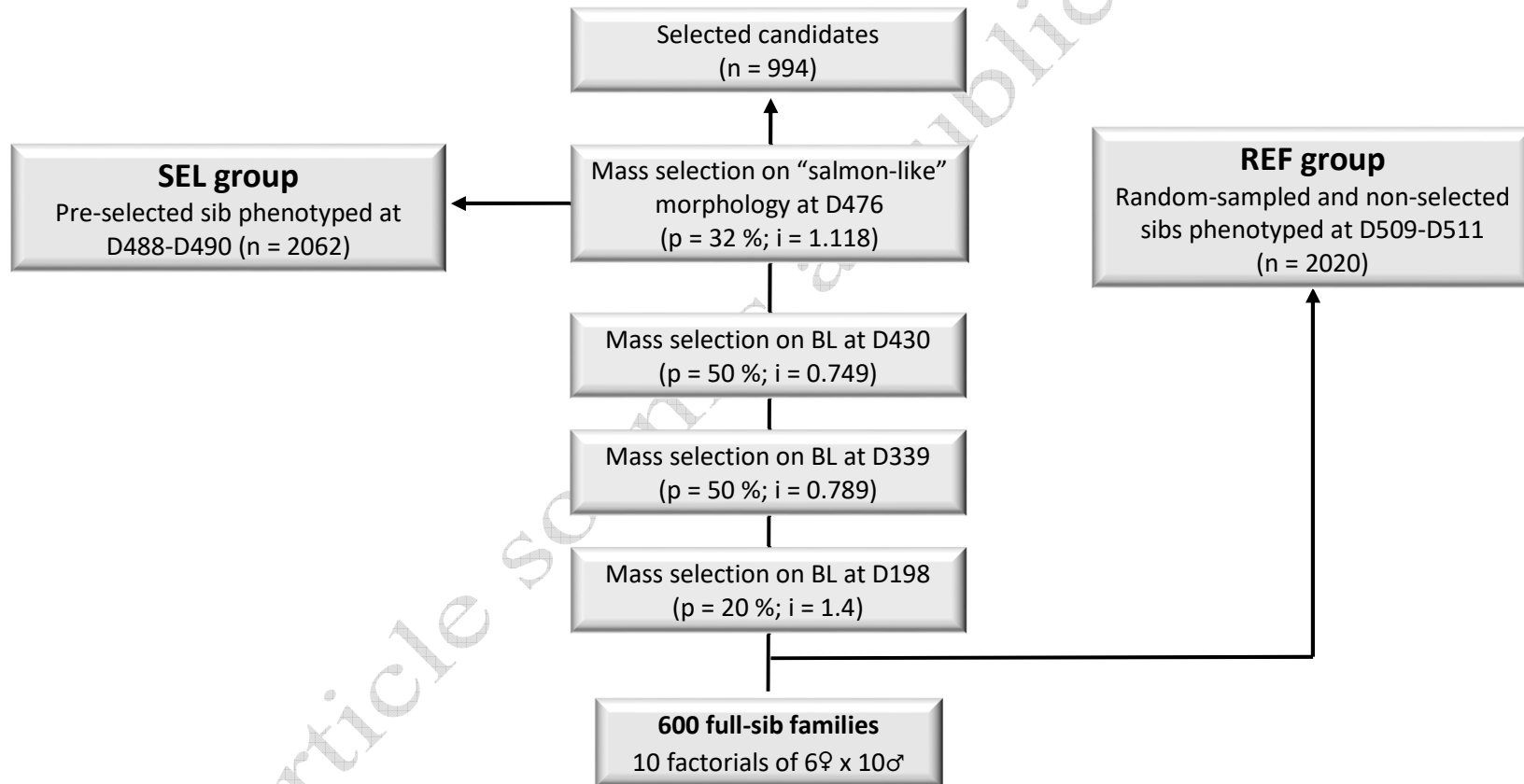
455

456

457

458

459



460

461

462

463 Table 1: Phenotypic performance at slaughter in the REF and SEL groups

Trait	REF group			SEL group			t-test
	Mean \pm SD	CV%	N	Mean \pm SD	CV%	n	
Body weight (BW)	1639 \pm 351	21.4	1962	2779 \pm 319	11.5	1973	***
Carcass yield (Carc%)	87.7 \pm 1.4	1.6	1948	87.5 \pm 1.8	2.1	1973	***
Fillet yield (Fil%)	66.8 \pm 2.0	3.0	1925	68.9 \pm 2.1	3.0	1928	***
Fat %	8.9 \pm 1.1	12.4	1876	10.6 \pm 1.7	16.0	1970	***
Red saturation (a*)	9.1 \pm 1.0	11.0	1910	9.6 \pm 1.1	11.5	1907	***

464

465 Mean, standard deviation (SD), coefficient of variation (CV%) and number of fish (n)

466 considered for the genetic analysis and statistical significance of the t-test for difference

467 between both groups (*** = $p < 0,001$).

468

469

470

471 Table 2: Genetic parameters of body weight (BW) in the REF group at four different ages

472

Age (days)	D198	D339	D430	D509
BW (g)	73.2 ± 17.6	583.6 ± 141.2	961.7 ± 221.3	1636.2 ± 350.9
N	1925	1922	1925	1923
D198 (73 g)	0.41 (0.04)	0.40 (0.06)	0.35 (0.07)	0.27 (0.07)
D339 (583 g)	0.41	0.34 (0.04)	0.88 (0.02)	0.80 (0.01)
D430 (961 g)	0.34	0.86	0.35 (0.04)	0.94 (0.01)
D509 (1636 g)	0.30	0.79	0.91	0.37 (0.04)

473

474 BW: Mean of body weight (\pm standard deviation) measured at 4 different ages from day 198
 475 after fertilization (D198) to day 509 (D509), N: number of individuals considered for the
 476 genetic analysis. Heritability (diagonal and bold), genetic correlations with standard error
 477 (above diagonal) and phenotypic correlation (below diagonal) between body weight measured
 478 at different ages.

479 Table 3: Heritability of growth and quality traits (standard error) in the REF and SEL groups.
 480 Genetic correlations r_g (standard error) between the two groups. Selection reliability and bias
 481 are estimated from regression of EBVs obtained using REF sib information on EBVs estimated
 482 using SEL sibs information. Reliability is the coefficient of determination (R^2) of this regression
 483 and bias (in % of the REF breeding value) is equal to $(1-a)*100$, a being the slope of the
 484 regression.

485

Trait	h^2 in REF group	h^2 in SEL group	r_g between REF and SEL groups	Reliability	bias
Body weight (BW)	0.37 (0.04)	0.43(0.04)	0.58 (0.03)	0.18	+62%
Carcass yield (Carc%)	0.49 (0.06)	0.58 (0.06)	0.84 (0.06)	0.45	+40%
Fillet yield (Fil%)	0.31 (0.05)	0.41 (0.05)	0.88 (0.04)	0.41	+39%
Fat %	0.55 (0.06)	0.35 (0.04)	0.79 (0.03)	0.37	+22%
Red saturation (a*)	0.30 (0.05)	0.16 (0.03)	0.86 (0.02)	0.31 (0.56)	+14%

486

487

488

489

3.6. Article 6 : Vandeputte, M., Haffray, P., 2014. Parentage assignment with genomic markers: a major advance for understanding and exploiting genetic variation of quantitative traits in farmed aquatic animals. *Frontiers in Genetics, Livestock Genomics*, 5, Article 432. doi: 10.3389/fgene.2014.00432.

3.6.1. Résumé

Ce sixième article réalise une première synthèse des travaux publiés entre 1994 et 2014 sur l'utilisation des empreintes génétiques en aquaculture depuis la proposition de leur utilisation comme outil d'assignation de parenté par Doyle and Herbinger (1994) pour la gestion de la consanguinité en sélection intra-famille. Il synthétise l'ensemble des acquis concernant l'utilisation des empreintes génétiques en aquaculture à des fins de sélection génétique.

3.6.2. Principaux résultats et discussion

L'objectif de ce travail n'est pas de faire référence à tous les travaux ayant développés des marqueurs, essentiellement de type microsatellites jusqu'alors, puis de type SNP, pour réaliser de l'assignation de parenté (Yue and Xia, 2014). Son objectif est de tenter de faire ressortir les différentes étapes et évolutions des travaux portant sur l'utilisation de ces outils et les spécificités que demande leur intégration dans des programmes de sélection.

L'article synthétise dans une première partie différents aspects relatifs aux méthodes d'assignation par maximum de vraisemblance ou exclusion puis par combinaison des deux principes. Il évoque ensuite de premiers travaux récents sur l'assignation chez les polyploïdes naturels comme les esturgeons, ou induits comme chez le tétraploïde d'huître creuse. Alors qu'il est aujourd'hui réalisable d'envisager des taux d'assignations supérieures à 98-99 % en routine, comme réalisé dans les travaux de cette thèse, il souligne la nécessité de disposer préférentiellement de l'ADN et des génotypes de tous les parents, l'absence de quelques parents pouvant rapidement faire chuter le taux d'assignation de parenté en dessous de 80 %.

Un des problèmes rencontrés est souvent la surestimation initiale de la puissance d'assignation des panels de marqueurs pouvant engendrer des déconvenues lors de leur utilisation en pratique. Parmi les facteurs recensés figurent le déséquilibre de Hardy–Weinberg dû à la variance d'échantillonnage et la ressemblance des parents, des génotypes incomplets comme par exemple par non lecture des allèles des tailles les plus lourdes créant de faux homozygotes.

Un autre aspect plus spécifiques de certains groupes biologiques est associé à des différences

de structures de génomes comme par exemple chez les Mollusques avec une fréquence élevée de mutations créant ainsi des faux homozygotes du fait d'allèles nuls en ne permettant pas l'accroche des sondes moléculaires dans les régions flanquantes des zones répétées des marqueurs microsatellites. Cependant, la cause principale de surestimation initiale s'avère résider dans l'utilisation de méthodes calculatoires d'assignation peu appropriées (Vandeputte, 2012).

Cette première partie évoque ensuite le remplacement récent des marqueurs nucléaires de type microsatellites utilisés dans la thèse par les marqueurs nucléaires de type SNP (Single Nucléotide Polymorphisme) avec le développement de la génomique. Il est indéniable que les capacités d'automatisation du génotypage de ces marqueurs devraient réduire le coût des analyses. Comme avec l'arrivée des microsatellites, de nombreuses interrogations ont rapidement émergées. A l'époque de la publication de l'article, l'assignation de parenté par SNP n'était encore pas compétitive avec les tarifs pouvant être obtenus pour de grandes séries avec des marqueurs microsatellites. Aujourd'hui, moins de quatre ans après, l'assignation de parenté par SNP s'avère compétitive du fait de plusieurs facteurs parmi lesquels : l'utilisation d'un nombre limité de marqueurs de MAF (Minora Allele Frequency) élevée (0,3-0,5) qui peut permettre des taux d'assignations importants avec moins de 100 SNP chez par exemple le saumon (Holman et al., 2017), la truite arc-en-ciel (Liu et al., 2015) , la carpe commune ou l'huître creuse (Sun et al., 2015b; Xu et al., 2016), mais aussi chez la daurade (Aslam et al., 2017) ou le bar (Palaiokostas et al., 2018). D'autre part la généralisation de la sélection génomique devrait rapidement imposer ces marqueurs pour de l'assignation ou par établissement des matrices de parenté génomiques par ressemblance des individus et donc supplanter de plus la création de panels spécifiques.

La deuxième partie de l'article aborde l'utilisation des empreintes génétiques dans les programmes de sélection.

Les premières applications visaient la gestion de la consanguinité en permettant l'accès au pédigrée des candidats, en particulier chez les espèces à ponte en pleine eau plus difficiles ou impossibles à reproduire par fécondation artificielle. Ces premiers travaux ont rapidement été complétés de travaux de simulation pour estimer et mieux maîtriser l'impact de certains facteurs sur la consanguinité et le progrès génétique comme par exemple les plans de croisement ou le ratio nombre de pères/nombre de mère, le nombre de parents reproduits par génération, la pression de sélection, l'héritabilité des caractères (Dupont-Nivet et al., 2006), les pratiques de tris influant sur la représentation respectives de chacune des familles.

Cette partie aborde ensuite l'utilisation des empreintes génétiques pour estimer des paramètres génétiques. La première phase a consisté à démontrer la faisabilité de l'estimation de variabilités parentales chez différentes espèces. La seconde phase, toujours en cours, vise à estimer des paramètres génétiques chez différentes espèces et pour différents caractères. Les espèces abordées ont d'abord été les espèces de piscicoles produites intensivement (saumon, truite, bar, daurade, turbot, carpe commune), une espèce d'importance notable rarement abordée avec une seule publication recensée étant le tilapia du Nil (Joshi et al., 2018). Depuis la publication de l'article, on assiste à l'estimation de paramètres génétiques chez d'autres espèces plus tropicales, ou souvent produites moins intensivement, et généralement en Asie ou en Amérique du Sud ou en Australie chez de nouvelles espèces de poissons comme la sérieole *Seriola lalandi*, le mérrou géant *Epinephelus lanceolatus* ou le barramundi *Lates calcarifer* (Bright et al., 2016; Fitriani et al., 2015; Nguyen et al., 2016; Premachandran et al., 2017) mais aussi chez les mollusques comme les huîtres (Kong et al., 2015; Miller et al., 2016; Pino-Querido et al., 2014; Sun et al., 2015a), l'ormeau sud-africain *Haliotis midae* (Difford et al., 2017; Vlok et al., 2016), l'ormeau Européen avec nos travaux (Lachambre et al., 2017) ou la coquille St Jacques (Morvezen et al., 2013) et les crustacées comme la crevette banane *Fenneropenaeus merguensis* (Knibb et al., 2014; Nguyen et al., 2014; Phuthaworn et al., 2016) ou avec nos travaux les crevettes à patte blanche *Penaeus vannamei* ou la crevette bleu (Enez et al., 2018; Nolasco-Alzaga et al., 2018).

Si le poids a constitué le caractère d'intérêt privilégié dans les mises au point et les premières applications, des paramètres génétiques ont ensuite rapidement été estimés essentiellement chez les poissons pour les caractères de rendements de découpe et de qualité de la chair, puis de résistances à diverses pathologies ou de contrôle génétique de la sex-ratio ou des caractères de reproduction femelle.

Depuis cette publication, de nouvelles publications ont porté sur les espèces de poissons élevées surtout en Méditerranée comme la daurade avec la confirmation d'estimation d'héritabilité intermédiaires sur la croissance, les rendements de découpe (Garcia-Celdran et al., 2015a) ou les malformations vertébrales (Negrin-Baez et al., 2015) ou l'inflation de la vessie natatoire (Garcia-Celdran et al., 2016a) et d'héritabilité faible comme pour la composition de la chair (Garcia-Celdran et al., 2015b). Les premières applications chez les crustacés et les mollusques sont plus récentes et en nombre plus limitées se focalisent aussi sur la croissance ou de façon plus originale récemment sur la couleur de la cuticule ou le rendement en queue ou la résistance au virus hépatopancréatique chez la crevette banane (Nguyen et al., 2014; Phuthaworn et al., 2016), les concentrations en différents acides gras polyinsaturés chez la crevette à patte blanche

(Nolasco-Alzaga et al., 2018) et le déterminisme du poids, de la couleur crue ou cuite et du rendement en queue cuite chez la crevette bleu (Enez et al., 2018) l'estimation des effets de dominance chez le bar ou le tilapia, un des modes de déterminismes génétiques des caractères rarement investigué chez les espèces aquacoles (Guinand et al., 2017; Joshi et al., 2018).

L'étude des interactions entre génotype et milieu constitue un autre domaine d'estimation des paramètres génétiques avec des études portant sur la comparaison entre milieux d'élevage comme entre cages et bassins et ce jusqu'à quatre environnements différents à échelle intercontinentale comme chez le bar autour de la mer Méditerranée (Dupont-Nivet et al., 2010c; Karahan et al., 2013) ou entre trois environnements chez la truite entre le Pérou, les USA et l'Allemagne pour l'un des environnements testés (Sae-Lim et al., 2013). Ce type d'étude est difficilement réalisable sans l'utilisation de l'assignation de parenté permettant d'envoyer par exemple les différentes familles dès des stades précoces de développement (œufs embryonnés, larves) vers différents continents. De nombreux autres facteurs environnementaux ont aussi été testé tels que l'effet de différents types de substitutions des farines et huiles de poissons ou différentes densités ou températures d'élevage et bien sur la comparaison entre systèmes d'évaluation en familles séparées ou mélangées (Bestin et al., 2014). Depuis la publication de l'article, de nouveaux travaux ont par exemple montré l'absence d'interaction entre système d'élevage en cage ou en bassin chez une espèce nouvelle comme la sériole (Premachandrea et al., 2017) ou la confirmation de différences génétiques de performances entre populations sauvages chez le daurade (Garcia-Celdran et al., 2015b; Garcia-Celdran et al., 2016b; Lee-Montero et al., 2015).

L'utilisation des empreintes génétiques se développe mondialement avec des programmes de sélection commerciale d'espèces aquacoles recensés dans plus de quinze pays différents. A l'usage, il apparait que l'utilisation de ces outils ne constitue pas uniquement le simple remplacement d'un marquage physique par un génotypage. Cela demande en effet une certaine capacité à faire reproduire de nombreux parents de façon synchrone pour éviter les effets maternels non-génétiques de jours de ponte, mais aussi des capacités de génotypage à haut débit pour disposer de tarifs compétitifs et réduire le coût de l'utilisation de cette technologie, des capacités de marquage individuel pour faciliter la collection de performances, des capacités de collecte et de stockage des information de performances, mais aussi d'identifiants électroniques et de code-barres des tubes de prélèvements d'ADN. L'intégration de ces innovations et technologies demande donc une complète réorganisation des programmes de sélection.

La possibilité de mélanger précocement les familles, en simplifiant les modalités d'élevage, ouvre aussi de nouvelles pistes d'évolution des programmes de sélection comme c'est le cas

dans le cadre de cette thèse en intégrant des évaluations généalogiques par exemple en BLUP à des schémas de sélection massale. Divers travaux ont été conduits par simulation (Dupont-Nivet et al., 2010b), ou tester des hypothèses pour intégrer le BLUP pour quantifier l'importance d'effets maternels (publication n°1 (Haffray et al., 2012c)) ou estimer la précisions des valeurs génétiques sans pré-sélection des collatéraux tel que abordé dans la publication n°4 (Haffray et al., 2018b). Une voie complémentaire consiste aussi à phénotyper aux caractères d'intérêts les candidats avec des prédicteurs indirectes ce qui implique le développement de systèmes de phénotypage sur animaux vivants, domaine présentant encore peu de travaux comme ceux développés dans la thèse pour la prédiction des rendements de découpe de façon assistée par vision numériques ou ultrasons (publication n°3, Haffray et al. (2013a)) ou comme pour la prédiction de la teneur en lipides des filets par micro-ondes (publication n°4, (Haffray et al., 2018b)).

Six types différents de programmes de sélection utilisant l'assignation de parenté sont proposés et illustrés. Les applications se déclinent de la gestion de la consanguinité en sélection massale à une sélection généalogique multi caractère utilisant par exemple les principes du BLUP en intégrant ou pas une sélection sur collatéraux et ou, ou pas, une présélection des candidats.

Finalement un tableau d'analyse FFPM (forces, faiblesses, possibilités, menaces) ou SWOT propose différents éléments d'analyse à l'utilisation des empreintes génétiques en aquaculture :

- Parmi les forces il est identifié par exemple des effets d'environnement commun très limités, l'absence de besoin en installations spécifiques de sélection avant tous programme et investissement, la grande flexibilité des schémas, la possibilité d'une sélection en condition d'élevage ou la très grande disponibilité en marqueurs de type microsatellite. Depuis cette publication, il apparait que l'utilisation de ces marqueurs commence à être supplantée par les marqueurs de types SNP comme par exemple chez les crevettes (Nolasco-Alzaga et al., 2018).
- Parmi les faiblesses il est rapporté la nécessité d'une analyse coût/bénéfice pour tout nouveau caractère impliquant généralement autant de génotypages en plus qu'il y a d'individus concernés, le besoin de produire simultanément un grand nombre de familles pour les mélanger ensemble au même âge ou le risque de biais dans les paramètres ou les précisions des valeurs génétiques en cas de présélection des individus.
- Parmi les atouts figure en premier lieu la possibilité de changer de technologie d'assignation en passant par les SNP, la préadaptation des schémas à une future

sélection génomique ou le très grand nombre de laboratoires disposant de capacités de génotypage de marqueurs de type SNP.

- Enfin, et parmi les menaces il est identifié la cessation proche de l'entretien des appareils utilisés pour génotyper des marqueurs microsatellites (séquenceurs...), le nombre limité de laboratoires privés disposant de capacité d'automatisation complète des différentes étapes du génotypage par microsatellites, le risque de surestimation des puissances d'assignations du fait d'allèles nuls et l'évolution probables des méthodes d'assignation vers l'utilisation des marqueurs SNP.



Parentage assignment with genomic markers: a major advance for understanding and exploiting genetic variation of quantitative traits in farmed aquatic animals

Marc Vandeputte^{1,2*} and Pierrick Haffray³

¹ INRA UMR1313 Génétique Animale et Biologie Intégrative, Institut National de la Recherche Agronomique, Jouy en Josas, France

² Ifremer, Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, Palavas-les-Flots, France

³ Sysaaf, Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français, Rennes, France

Edited by:

Ross Houston, University of Edinburgh, UK

Reviewed by:

Jeff Silverstein, United States Department of Agriculture, USA
Gen H. Yue, National University of Singapore, Singapore

*Correspondence:

Marc Vandeputte, Ifremer/INRA, Chemin de Maguelone, F-34250 Palavas-les-Flots, France
e-mail: marc.vandeputte@jouy.inra.fr

Since the middle of the 1990s, parentage assignment using microsatellite markers has been introduced as a tool in aquaculture breeding. It now allows close to 100% assignment success, and offered new ways to develop aquaculture breeding using mixed family designs in commercial conditions. Its main achievements are the knowledge and control of family representation and inbreeding, especially in mass spawning species, above all the capacity to estimate reliable genetic parameters in any species and rearing system with no prior investment in structures, and the development of new breeding programs in many species. Parentage assignment should not be seen as a way to replace physical tagging, but as a new way to conceive breeding programs, which have to be optimized with its specific constraints, one of the most important being to well define the number of individuals to genotype to limit costs, maximize genetic gain while minimizing inbreeding. The recent possible shift to (for the moment) more costly single nucleotide polymorphism markers should benefit from future developments in genomics and marker-assisted selection to combine parentage assignment and indirect prediction of breeding values.

Keywords: aquaculture, parentage assignment, selective breeding, microsatellites, SNPs

INTRODUCTION

Aquaculture is now the fastest growing animal production worldwide, and provides half of the fish for human consumption worldwide (FAO, 2014). Such an important sector would be expected to use the best knowledge-based improvement methods, amongst which selective breeding is of paramount importance. However, Gjedrem et al. (2012) estimated that only 10% of aquaculture production worldwide is based on genetically improved stocks. There may be several reasons for this, but one clear technical weakness of aquaculture regarding the development of optimized selective breeding schemes is the fact that pedigree information is difficult and costly to obtain.

The basic reason is rather straightforward: farmed aquatic animals are all too small at hatching (from a few micrograms in mollusks and crustaceans to ca. 100 mg in salmonids fishes) to be physically tagged.

Then, there were initially two ways for fish genetic studies and breeding programs to deal with the question of pedigrees. The first and simpler solution was not to use a pedigree, using individual selection. In this case, fish are selected solely based on their own individual phenotype (see review in Gjedrem and Thodesen, 2005). Although effective to obtain genetic gain, this method is very limiting for studying genetic variation as: (1) it provides results only after a minimum of two generations, (2) it

requires the maintenance of at least two fish lines, selected/control or divergent lines, (3) it limits the evaluation of genetic variation to one trait only, and (4) the precision of realized heritability estimates is low in reasonably-sized two generation experiments (Nicholas, 1980).

The second option to solve the pedigree problem is to use separate rearing of families until a size where tagging is possible, as in the Norwegian salmon breeding program, the first family-based selective breeding program in aquaculture, started in 1972 (Gjedrem, 2010). This was successfully extended to major aquaculture species such as salmonids, tilapias, oyster, or shrimps (Krishna et al., 2011; Thodesen et al., 2011; Gjedrem, 2012; Gjedrem et al., 2012; Zak et al., 2014). Although efficient, this method has three main drawbacks when it comes to estimating genetic parameters of traits. First, as families are reared separately, common environmental effects between tanks may inflate heritability estimates. The second point is that studying genetic variation with separate rearing of progenies requires the pre-existence of the family rearing units—i.e., of the infrastructure of the breeding program. Exploratory studies are then difficult to undertake. The third point is that the number of families is limited to the number of family rearing units used. Then, mating designs are constrained to those where the number of families produced is low for a given number of parents tested, like single pair mating

or nested designs, which, unlike factorial designs, do not allow the separation of additive, maternal, common environment, and dominance effects (Becker, 1967).

Therefore, the provision of a method to trace pedigrees in groups of mixed families, with any type of family structure, was expected to be of great interest to study genetic variation of quantitative traits in aquaculture species, and subsequently to set up new types of breeding programs.

The principles of parentage assignment were set up for livestock paternity testing with allozymes (Jamieson, 1965). In fish, the very first trials were done in the 1970s in Israel, also using allozymes, but the number of families that could be discriminated was very low (<10) and the use of the method was limited to carp in one research team (e.g., Brody et al., 1981). The real start of parentage assignment studies in fish was in the 1990s with the availability of microsatellite markers (Herbinger et al., 1995; Estoup et al., 1998).

TECHNICAL ASPECTS OF PARENTAGE ASSIGNMENT

PARENTAGE ASSIGNMENT METHODS

Basically, two computation methods are used for parentage assignment, exclusion-based methods and likelihood-based methods (see Jones et al., 2010 for a review). Exclusion is very simple and makes no hypotheses other than Mendelian segregation of alleles, but is very sensitive to genotyping errors. When error rates are moderate and theoretical assignment power is high, however, genotyping errors can be dealt with by allowing a limited number of allelic mismatches between an offspring and its parents alleles (Vandeputte et al., 2006), and exclusion remains the gold standard of parentage assignment (Yue and Xia, 2014). Exclusion programs used in aquaculture are PROBMAX (Danzmann, 1997), VITASSIGN (Vandeputte et al., 2006), and FAP (Taggart, 2007). Likelihood methods use a different approach, with probabilities. In this case, the most likely couple is chosen as the true one (eventually integrating a genotyping error rate), but the decision rules rely on hypotheses on allelic frequencies. Likelihood methods generally give higher assignment rates than exclusion with low power marker sets, but sometimes give inconsistent results (Herlin et al., 2007; Trong et al., 2013). Using sibship information in calculations can greatly improve the efficiency of the likelihood methods (Wang and Santure, 2009). Likelihood programs used in aquaculture are CERVUS (Kalinowski et al., 2007), PAPA (Duchesne et al., 2002), and PARENTE (Cercueil et al., 2002).

A specific question is also the assignment of polyploids, especially sturgeons (Rodzen et al., 2004) or induced polyploids (Miller et al., 2014), and specific packages have been developed for tetraploids (wHDP; Galli et al., 2011), diploids to octoploids (VITASSIGN-OCTO; Vandeputte, unpublished), as well as a general method to transform polyploid genotypes to pseudo-diploid dominant genotypes (Wang and Scribner, 2014).

A CRUCIAL ISSUE: THE ASSIGNMENT POWER OF MARKERS USED

However, whatever the method used, the first requirement to be able to use parentage assignment in practice is to obtain high levels of unique assignments, which primarily depends

on the assignment power of the marker set used. It depends on the exclusion probabilities of the markers used and on the size of the problem to be solved, the total number of putative parents having an exponential effect on the proportion of unassigned individuals (Vandeputte, 2012). Overestimation of the assignment power of markers is very frequent (Vandeputte et al., 2011), and can be explained by Hardy–Weinberg disequilibrium (Wang, 2007), sampling variance and relatedness of parents (Villanueva et al., 2002; Matson et al., 2008), incomplete genotypes, genotyping errors especially caused by stuttering or size-shift (Sutton et al., 2011; Yue and Xia, 2014), and null alleles (Christie, 2010). In some species groups like mollusks, null alleles may be extremely frequent and problematic (Hedgecock et al., 2004), but the main cause of overestimation of the theoretical assignment power is a widespread inappropriate calculation method (Vandeputte, 2012). Typically, assignment power >0.99 can generally be obtained by 8–15 microsatellite markers in fish crosses involving a few tens or hundreds of parents, and a reasonable option when designing a marker set is to include a few more markers than theoretically needed. This then spares a lot of time by providing easy assignment even if small problems of genotyping errors, inbreeding or null alleles appear. High quality genotyping is also essential, and a recent review by Yue and Xia (2014) gives very useful insights to this question.

MICROSATELLITES AND SNPs FOR PARENTAGE ASSIGNMENT

Microsatellites, due to their high number and high variability, are the markers that allowed the development of efficient parentage assignment methods. Today, however, SNPs (single nucleotide polymorphisms) use is growing exponentially (Guichoux et al., 2011), but not yet in parentage assignment. It was estimated that ~6 SNPs give the same assignment power as 1 microsatellite (Glaubitz et al., 2003). Empirical studies tend to suggest that the adequate number of SNP for an efficient panel would be in the 100–450 range (Trong et al., 2013; Lapègue et al., 2014; Nguyen et al., 2014; Sellars et al., 2014). With such numbers, the classical requirement of unlinked markers within a panel cannot be met, thus lowering the real assignment power. SNPs are individually less expensive to genotype than microsatellites, but multiplexing decreased the cost of microsatellites genotyping (Guichoux et al., 2011; Yue and Xia, 2014), and for the moment SNPs remain more expensive due to the number required, but technology is rapidly evolving for SNPs and not for microsatellites. Empirical studies also sometimes reveal quite a high number of genotyping error in SNPs (Trong et al., 2013) and the necessity to test a higher number of SNP markers than expected to select the appropriate ones (Lapègue et al., 2014; Nguyen et al., 2014). However, prospects for development of genomic selection with low-marker density may imply genotyping of a few hundred to several thousand SNPs per fish (Lillehammer et al., 2013), which in this case would be sufficient to provide parentage assignment at no additional cost. The recent shift to SNP markers was, however, efficient to improve assignment at least in some mollusks species which suffered from high numbers of null alleles with microsatellites (Lapègue et al., 2014; Nguyen et al., 2014).

IMPLEMENTATION OF PARENTAGE ASSIGNMENT IN AQUACULTURE

INBREEDING CONTROL

Mass selection is the simplest way to improve traits such as growth or morphology, but bears a high risk of rapid genetic loss, with highly unbalanced families, which was revealed by parentage assignment mostly in mass spawning species (Perez-Enriquez et al., 1999; Waldbieser and Wolters, 1999; Boudry et al., 2002; Brown et al., 2005; Fessehaye et al., 2006; Herlin et al., 2007; Wang et al., 2008), but also in controlled artificial reproduction systems (Saillant et al., 2002; Kaspar et al., 2008).

The impact of different factors (mating design, mating ratio, number of parents per generation, selection pressure, trait heritability, grading practices) were simulated to improve inbreeding control and optimize genetic progress (Gjerde et al., 1996; Dupont-Nivet et al., 2006; Loughnan et al., 2013; Domingos et al., 2014), including optimal contribution selection, which requires pedigree knowledge (Sonesson, 2005; Skaarud et al., 2011).

ESTIMATION OF GENETIC PARAMETERS

Estimation of heritability and genetic correlations allows to evaluate expected genetic gains and to design breeding programs. This is maybe where the possibility to access pedigree information by genotyping gave the most important and fruitful contribution to date to aquaculture genetics.

Optimization of mixed family designs for genetic parameters estimation was done by Vandeputte et al. (2001) for strain effects, Dupont-Nivet et al. (2002) for heritability, and Sae-Lim et al. (2010) for genotype by environment ($G \times E$) interaction. After several feasibility studies with few families (Herbinger et al., 1995, 1999; Saillant et al., 2002), heritabilities were estimated in a growing number of fishes species for growth (Wilson et al., 2003; Saillant et al., 2006; Dupont-Nivet et al., 2008; Pierce et al., 2008; Wang et al., 2008; Gheyas et al., 2009; Domingos et al., 2013; Whatmore et al., 2013), processing traits (Kocour et al., 2007; Navarro et al., 2009; Saillant et al., 2009; Haffray et al., 2012a), flesh color (Norris and Cunningham, 2004), muscle fiber diameter (Vieira et al., 2007), deformities (Bardon et al., 2009), disease resistance (Guy et al., 2006; Antonello et al., 2009) or sex ratio (Vandeputte et al., 2007), and in shrimps and mollusks for growth (Jerry et al., 2006; Lucas et al., 2006; Kong et al., 2013; Nguyen et al., 2014) or meat yield in mussel (Nguyen et al., 2014). Heritabilities obtained in mixed family rearing are often higher than those recorded in separate rearing, which may be linked to the general absence of between-family environmental variance due to family mixing, although non-genetic maternal effects may persist in mixed family rearing (Haffray et al., 2012b), with possible upward biases on heritability estimates. Explicit comparisons of the same families in mixed or separate rearing design concluded that separate family rearing induced much higher levels of between-families environmental effects (Herbinger et al., 1999; Ninh et al., 2011).

Mixed family rearing also allowed the estimation of $G \times E$ interactions between rearing systems (Dupont-Nivet et al., 2008, 2010c; Navarro et al., 2009; Kvingedal et al., 2010; Domingos et al., 2013; Sae-Lim et al., 2013; Vandeputte et al., 2014), density or rearing temperatures (Saillant et al., 2006), plant-based vs marine

feeds (Pierce et al., 2008; Le Boucher et al., 2013; Bestin et al., 2014), and even separated vs mixed fish family rearing designs (Ninh et al., 2011).

A limiting factor of such studies is that as fish are generally tagged to maximize individual information collection, individual performances are not available before physical tagging, thus limiting genetic studies on early stages. However, recent advances allow individual tagging at 200–400 mg (Ferrari et al., 2014), which should change this matter of fact.

IMPLEMENTATION OF BREEDING PROGRAMS

Concepts used and implementation

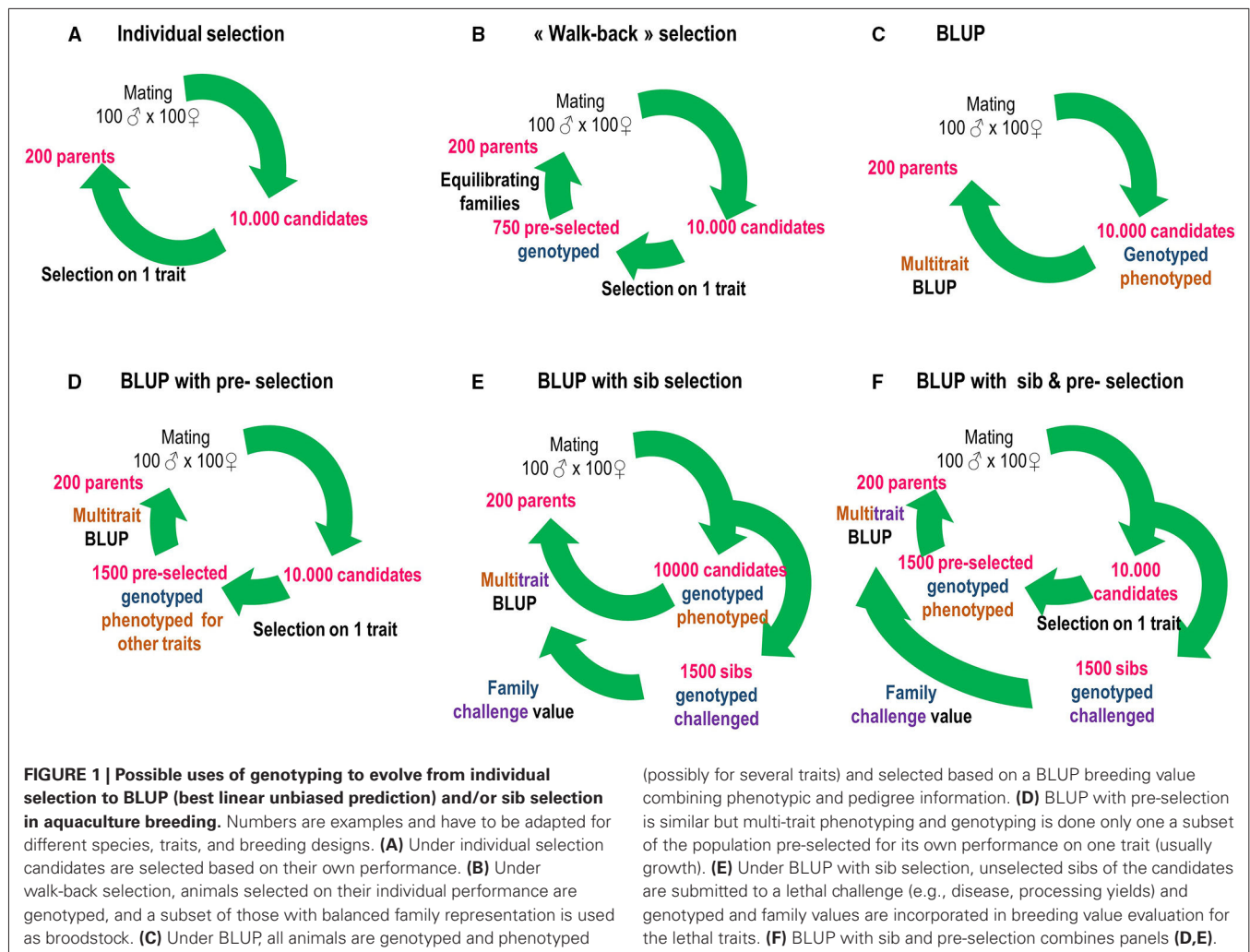
The first proposal to use parentage assignment in breeding at an acceptable cost was an improvement of within-family selection called “walk-back selection” (Doyle and Herbinger, 1995). A two-step process of assignment was suggested and tested to achieve a minimal number of selected candidates per family (Herbinger et al., 1995).

Since this date, public organizations and breeding companies initiated selection programs using parentage assignment in sturgeons (France, USA), Atlantic salmon (Ireland, Norway, Scotland), tilapia (Philippines), halibut (Norway and Scotland), rainbow trout (France), cod (Norway), gilthead sea bream (France, Greece, Spain), turbot (France), European sea bass (France, Greece), meagre and red drum (France), Asian sea bass (Singapore, Indonesia, Australia), and shrimps (Australia, Thailand, Mexico, Equator, Central and South America). This list may be incomplete and represents the present informal expert knowledge of the authors. Little information is publicly available in these programs but mass selection, family-based selection (often BLUP: best linear unbiased prediction) or a combination of both are used to improve growth, processing yields, quality traits and disease resistance according to different schemes (Figure 1).

Key parameters to choose to develop a breeding program using parentage assignment are not only the genotyping cost (12–20 Euros per individual), but also the capacity to produce a large number of families in one batch to avoid tank effects, the true assignment efficiency, as well as the availability of tools such as rapid mass genotyping capacities (specially for species with short generation interval), individual tagging to improve traceability and facilitate data collection, automated database systems to collect, store and link performances to tags, DNA samples and pedigrees, optimized genetic softwares to rank and mate candidates to maximize genetic progress and minimize inbreeding. Use of parentage assignment is not only “genetic tagging,” but requires a complete re-optimization of breeding programs.

Optimization of breeding schemes using parentage assignment

One main target for optimization has been the limitation of numbers genotyped, using two-way nested models for partial pedigrees (Li et al., 2003), or extreme phenotypes with family effect considered as a fixed effect (Morton and Howarth, 2005). BLUP selection normally requires the knowledge of performance and pedigree on all candidates, which is not the case in Figures 1D,F. In these cases, the loss of selection efficiency (compared to BLUP with pedigree known on all candidates) depends on selection intensity and genetic parameters (Chapuis et al., 2010;



Dupont-Nivet et al., 2010b; Sonesson et al., 2011). In addition, issues linked to mixing of families were studied, such as methods to limit non-genetic maternal effect in salmonids (Haffray et al.,

2012b), effect of grading practices to limit cannibalism on family contributions in barramundi (Loughnan et al., 2013), and the importance to consider male maturation status to estimate her-

Table 1 | SWOT analysis of parentage assignment with genomic markers for aquaculture breeding.

Strengths	Weaknesses
<ul style="list-style-type: none"> – Absence of common environment effects – Allows any type of mating design – No investment in structures and limited fish rearing costs (labor, consumables) – Allows family evaluation in industry conditions – Microsatellites available in most species – High flexibility 	<ul style="list-style-type: none"> – Each new trait measured on sibs may require additional genotyping to balance with the benefit expected – Biased BLUP estimates if pre-selection done – Unit cost of genotyping sometimes dissuasive – Ability to produce high numbers of families simultaneously needed for full benefits
Opportunities	Threats
<ul style="list-style-type: none"> – Ease to develop SNP or microsatellites at low cost in any species with next-generation sequencing technologies – Future use of (within family) genomic selection will decrease the cost of pedigree information and provide within-family relatedness estimates improving accuracy – Many research laboratories with appropriate knowledge in genotyping to initiate programs 	<ul style="list-style-type: none"> – Lack of maintenance of microsatellite genotyping equipment with the advent of SNPs – Limited number of professional genotyping companies high volume, service and automation capacities – Lack of efficiency when marker set assignment power overestimated or genotyping errors too numerous

itability of growth more accurately (Dupont-Nivet et al., 2010a). Ninh et al. (2011) and Sae-Lim et al. (2013) compared expected genetic gains with different systems of evaluation (mixed/separate families and impact of $G \times E$ interactions), while Haffray et al. (2013) proposed application of ultrasound tomography to predict processing yields on live candidates to limit the use of slaughtered sibs.

GLOBAL APPRAISAL AND PERSPECTIVES

The rapid increase of publications using parentage assignment in the last decade shows how powerful this method is to estimate genetic parameters in any species and rearing system. It avoids the initial investment in separate family rearing units and limits associated biases, even more in species with high larval mortality, small larval size, and initial live feeding. Applications are strongly driven by reproductive constraints linked to the need to simultaneously produce enough families (Table 1). The cost/information ratio has to be maximized with adequate management of variance sources (number of parents, initial representation of families, or groups of spawns), mating design, and number of individuals genotyped.

Optimal investment in parentage assignment is a balance between the reduction of investment and operational costs needed for the separate family rearing and the cost of genotyping, which presently limits the application of parentage assignment to mass selection and family-based selection on a limited number of traits. Moreover, any new trait that cannot be recorded on the live candidate and has to be measured on sibs then requires additional genotyping with a cost/benefit ratio to estimate case by case, and to compare with the possible use of indirect criteria.

A major benefit of parentage assignment is that it allows high selection pressure (<3%) to be applied in commercial conditions, while still controlling inbreeding. The knowledge of pedigree also allows an increase in selection accuracy (and then a higher selection gain) on all traits, as well as selection on lethal traits which cannot be done by individual selection. This technology also allows to easily combine sanitary protection of the breeding nucleus and sib testing in commercial environments. Parentage assignment offers simplicity and flexibility in the life of the breeding program that can be easily adapted to new traits, new mating schemes, different number of candidates. This is critical, especially at the initiation of domestication, for “niche” species or in developing countries, where the need for separate rearing system has often prevented any investment in selective breeding in the past, or has fixed the architecture of the breeding programs.

ACKNOWLEDGMENT

This work received funding from the European Union’s Seventh Framework Programme (FP7 2007–2013) under grant agreement no. 613611 (FISHBOOST).

REFERENCES

- Antonello, J., Massault, C., Franch, R., Haley, C., Pellizzari, C., Bovo, G., et al. (2009). Estimates of heritability and genetic correlation for body length and resistance to fish pasteurellosis in the gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). *Aquaculture* 298, 29–35. doi: 10.1016/j.aquaculture.2009.10.022
- Bardon, A., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Chavanne, H., Haffray, P., Vergnet, A., et al. (2009). What is the heritable component of spinal deformities in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*)? *Aquaculture* 294, 194–201. doi: 10.1016/j.aquaculture.2009.06.018
- Becker, W. A. (1967). *Manual of Procedures in Quantitative Genetics*. Pullman, WA: Washington State University Press.
- Bestin, A., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Médale, F., Quillet, E., Vandeputte, M., et al. (2014). “Genotype by diet interactions on growth and processing traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*), gilthead sea bream (*Sparus aurata*) and meagre (*Argyrosomus regius*) fed diets with almost complete substitution of both fish meal and fish oil by vegetal ingredients,” in *Proceedings of the 10th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Vancouver, Canada.
- Boudry, P., Collet, B., Cornette, F., Hervouet, V., and Bonhomme, F. (2002). High variance in reproductive success of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*, Thunberg) revealed by microsatellite-based parentage analysis of multifactorial crosses. *Aquaculture* 204, 283–296. doi: 10.1016/S0044-8486(01)00841-9
- Brody, T., Wohlfarth, G., Hulata, G., and Moav, R. (1981). Application of electrophoretic genetic markers to fish breeding. IV. Assessment of breeding value of full-sib families. *Aquaculture* 24, 175–186. doi: 10.1016/0044-8486(81)90054-5
- Brown, C. R., Woolliams, J. A., and McAndrew, B. J. (2005). Factors influencing effective population size in commercial populations of gilthead seabream, *Sparus aurata*. *Aquaculture* 247, 219–225. doi: 10.1016/j.aquaculture.2005.02.002
- Cercueil, A., Bellemain, E., and Manel, S. (2002). PARENTE: computer program for parentage analysis. *J. Hered.* 93, 458–459. doi: 10.1093/jhered/93.6.458
- Chapuis, H., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., and Quillet, E. (2010). “Selection for an improved disease resistance using factorial mating designs and molecular based pedigrees in fish: a simulation study,” in *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Leipzig, Germany, CDROM paper 210.
- Christie, M. R. (2010). Parentage in natural populations: novel methods to detect parent-offspring pairs in large data sets. *Mol. Ecol. Res.* 10, 115–128. doi: 10.1111/j.1755-0998.2009.02687.x
- Danzmann, R. G. (1997). PROBMAX: a computer program for assigning unknown parentage in pedigree analysis from known genotypic pools of parents and progeny. *J. Hered.* 88, 333. doi: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a023112
- Domingos, J. A., Smith-Keune, C., and Jerry, D. R. (2014). Fate of genetic diversity within and between generations and implications for DNA parentage analysis in selective breeding of mass spawners: a case study of commercially farmed barramundi, *Lates calcarifer*. *Aquaculture* 424–425, 174–182. doi: 10.1016/j.aquaculture.2014.01.004
- Domingos, J. A., Smith-Keune, C., Robinson, N., Loughnan, S., Harrison, P., and Jerry, D. R. (2013). Heritability of harvest growth traits and genotype \times environment interactions in barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch). *Aquaculture* 402–403, 66–75. doi: 10.1016/j.aquaculture.2014.01.004
- Doyle, R. W., and Herbinger, C. M. (1995). “The use of DNA fingerprinting for high-intensity, within family selection in fish breeding,” in *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Guelph, Ontario, Canada, Vol. 19, 364–371.
- Duchesne, P., Godbout, M. H., and Bernatchez, L. (2002). PAPA (package for the analysis of parental allocation): a computer program for simulated and real parental allocation. *Mol. Ecol. Notes* 2, 191–193. doi: 10.1046/j.1471-8286.2002.00164.x
- Dupont-Nivet, M., Chevassus, B., Mauger, S., Haffray, P., and Vandeputte, M. (2010a). Side effects of sexual maturation on heritability estimates in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquac. Res.* 41, e878–e880. doi: 10.1111/j.1365-2109.2009.02448.x
- Dupont-Nivet, M., Haffray, P., and Vandeputte, M. (2010b). “Effect of culling on bias of BLUP estimates—case of fish species,” in *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Leipzig, Germany, CDROM paper 429.
- Dupont-Nivet, M., Karahan-Nomm, B., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., et al. (2010c). Genotype by environment interactions for growth in European seabass (*Dicentrarchus labrax*) are large when growth rate rather than weight is considered. *Aquaculture* 306, 365–368. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.05.025
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., and Chevassus, B. (2002). Optimization of factorial mating designs for inference on heritability in fish species. *Aquaculture* 204, 361–370. doi: 10.1016/S0044-8486(01)00839-0

- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Haffray, P., and Chevassus, B. (2006). Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture* 252, 161–170. doi: 10.1016/j.aquaculture.2005.07.005
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., et al. (2008). Heritabilities and G × E interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) using a marker-based pedigree. *Aquaculture* 275, 81–87. doi: 10.1016/S0044-8486(01)00839-0
- Estoup, A., Gharbi, K., SanCristobal, M., Chevalet, C., Haffray, P., and Guyomard, R. (1998). Parentage assignment using microsatellites in turbot (*Scophthalmus maximus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) hatchery populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 715–725. doi: 10.1139/f97-268
- FAO. (2014). *The State of the World Fisheries and Aquaculture 2014*. FAO, Rome.
- Ferrari, S., Chatain, B., Cousin, X., Leguay, D., Vergnet, A., Vidal, M. O., et al. (2014). Early individual electronic identification of sea bass using RFID microtags: a first example of early phenotyping of sex-related growth. *Aquaculture* 426–427, 165–171. doi: 10.1016/j.aquaculture.2014.01.033
- Fessehaye, Y., El-bialy, Z., Rezk, M. A., Crooijmans, R., Bovenhuis, H., and Komen, H. (2006). Mating systems and male reproductive success in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in breeding hapas: a microsatellite analysis. *Aquaculture* 256, 148–158. doi: 10.1016/j.aquaculture.2006.02.024
- Galli, A., Greppi, G., Boscari, E., and Bonacina, C. (2011). Parental allocation in *Acipenser naccarii*: statistical aspects and software development. *J. Appl. Ichthyol.* 27, 651–654. doi: 10.1111/j.1439-0426.2011.01709.x
- Gheyas, A. A., Woolliams, J. A., Taggart, J. B., Sattar, M. A., Das, T. K., McAndrew, B. J., et al. (2009). Heritability estimation of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) harvest traits using microsatellite based parentage assignment. *Aquaculture* 294, 187–193. doi: 10.1016/j.aquaculture.2009.06.013
- Gjedrem, T. (2010). The first family-based breeding program in aquaculture. *Rev. Aquac.* 2, 2–15. doi: 10.1111/j.1753-5131.2010.01011.x
- Gjedrem, T. (2012). Genetic improvement for the development of efficient global aquaculture: a personal opinion review. *Aquaculture* 344–349, 12–22. doi: 10.1016/j.aquaculture.2012.03.003
- Gjedrem, T., Robinson, N., and Rye, M. (2012). The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: a review. *Aquaculture* 350–353, 117–129. doi: 10.1016/j.aquaculture.2012.04.008
- Gjedrem, T., and Thodesen, J. (2005). “Selection,” in *Selection and Breeding Programs in Aquaculture*, ed. T. Gjedrem (Dordrecht: Springer), 89–111.
- Gjerde, B., Gjoen, H. M., and Villanueva, B. (1996). Optimum designs for fish breeding programmes with constrained inbreeding mass selection for a normally distributed trait. *Livest. Prod. Sci.* 47, 59–72. doi: 10.1016/S0301-6226(96)01000-7
- Glaubitz, J. C., Rhodes, O. E., and DeWoody, J. A. (2003). Prospects for inferring pairwise relationships with single nucleotide polymorphisms. *Mol. Ecol.* 12, 1039–1047. doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01790.x
- Guichoux, E., Lagache, L., Wagner, S., Chaumeil, P., Léger, P., Lepais, O., et al. (2011). Current trends in microsatellite genotyping. *Mol. Ecol. Res.* 11, 591–611. doi: 10.1111/j.1755-0998.2011.03014.x
- Guy, D. R., Bishop, S. C., Brotherstone, S., Hamilton, A., Roberts, R. J., McAndrew, B. J., et al. (2006). Analysis of the incidence of infectious pancreatic necrosis mortality in pedigreed Atlantic salmon, *Salmo salar* L., populations. *J. Fish Dis.* 29, 637–647. doi: 10.1111/j.1365-2761.2006.00758.x
- Haffray, P., Bugeon, J., Rivard, Q., Quittet, B., Puyo, S., Allamelou, J. M., et al. (2013). Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 410–411, 236–244. doi: 10.1016/j.aquaculture.2013.06.016
- Haffray, P., Pincet, C., Chapuis, H., Mazeiraud, E., Petit, V., Rault, P., et al. (2012a). Negative genetic trade-offs between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 368–369, 145–162. doi: 10.1016/j.aquaculture.2012.09.023
- Haffray, P., Vandeputte, M., Petit, V., Pincet, C., Chatain, B., Chapuis, H., et al. (2012b). Minimizing maternal effect in salmonid families mixed since eyed stages and a posteriori DNA-pedigreed. *Livest. Sci.* 150, 170–178. doi: 10.1016/j.livsci.2012.08.017
- Hedgecock, D., Li, G., Hubert, S., Bucklin, K., and Ribes, V. (2004). Widespread null alleles and poor cross-species amplification of microsatellite DNA loci cloned from the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.* 23, 379–385.
- Herbinger, C. M., Doyle, R. W., Pitman, E. R., Paquet, D., Mesa, K. A., Morris, D. B., et al. (1995). DNA fingerprint based analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally reared rainbow trout. *Aquaculture* 137, 245–256. doi: 10.1016/0044-8486(95)01109-9
- Herbinger, C. M., O'Reilly, P. T., Doyle, R. W., Wright, J. M., and O'Flynn, F. (1999). Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. *Aquaculture* 173, 105–116. doi: 10.1016/0044-8486(95)01109-9
- Herlin, M., Taggart, J. B., McAndrew, B. J., and Penman, D. J. (2007). Parentage allocation in a complex situation: a large commercial Atlantic cod (*Gadus morhua*) mass spawning tank. *Aquaculture* 272, S195–S203. doi: 10.1016/j.aquaculture.2007.08.018
- Jamieson, A. (1965). The genetics of transferrins in cattle. *Heredity* 20, 419–441. doi: 10.1038/hdy.1965.54
- Jerry, D. R., Preston, N. P., Crocos, P. J., Keys, S., Meadows, J. R. S., and Li, Y. (2006). Application of DNA parentage analyses for determining relative growth rates of *Penaeus japonicus* families reared in commercial ponds. *Aquaculture* 254, 171–181. doi: 10.1016/j.aquaculture.2005.10.035
- Jones, A. G., Small, C. M., Paczolt, K. A., and Ratterman, N. L. (2010). A practical guide to methods of parentage analysis. *Mol. Ecol. Res.* 10, 6–30. doi: 10.1111/j.1755-0998.2009.02778.x
- Kalinowski, S. T., Taper, M. L., and Marshall, T. C. (2007). Revising how the computer program cervus accommodates genotyping error increases success in paternity assignment. *Mol. Ecol.* 16, 1099–1106. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03089.x
- Kaspar, V., Vandeputte, M., Kohlmann, K., Hulak, M., Rodina, M., Gela, D., et al. (2008). A proposal and case study towards a conceptual approach of validating sperm competition in common carp (*Cyprinus carpio* L.), with practical implications for hatchery procedures. *J. Appl. Ichthyol.* 24, 406–409. doi: 10.1111/j.1439-0426.2008.01148.x
- Kocour, M., Mauger, S., Rodina, M., Gela, D., Linhart, O., and Vandeputte, M. (2007). Heritability estimates for processing and quality traits in common carp (*Cyprinus carpio* L.) using a molecular pedigree. *Aquaculture* 270, 43–50. doi: 10.1016/j.aquaculture.2007.03.001
- Kong, N., Li, Q., Yu, H., and Kong, L. F. (2013). Heritability estimates for growth-related traits in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) using a molecular pedigree. *Aquac. Res.* doi: 10.1111/are.12205 [Epub ahead of print].
- Krishna, G., Gopikrishna, G., Gopal, C., Jahageerdar, S., Ravichandran, P., Kannappan, S., et al. (2011). Genetic parameters for growth and survival in *Penaeus monodon* cultured in India. *Aquaculture* 318, 74–78. doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.04.028
- Kvingedal, R., Evans, B. S., Lind, C. E., Taylor, J. J. U., Dupont-Nivet, M., and Jerry, D. R. (2010). Population and family growth response to different rearing location, heritability estimates and genotype × environment interaction in the silver-lip pearl oyster (*Pinctada maxima*). *Aquaculture* 304, 1–6. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.02.035
- Lapègue, S., Harrang, E., Heurtebise, S., Flahauw, E., Donnadiou, C., Gayral, P., et al. (2014). Development of SNP-genotyping arrays in two shellfish species. *Mol. Ecol. Res.* 14, 820–830. doi: 10.1111/1755-0998.12230
- Le Boucher, R., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Quillet, E., Ruelle, F., Vergnet, A., et al. (2013). Genotype by diet interactions in European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.): nutritional challenge with totally plant-based diets. *J. Anim. Sci.* 91, 44–56. doi: 10.2527/jas.2012-5311
- Li, X., Field, C., and Doyle, R. W. (2003). Estimation of additive genetic variance components in aquaculture populations selectively pedigreed by DNA fingerprinting. *Biomet. J.* 45, 61–72. doi: 10.1002/bimj.200290016
- Lillehammer, M., Meuwissen, T. H., and Sonesson, A. (2013). A low-marker density implementation of genomic selection in aquaculture using within-family genomic breeding values. *Genet. Sel. Evol.* 45:39. doi: 10.1186/1297-9686-45-39
- Loughnan, S. R., Domingos, J. A., Smith-Keune, C., Forrester, J. P., Jerry, D. R., Beheregaray, L. B., et al. (2013). Broodstock contribution after mass spawning and size grading in barramundi (*Lates calcarifer*, Bloch). *Aquaculture* 404–405, 139–149. doi: 10.1016/j.aquaculture.2013.04.014
- Lucas, T., Macbeth, M., Degnan, S. M., Knibb, W., and Degnan, B. M. (2006). Heritability estimates for growth in the tropical abalone *Haliotis asinina*

- using microsatellites to assign parentage. *Aquaculture* 259, 146–152. doi: 10.1016/j.aquaculture.2006.05.039
- Matson, S. E., Camara, M. D., Eichert, W., and Banks, M. A. (2008). P-LOCI: a computer program for choosing the most efficient set of loci for parentage assignment. *Mol. Ecol. Res.* 8, 765–768. doi: 10.1111/j.1755-0998.2008.02128.x
- Miller, P. A., Elliott, N. G., Vaillancourt, R. E., Kube, P. D., and Koutoulis, A. (2014). Genetic diversity and pedigree assignment in tetraploid Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture* 433, 318–324. doi: 10.1016/j.aquaculture.2014.06.025
- Morton, R., and Howarth, J. M. (2005). Estimation of breeding values using selected pedigree records. *Biometrics* 61, 422–432. doi: 10.1111/j.1541-0420.2005.040305.x
- Navarro, A., Zamorano, M. J., Hildebrandt, S., Ginés, R., Aguilera, C., and Afonso, J. M. (2009). Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth and carcass traits in gilthead seabream (*Sparus auratus* L.), under industrial conditions. *Aquaculture* 289, 225–230. doi: 10.1016/j.aquaculture.2008.12.024
- Nguyen, T. T. T., Hayes, B. J., and Ingram, B. A. (2014). Genetic parameters and response to selection in blue mussel (*Mytilus galloprovincialis*) using a SNP-based pedigree. *Aquaculture* 420–421, 295–301. doi: 10.1016/j.aquaculture.2013.11.021
- Nicholas, F. W. (1980). Size of population required for artificial selection. *Genet. Res.* 35, 85–105. doi: 10.1017/S0016672300013951
- Ninh, N. H., Ponzoni, R. W., Nguyen, N. H., Woolliams, J. A., Taggart, J. B., McAndrew, B. J., et al. (2011). A comparison of communal and separate rearing of families in selective breeding of common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquaculture* 322–323, 39–46. doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.09.031
- Norris, A. T., and Cunningham, E. P. (2004). Estimates of phenotypic and genetic parameters for flesh colour traits in farmed Atlantic salmon based on multiple trait animal model. *Livest. Prod. Sci.* 89, 209–222. doi: 10.1016/j.livprodsci.2004.02.010
- Perez-Enriquez, R., Takagi, M., and Taniguchi, N. (1999). Genetic variability and pedigree tracing of a hatchery-reared stock of red sea bream (*Pagrus major*) used for stock enhancement, based on microsatellite DNA markers. *Aquaculture* 173, 413–423. doi: 10.1016/S0044-8486(98)00469-4
- Pierce, L. R., Palti, Y., Silverstein, J. T., Barrows, F. T., Hallerman, E. M., and Parsons, J. E. (2008). Family growth response to fishmeal and plant-based diets shows genotype \times diet interaction in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* 278, 37–42. doi: 10.1016/j.aquaculture.2008.03.017
- Rodzen, J. A., Famula, T. R., and May, B. (2004). Estimation of parentage and relatedness in the polyploid white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) using a dominant marker approach for duplicated microsatellite loci. *Aquaculture* 232, 165–182. doi: 10.1016/S0044-8486(03)00450-2
- Sae-Lim, P., Kause, A., Mulder, H. A., Martin, K. E., Barfoot, A. J., Parsons, J. E., et al. (2013). Genotype-by-environment interaction of growth traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): a continental scale study. *J. Anim. Sci.* 91, 5572–5581. doi: 10.2527/jas.2012-5949
- Sae-Lim, P., Komen, H., and Kause, A. (2010). Bias and precision of estimates of genotype-by-environment interaction: a simulation study. *Aquaculture* 310, 66–73. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.10.020
- Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., and Chatain, B. (2006). Estimates of heritability and genotype-environment interactions for body weight in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) raised under communal rearing conditions. *Aquaculture* 254, 139–147. doi: 10.1016/j.aquaculture.2005.10.018
- Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Sabourault, M., Haffray, P., Laureau, S., Vidal, M. O., et al. (2009). Genetic variation for carcass quality traits in cultured sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquat. Living Resour.* 22, 105–112. doi: 10.1051/alr/2009010
- Saillant, E., Fostier, A., Haffray, P., Menu, B., Thimonier, J., and Chatain, B. (2002). Temperature effects and genotype-temperature interactions on sex determination in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *J. Exp. Zool.* 292, 494–505. doi: 10.1002/jez.10071
- Sellars, M. J., Dierens, L., McWilliam, S., Little, B., Murphy, B., Coman, G. J., et al. (2014). Comparison of microsatellite and SNP DNA markers for pedigree assignment in Black Tiger shrimp, *Penaeus monodon*. *Aquac. Res.* 45, 417–426. doi: 10.1111/j.1365-2109.2012.03243.x
- Skaarud, A., Woolliams, J. A., and Gjoen, H. M. (2011). Strategies for controlling inbreeding in fish breeding programs; an applied approach using optimum contribution (OC) procedures. *Aquaculture* 311, 110–114. doi: 10.1016/j.aquaculture.2010.11.023
- Sonesson, A. K. (2005). A combination of walk-back and optimum contribution selection in fish: a simulation study. *Genet. Sel. Evol.* 37, 587–599. doi: 10.1186/1297-9686-37-7-587
- Sonesson, A. K., Gjerde, B., and Robinson, N. (2011). A simple selection scheme to improve disease resistance and growth. *Aquaculture* 319, 337–341. doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.07.009
- Sutton, J. T., Robertson, B. C., and Jamieson, I. G. (2011). Dye shift: a neglected source of genotyping error in molecular ecology. *Mol. Ecol. Res.* 11, 514–520. doi: 10.1111/j.1755-0998.2011.02981.x
- Taggart, J. B. (2007). FAP: an exclusion-based parental assignment program with enhanced predictive functions. *Mol. Ecol. Notes* 7, 412–415. doi: 10.1111/j.1471-8286.2006.01616.x
- Thodesen, J., Rye, M., Wang, Y., Yang, K. S., Bentsen, H. B., and Gjedrem, T. (2011). Genetic improvement of tilapia in China: genetic parameters and selection responses in growth of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) after six generations of multi-trait selection for growth and fillet yield. *Aquaculture* 322, 51–64. doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.10.010
- Trong, T. Q., van Bers, N., Crooijmans, R., Dibbitts, B., and Komen, H. (2013). A comparison of microsatellites and SNPs in parental assignment in the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*): the power of exclusion. *Aquaculture* 388–391, 14–23. doi: 10.1016/j.aquaculture.2013.01.004
- Vandeputte, M. (2012). An accurate formula to calculate exclusion power of marker sets in parentage assignment. *Genet. Sel. Evol.* 44:36. doi: 10.1186/1297-9686-44-36
- Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Chatain, B., and Chevassus, B. (2001). Setting up a strain testing design for the seabass, *Dicentrarchus labrax*: a simulation study. *Aquaculture* 202, 329–342. doi: 10.1016/S0044-8486(01)00782-7
- Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Chavanne, H., and Chatain, B. (2007). A polygenic hypothesis for sex determination in the European sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Genetics* 176, 1049–1057. doi: 10.1534/genetics.107.072140
- Vandeputte, M., Garouste, R., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Vergnet, A., Chavanne, H., et al. (2014). Multi-site evaluation of the rearing performances of 5 wild populations of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture* 424–425, 239–248. doi: 10.1016/j.aquaculture.2014.01.005
- Vandeputte, M., Mauger, S., and Dupont-Nivet, M. (2006). An evaluation of allowing for mismatches as a way to manage genotyping errors in parentage assignment by exclusion. *Mol. Ecol. Notes* 6, 265–267. doi: 10.1111/j.1471-8286.2005.01167.x
- Vandeputte, M., Rossignol, M. N., and Pincet, C. (2011). From theory to practice: empirical evaluation of the assignment power of marker sets for pedigree analysis in fish breeding. *Aquaculture* 314, 80–86. doi: 10.1016/j.aquaculture.2011.01.043
- Vieira, V. L. A., Norris, A., and Johnston, I. A. (2007). Heritability of fibre number and size parameters and their genetic relationship to flesh quality traits in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture* 272(Suppl. 1), S100–S109. doi: 10.1016/j.aquaculture.2007.08.028
- Villanueva, B., Verspoor, E., and Visscher, P. M. (2002). Parental assignment in fish using microsatellite genetic markers with finite numbers of parents and offspring. *Anim. Genet.* 33, 33–41. doi: 10.1046/j.1365-2052.2002.00804.x
- Waldbieser, G. C., and Wolters, W. R. (1999). Application of polymorphic microsatellite loci in a channel catfish *Ictalurus punctatus* breeding program. *J. World Aquac. Soc.* 30, 256–262. doi: 10.1111/j.1749-7345.1999.tb00873.x
- Wang, C. M., Lo, L. C., Zhu, Z. Y., Lin, G., Feng, F., Li, J., et al. (2008). Estimating reproductive success of brooders and heritability of growth traits in Asian sea bass (*Lates calcarifer*) using microsatellites. *Aquac. Res.* 39, 1612–1619. doi: 10.1111/j.1365-2109.2008.02034.x
- Wang, J. (2007). Parentage and sibship exclusions: higher statistical power with more family members. *Heredity* 99, 205–217. doi: 10.1038/sj.hdy.6800984
- Wang, J., and Santure, A. W. (2009). Parentage and sibship inference from multilocus genotype data under polygamy. *Genetics* 181, 1579–1594. doi: 10.1534/genetics.108.100214

- Wang, J., and Scribner, K. T. (2014). Parentage and sibship inference from markers in polyploids. *Mol. Ecol. Res.* 14, 541–553. doi: 10.1111/1755-0998.12210
- Whatmore, P., Nguyen, N. H., Miller, A., Lamont, R., Powell, D., D'Antignana, T., et al. (2013). Genetic parameters for economically important traits in yellowtail kingfish *Seriola lalandi*. *Aquaculture* 400–401, 77–84. doi: 10.1016/j.aquaculture.2013.03.002
- Wilson, A. J., McDonald, G., Moghadam, H. K., Herbinger, C. M., and Ferguson, M. M. (2003). Marker-assisted estimation of quantitative genetic parameters in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Genet. Res. Camb.* 81, 145–156. doi:10.1017/S0016672302006055
- Yue, G. H., and Xia, J. H. (2014). Practical considerations of molecular parentage analysis in fish. *J. World Aquac. Soc.* 45, 89–103. doi: 10.1111/jwas.12107
- Zak, T., Deshev, R., Benet-Perlberg, A., Naor, A., Magen, I., Shapira, Y., et al. (2014). Genetic improvement of Israeli blue (Jordan) tilapia, *Oreochromis aureus* (Steindachner), through selective breeding for harvest weight. *Aquac. Res.* 45, 546–557. doi: 10.1111/are.12072
- Conflict of Interest Statement:** The authors declare that the research was conducted in the absence of any commercial or financial relationships that could be construed as a potential conflict of interest.

Received: 12 September 2014; paper pending published: 20 October 2014; accepted: 22 November 2014; published online: 12 December 2014.

Citation: Vandeputte M and Haffray P (2014) Parentage assignment with genomic markers: a major advance for understanding and exploiting genetic variation of quantitative traits in farmed aquatic animals. *Front. Genet.* 5:432. doi: 10.3389/fgene.2014.00432

This article was submitted to *Livestock Genomics*, a section of the journal *Frontiers in Genetics*.

Copyright © 2014 Vandeputte and Haffray. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License (CC BY). The use, distribution or reproduction in other forums is permitted, provided the original author(s) or licensor are credited and that the original publication in this journal is cited, in accordance with accepted academic practice. No use, distribution or reproduction is permitted which does not comply with these terms.

4. Chapitre 4 - Discussion et perspectives

Ce travail a été réalisé pour estimer la faisabilité d'une méthode originale de sélection sur collatéraux en familles mélangées identifiées à posteriori par empreintes génétiques. Une autre originalité tient à l'évaluation des conditions de l'introduction du BLUP en sélection massale de type PROSPER (Chevassus et al., 2004) pour améliorer des caractères de découpe et de qualité de la chair en production de grandes truites destinées au fumage.

L'ambition était aussi d'évaluer les voies d'amélioration de l'efficacité de tels programmes de sélection sur collatéraux. Pour cela, la première action a été d'identifier et estimer les paramètres génétiques de prédicteurs indirects de rendements de découpes par imagerie 2D ou par ultrasons, de tels prédicteurs pouvant permettre une sélection directement sur les candidats par sélection massale ou généalogique. La deuxième action a été d'estimer pour la première fois dans un dispositif d'évaluation génétique en familles mélangées la précision des valeurs génétiques. La troisième a visé à évaluer l'importance d'un éventuel biais induit par une dérivation des collatéraux après leur pré-sélection sur la croissance dans l'espoir de limiter le nombre de lots à élever, et donc le coût de la sélection.

Enfin, la mise au point et la validation de cette nouvelle méthode de sélection potentielle s'inscrit aujourd'hui dans un contexte nouveau d'utilisation des outils de la génomique pour améliorer encore l'efficacité des programmes de domestication et de sélection des espèces aquacoles.

La discussion est donc structurée pour :

- effectuer une synthèse critique des résultats des différents articles en soulignant l'apport et l'originalité du travail réalisé en considérant les salmonidés,
- discuter la complémentarité des résultats obtenus avec les travaux similaires développés en parallèle ou rapportés chez les autres espèces aquacoles en familles mélangées,
- conduire une première analyse de l'application des résultats en sélection commerciale par les entreprises françaises dans un contexte de concurrence internationale,
- discuter l'apport des résultats pour le développement imminent d'une sélection génomique en familles mélangées adaptée aux capacités des entreprises de sélection aquacoles françaises.

4.1. Rappel du contexte et des objectifs

L'objectif de la thèse était d'acquérir les éléments scientifiques et techniques utiles au développement et à la validation d'une nouvelle méthode de sélection généalogique sur

collatéraux pour améliorer des caractères de rendements de découpe et de qualité de la chair (teneur en lipides et couleur) chez la truite arc-en-ciel destinée à la découpe et au fumage.

Alors qu'en aquaculture, les systèmes d'évaluation génétique classiques passent par une première et longue phase d'élevage des familles de façon séparée durant plus de 6 mois jusqu'à ce que leur marquage soit possible vers 30-50 g (Gjedrem et al., 2012), l'éventuelle sélection généalogique envisagée ici devait s'appuyer sur un mélange des familles dès le stade oeillé. Ce choix était justifié initialement par l'incapacité financière d'investissement des entreprises françaises dans des structures d'évaluation en familles initialement séparées. Il était aussi associé au souhait de limiter les effets bassins par le mélange des familles dès que possible dans un seul bassin et non plus dans 100 à 600 bassins. Il résultait enfin du souhait de tenter d'améliorer les avantages concurrentiels de la méthode de sélection massale intra-groupe de type PROSPER sur la croissance (Chevassus et al., 2004), déjà améliorée précédemment par le SYSAAF en partenariat avec l'INRA. En effet, de premiers travaux avait permis d'introduire plusieurs innovations comme celle d'une sélection sur le rendement à l'éviscération ou de la teneur en lipides du filet à partir de prédictes indirectes externes sans cependant disposer d'information sur l'héritabilité de ces prédictes (Douirin et al., 1994; Douirin et al., 1998; Fauconneau et al., 1996). Le SYSAAF, à la suite de développements et de validations, avait initié l'introduction d'une gestion génétique assistée empreintes génétiques (Estoup et al., 1998; Haffray et al., 2004; Haffray et al., 1999) suite à la proposition de leur utilisation en sélection intra-famille par Doyle and Herlinger (1994).

La faisabilité d'estimer des différences entre familles en familles mélangées avaient déjà été démontré à l'échelle expérimentale chez différentes espèces piscicoles telles que la truite, le bar ou le saumon atlantique (Garcia de Leon et al., 1998; Herlinger et al., 1995a; Herlinger et al., 1999; Saillant et al., 2003a; Saillant et al., 2002; Saillant et al., 2001). D'autres travaux en nombre encore plus limité avaient estimé de premières héritabilités estimées en familles mélangées pour des caractères de croissance chez la truite ou le bar (Chevassus et al., 2002; Saillant et al., 2003b) toujours à l'échelle expérimentale mais avec des imprécisions importantes. Le projet Européen de type CRAFT « Héritabolum » piloté par Ifremer initié sur le bar en 2002 à l'échelle inter-continentale avec le SYSAAF comme partenaire confirmait cette faisabilité tandis qu'une publication rapportait ensélection commerciale l'héritabilité de la couleur des filets chez le saumon par l'entreprise de sélection Marine Harvest (Norris and Cunningham, 2004).

Faire évoluer la sélection massale mise en place en France vers une sélection sur apparentés se heurtait à plusieurs incertitudes. La première d'entre elles tenait au dispositif lui-même

d'évaluation en famille mélangées et à d'éventuels effets maternels non génétiques initiaux pouvant réduire la précision du classement des familles, les héritabilités et donc l'efficacité de la sélection. La deuxième incertitude tenait à l'ampleur des gains attendus dans un tel dispositif, le mélange des familles pouvant engendrer des effets sociaux entre familles susceptibles d'augmenter l'effet d'environnement commun (Chevassus, 1982) et donc de réduire l'héritabilité et donc les progrès attendus. La troisième incertitude tenait à la préoccupante incertitude communément exprimée de risques d'altération des performances de rendements de découpe ou de qualité de la chair du fait d'éventuelles corrélations génétiques négatives entre ces caractères et la croissance, les rares publications n'ayant abordé cet aspect uniquement que dans des dispositifs en familles initialement séparées (Gjedrem, 1997a; Gjerde and Gjedrem, 1984; Gjerde and Schaeffer, 1989; Horstgen-Schwark et al., 1986; Rye and Gjerde, 1996b) mais aucune en familles mélangées. L'absence de corrélation génétique sur la croissance (Herbinger et al., 1999) entre ces deux systèmes d'évaluation interrogeait sur les implications concrètes de ces résultats originaux.

La quatrième incertitude résultait du besoin de limiter les coûts de génotypage impliquant logiquement de limiter le nombre moyen de descendants par famille à génotyper, cet effectif faible pouvant réduire de façon importante la précision des valeurs génétiques et donc de l'efficacité de la sélection (Van Vleck, 1993).

Face à ces incertitudes, trois opportunités étaient discutées pour simplifier et réduire le coût de la sélection sur collatéraux envisagée pour faire évoluer les schémas de sélection massale de type PROSPER.

- La première visait à supprimer le besoin de contrôle des effets maternels non génétiques en regroupant toutes les pontes au stade oeillé en un seul lot au lieu des 8 à 10 tel que proposé par Chevassus et al. (2004) et pratiqué alors par les entreprises de sélection françaises.
- Une deuxième consistait à constituer le lot de collatéraux après la phase de sélection massale c'est-à-dire après le dernier tri de sélection pour limiter le nombre de lots à élever. Il est cependant rapporté que l'estimation de valeurs génétiques sur des données tronquées peut biaiser la sélection (Dekkers, 1992), l'ampleur de ce biais n'étant pas connu dans le nouveau dispositif proposé.
- La dernière opportunité visait à estimer l'héritabilité des prédicteurs indirects des rendements de découpe ou de la teneur en lipides des filets développés et utilisés au SYSAAF en partenariat avec l'INRA (Dourin et al., 1994; Dourin et al., 1998; Fauconneau et al., 1996). En effet, l'utilisation de ces prédicteurs sur les candidats eux-

mêmes pouvait améliorer de façon complémentaire l'efficacité de la sélection en permettant une pression de sélection plus efficace que celle exercée sur collatéraux mais l'ampleur des gains attendus restait à estimer.

4.2. Le contrôle de l'effet maternel non génétique double l'héritabilité de la du poids à 70 g

La première publication de cette thèse (Haffray et al., 2012c) s'est attachée à préciser les conditions optimales de mélange des familles pour disposer d'un dispositif expérimental en conditions de sélection commerciale limitant les éventuels effets maternels initiaux non génétiques. Le contrôle de l'effet maternel en sélection massale intra-groupe de type PROSPER (Chevassus et al., 2004) a été réalisé par rattrapage progressif des différences de poids initiaux entre les différents groupes (ici douze lots) par l'alimentation pour aligner les poids moyens vers 10-15 g à 5 mois et regrouper alors tous les lots en un seul lot.

Dans cette condition, l'héritabilité du poids est deux fois plus importante que sans application de ce protocole d'élevage, ce qui double donc les gains génétiques attendus pour ce caractère selon Falconer and Mackay (1996). Ce résultat acquis à l'échelle commerciale, ici avec 60 mères et 100 pères, confirme la tendance rapportée expérimentalement par Chevassus et al. (2002) et Haffray et al. (2001) d'héritabilités supérieures dans un dispositif expérimental plus extrême composé alors uniquement de 2 mères de tailles d'œufs équivalents ou très différents fécondés par les spermatozoïdes de 46 pères. Avec ce protocole, l'absence d'effet maternel non génétique est aussi démontrée pour ce même caractère de poids au poids commercial (1,6 kg) ainsi que pour les caractères de découpe, de qualité de la chair ou pour les prédictors comme rapporté dans les publications suivantes de la thèse (Haffray et al., 2012a; Haffray et al., 2013a). De même, le contrôle de cet effet génère des précisions des valeurs génétiques parmi les plus élevées rapportées par la littérature pour ces caractères en familles séparées ou mélangées (Haffray et al., 2018a).

Ces derniers résultats ont été obtenus sans pouvoir les comparer avec des conditions d'élevage en familles initialement séparées avec lesquelles il avait été rapporté que cet effet maternel non-génétique pouvait se maintenir jusqu'à au-delà de 18 mois chez la truite arc-en-ciel ou l'omble arctique *Salvelinus alpinus* (Crandell and Gall, 1993; McKay et al., 1986; Nilsson, 1994). De plus, aucune publication à ce jour ne rapporte d'estimation de paramètres ou de valeurs génétiques en familles mélangées chez les salmonidés sans maîtrise ou prise en compte de cet effet dans les modèles de traitement statistique (Norris and Cunningham, 2004; Palti et al.,

2006; Pierce et al., 2008). A ce stade, et en l'absence de nouveau résultat, il semble donc utile de contrôler les effets maternels non génétiques selon le protocole proposé, au moins chez la truite-arc-en-ciel.

4.3. Des héritabilités intermédiaires pour l'ensemble des caractères de découpe et de qualité

Les quatre publications suivantes (chapitres 3.2 à 3.5) estiment pour la première fois chez un salmonidé de grande taille (> 1,6 kg) élevé en eau douce et en familles mélangées l'héritabilité des caractères de croissance et de découpe (Haffray et al., 2012a), de différentes grandeurs morphologiques externes ou internes (Haffray et al., 2013a), de prédicteurs indirects des rendements établis par vision numérique et/ou par ultrasons (Haffray et al., 2013a) et de la teneur en lipides et de la couleur de la chair (Haffray et al., 2018a). Concernant les caractères de qualité technologique chez les salmonidés, seules les héritabilités de la couleur de la chair avaient été rapportées auparavant mais chez le saumon atlantique (Norris and Cunningham, 2004).

Comme évoqué dans le chapitre précédent, le dispositif d'évaluation a permis de s'affranchir des effets maternels non génétiques tout en se plaçant en situation de sélection commerciale avec de grands effectifs de parents (100 pères et 60 mères) et de familles (600).

Les héritabilités de la croissance sont du même ordre de grandeur à celles rapportées chez la truite en familles mélangées à une taille plus petite de 250-300 g (Palti et al., 2006; Pierce et al., 2008; Sae-Lim et al., 2013). Il est à noter que les dispositifs utilisés par ces auteurs ne permettant pas d'estimer d'éventuels effets maternels non génétiques ou alors en se mettent en situation pour justement les éviter avec par exemple très peu de femelles et de tailles d'oeufs identiques (Chevassus et al., 2002; Le Boucher et al., 2011). Il peut donc être avancé que les héritabilités estimées dans nos travaux sont peu ou moins biaisées.

Les héritabilités des caractères de morphologie externes ou internes (Haffray et al., 2012a; Haffray et al., 2013a) ou de rendements de découpe (Haffray et al., 2012a) sont du même ordre de grandeur que celles rapportées en familles initialement séparées chez la truite arc-en-ciel (Gjerde, 1986a; Gjerde and Gjedrem, 1984; Gjerde and Schaeffer, 1989) ou divers autres salmonidés (Gjedrem, 1997a; Rye and Gjerde, 1996a). Des gains similaires à ces dispositifs antérieurs peuvent donc être attendus. Les héritabilités du rendement au filetage (0,35) et du rendement en filet paré (0,44) figurent parmi les estimations les plus élevées rapportées dans la littérature. Sans disposer d'élément génétique, ce travail montre phénotypiquement que ces

estimations plus élevées d'héritabilité peuvent tenir en partie au protocole de filetage défini par quantification de la quantité de filet en prenant en compte uniquement le poids du premier filet fileté et par le raclage de la chair restant sur l'arrête principale.

Une autre avancée obtenue par ce travail tient aussi à avoir démontré pour la première fois chez une espèce piscicole l'intérêt de ne pas fileter les collatéraux pour disposer de paramètres génétiques du rendement de filetage mais à considérer le rendement en carcasse éviscérée et étêtée (HGCarc% ; caractère X) plutôt que le rendement au filetage (Fil% ; caractère Y). Outre la réduction du temps de phénotypage par absence de filetage (ici 2000 truites), la corrélation génétique très élevée ($r_a = 0,96$) entre ces deux caractères, associée à l'héritabilité plus élevée de HGCarc% (0,54 vs 0,35), génère théoriquement des gains plus importants en utilisant comme critère de sélection le prédicteur HGCarc%. Le gain relatif d'efficacité d'une sélection sur HCCarc% pour améliorer Fil% est déterminé comme $r_a(h_X/h_Y)$ selon (Falconer and Mackay, 1996), soit ici de 1,49, soit un gain très important. Il a été depuis aussi validé sur la daurade (Haffray et al., 2015) et sur le bar (Vandeputte et al., 2017) avec des corrélations génétiques un peu moins élevées respectivement de 0,87 et 0,79 mais toujours susceptibles de générer des gains supérieurs à ceux basés sur le filetage des collatéraux.

L'héritabilité de la teneur en lipides estimée avec le Torry Fish Fat Meter est intermédiaire (0,55) et deux fois plus élevée que l'héritabilité réalisée après deux générations de sélection massale chez la truite avec le même appareil (Quillet et al., 2005), ce qui pourrait être normal car une héritabilité estimée est toujours supérieure à une héritabilité réalisée. Elle est aussi supérieure à celle estimée dans une autre population de truite arc-en-ciel sélectionnée en France (0,38-0,45) selon le même type de dispositif en familles mélangées (Haffray et al., 2013b). Ce travail confirme que des gains importants de baisse ou d'augmentation de la teneur en lipides des filets peuvent être obtenus assez rapidement en familles mélangées (de l'ordre de 1% par génération pour une valeur moyenne de 10 %). Il importe néanmoins de prendre en compte le fait que les micro-ondes du Torry Fish Fat Meter ne mesurent directement que les premiers 2-3 millimètres sous la sonde et que la mesure est donc basée sur l'hypothèse d'une corrélation génétique élevée entre la teneur en eau libre (estimée par le Fat Meter) dans le tissu sous la sonde (essentiellement composé de gras sous-cutané) et la teneur en lipides du muscle. Des images d'une darne par poisson ont été saisies lors du chantier de mesure sur les mêmes poissons que ceux utilisées pour la thèse (Haffray et al., 2007a). Chez ces poissons, la surface de gras sous-cutanée estimée par vision numérique est génétiquement positivement corrélée avec la teneur en lipides estimée avec le Fat Meter, mais de façon moyenne (0.57 ± 0.03). Dans

l'autre population française évoquée ci-dessus (Haffray et al., 2013b), la corrélation génétique entre la surface de gras sous cutanée et la teneur en lipides du muscle (estimée par IRM) étaient élevée (0,77) mais intermédiaire avec celle de la teneur en lipides estimée avec le Fat Meter (0,43). C'est travaux peuvent contribuer à expliquer la valeur d'héritabilité réalisée deux fois moindre rapportée par Quillet et al. (2005).

Les héritabilités des caractères de couleur de la chair estimée par chromamétrie sont aussi de valeur intermédiaire. Celle de l'intensité de la couleur rouge (a^*), la plus corrélée avec la teneur en pigment caroténoïdes, est de l'ordre de grandeur (0,30) de celle rapportée chez le saumon atlantique (0,25) aussi en familles mélangées (Norris and Cunningham, 2004) ou chez la truite en familles initialement séparées (voir pour revue Kause et al. (2002)). Le dispositif d'évaluation et la technologie d'estimation de la coloration de la chair devraient donc générer des gains similaires à ceux d'autres dispositifs. Ces héritabilités sont aussi équivalentes à celles rapportées en vision numérique (0,29-0,39 par exemple pour a^* par Kause et al. (2008)). Elles sont cependant inférieures à celles obtenues aussi par vision numérique (0,41 pour l'intensité de rouge a^*) dans le projet Quality-Truite dont sont issus les travaux de la thèse sur darne (et non sur filet) sur les mêmes sujets que ceux de la publication (Haffray et al., 2018a). De plus les corrélations génétiques entre les deux méthodes de mesure par chromamétrie ou par vision numérique (0,74-0,77) montrent que ces deux méthodes n'estiment pas vraiment les mêmes caractères. Ceci rejoint les conclusions de Norris and Cunningham (2004) comparant la vision humaine et la chromamétrie. L'utilisation complémentaire ou alternative d'autres méthodes indirectes comme la spectrométrie dans le proche infra-rouge (Rønsholdt and McLean, 2001) ou de diffusion Raman (Hikima et al., 2017), pourrait permettre de réduire les coûts de mesure et disposer de mesures plus précises de la concentration et de la composition en pigments.

4.4. La résiduelle de l'écart à la régression avec le poids vif s'impose à la place des rendements

La deuxième publication (Haffray et al., 2012a) aborde l'incertitude de l'efficacité d'une sélection sur les rendements de découpe et tente pour la première fois chez une espèce aquacole en France de s'affranchir d'éventuels biais mathématiques associés au calcul des rendements comme des ratios. En effet, la sélection sur des ratios peut être inefficace bien que chez la carpe commune, une sélection massale bidirectionnelle sur le rapport hauteur/longueur ait rapporté des héritabilités réalisées intermédiaires de 0.47 et 0.33 pour les lignées haute ou basse

(Ankorion et al., 1992). Chez la truite comme la plupart des espèces de poissons, le poids des parties et le poids vif sont très fortement corrélés et des différences de variabilités relatives entre ces caractères peuvent conduire à des corrélations biaisées sans signification biologique, et ce d'autant plus en présence de corrélations génétiques proches de 1 entre chacune des parties d'un ratio (Sutherland, 1965). Selon ces éléments, plusieurs auteurs (Gjerde et al., 2012; Nguyen et al., 2010) estimaient comme inefficace une sélection sur des ratios pour améliorer les rendements de découpe chez les poissons. Ceci est illustré par exemple par l'absence de gain rapportée à une sélection sur le rendement au filetage chez le tilapia du Nil (Gjerde et al., 2012; Nguyen et al., 2010), bien qu'il ne soit pas possible de séparer cet argument des héritabilités très faibles rapportées par exemple par Gjerde et al. (2012) (0,06) ou de pressions de sélection limitées dans des index multi caractères.

Afin de tenter de nous affranchir de ce biais potentiel, nous avons exprimé les différences de rendements en résiduelle de l'écart à la régression linéaire entre le numérateur et le dénominateur des rendements (c'est à dire par exemple entre le poids de filet et le poids vif) tel que pratiqué pour une sélection sur l'efficacité alimentaire (Koch et al., 1963). Ceci nous a permis d'estimer les corrélations génétiques entre les parties respectives découpées indépendamment du poids.

Un des résultats originaux du travail est d'estimer qu'une sélection pour augmenter le rendement au filetage se traduira par une baisse relative du poids de tête ($r_g = -0,53$) alors qu'une sélection sur le rendement à l'éviscération n'aura pas d'impact sur la taille relative de celle-ci ($r_g = 0,03$). Si à ce stade aucun effet négatif n'est rapporté concernant l'intégrité des diverses fonctions biologiques impliquant la tête et ses organes périphériques comme le système cardio-respiratoire, il importe néanmoins d'évaluer l'impact potentiel d'une baisse relative de la taille de cette structure osseuse sur les principales fonctions de respiration et d'adaptation dans le cas d'une sélection pour améliorer le rendement au filetage. Un premier travail utilisant les phénotypes et génotypes du lot REF a conclu à l'absence de corrélation génétique entre le poids du cœur et le poids des truites mais à des cœurs plus trapus avec des têtes plus développées (Quittet et al., 2012).

La corrélation génétique élevée entre les rendements et les résiduelles des parties rapportées au poids vif ($> 0,98$) amène à considérer ces caractères comme équivalents en sélection dans notre étude. Un travail de simulation récent confirme l'intérêt de l'utilisation de la résiduelle à partir de jeux de données mises à disposition par des entreprises de sélection françaises de truite, bar et daurade (Fraslin et al., 2018).

Les relations entre ces caractères ne pouvant cependant être mathématiquement dissociées,

seule une étude de la réponse réalisée à une sélection directement sur les rendements de découpe ou sur la résiduelle, ou éventuellement le caractère du numérateur avec le poids vif en covariable, pourrait permettre d'estimer si ces caractères sont réellement héréditaires et la nature de leurs corrélations génétiques. Ce travail a été initié suite aux avancées de la thèse avec des mesures réalisées sur deux générations successives de truites dans le projet européen FishBoost (www.fishboost.eu) et le génotypage de plus de 4000 poissons en partenariat avec l'INRA, le SYSAAF et l'entreprise de sélection française Milin Nevez (29, Plouigneau). Les résultats soumis publication (Vandeputte et al., 2018) concluent à un gain réalisé de rendement au filetage de l'ordre de 0,5 % par génération avec une sélection portant sur la résiduelle du poids du filet rapporté au poids vif de l'animal, ce qui valide les estimations obtenues dans le cadre de cette thèse.

4.5. Les ultra-sons permettent de prédire les rendements de découpe sur animal vivant

La troisième publication (Haffray et al., 2013a) tente de développer des prédicteurs de rendements de découpe (éviscération, étêtage, filetage) non létaux utilisables directement sur des candidats à la sélection. Elle estime aussi les hérédibilités de ces prédicteurs et leurs corrélations génétiques avec les caractères à prédire. Elle quantifie enfin les gains relatifs espérés après une sélection sur ces prédicteurs mesurés sur animaux vivants ou une sélection sur collatéraux découpés.

Des travaux conduits antérieurement ou juste après le début de la thèse avaient estimé de premières possibilités de prédire les rendements de découpe chez des salmonidés abattus à l'aide d'un nombre limité de mesures d'épaisseurs (< 2) réalisées au pied à coulisse (Gjerde, 1986a; Gjerde and Gjedrem, 1984; Gjerde and Schaeffer, 1989; Rye and Refstie, 1995) ou chez le tilapia (Rutten et al., 2005). Mais aucun n'avait abordé l'éventuelle combinaison simultanée de prédicteurs morphologiques externes et internes non destructifs dans un objectif de sélection sur candidats vivants.

Le résultat principal de la thèse est que la combinaison de grandeurs externes et internes permet de prédire génétiquement de façon très précise chacun des rendements ($r_g > 0,87$). Ces prédicteurs sont complexes car composés au minimum de trois à sept grandeurs morphométriques, elles-mêmes composées pour certaines de neuf grandeurs comme X3 composante du prédicteur de rendement en carcasse étêtée. La simplification de ces prédicteurs est encore nécessaire en raison du temps nécessaire pour saisir manuellement les points de

références biologiques utiles aux mesures des différentes grandeurs.

Le deuxième résultat important est la démonstration de l'intérêt des ultrasons pour prédire différents rendements de découpe avec en particulier des mesures simples et rapides de l'épaisseur musculaire abdominale e_8 mesurée à l'aplomb du début de la nageoire dorsale et la profondeur e_{23} de la cavité abdominale (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

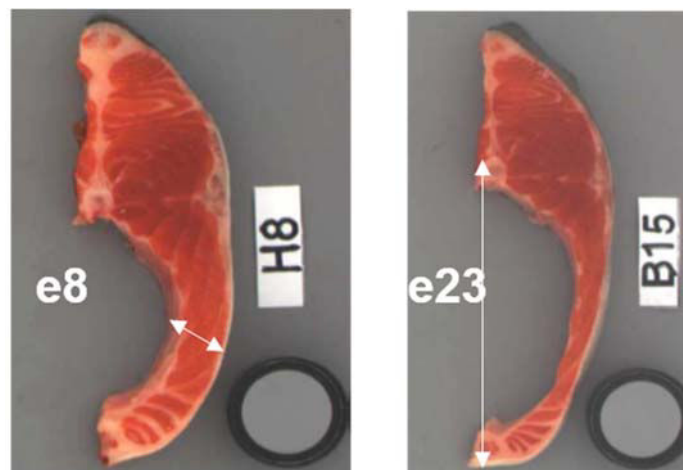


Figure 28 : Images de darnes de deux truites présentant une épaisseur musculaire abdominale (ici mesurée par e_8) et une profondeur de cavité abdominale (ici mesurée par e_{23}) différentes.

Gjerde and Schaeffer (1989) avaient déjà estimé une corrélation génétique intermédiaire entre e_8 (BTD2 chez ces auteurs) et le rendement à l'éviscération chez la truite ($r_g = 0,63$). J'avais validé la capacité de prédiction phénotypique de e_8 mesuré par échographie sur animal vivant dès 1994 sur les populations des françaises de truites (Fauconneau et al., 1996). A la même époque nous avons conduit une approche similaire chez le turbot pour prédire phénotypiquement le rendement à l'abattage (Chanut, 1996).

Chez la truite, la pondération de e_8 par e_{23} améliore la corrélation génétique avec le rendement à l'éviscération ($r_g = 0,85$) permettant ainsi de sélectionner des truites à musculature abdominale plus importante et à cavité viscérale moins développée.

Malgré l'héritabilité moins élevée des prédicteurs (0,25-0,28) par rapports aux rendements à prédire (0,49-0,55), une sélection sur les prédicteurs permettrait d'envisager des gains corrélés supérieurs aux gains envisageables par une sélection sur collatéraux sur ces rendements.

L'efficacité d'une sélection sur e_8/e_{23} pour améliorer le rendement au filetage a récemment été quantifiée après une génération de sélection sur ce caractère et comparée à celle d'une sélection sur collatéraux (Vandeputte et al., 2018). Nous avons conclu à un gain indirect réalisé de l'ordre de 0,5 % de rendement au filetage démontrant l'intérêt de l'introduction des ultrasons en

sélection aquacole comme méthode de phénotypage rapide des candidats en parallèle de ceux de collatéraux.

Dès 1994-1996, plusieurs entreprises françaises ont introduit ces prédicteurs par ultrasons en sélection massale chez la truite et le turbot. Le principe de la sélection sur collatéraux a été introduit dans les schémas de sélection massale des entreprises françaises à partir de 2004. Une analyse morphologique rétrospective a été conduite de façon phénotypique en 2016 entre la 4^{ème} (BG4, objet de la thèse phénotypée en 2005) et la 9^{ème} génération (BG91, phénotypée en 2015) de sélection de la lignée de la société Aqualande utilisée pendant la thèse. L'évolution de la morphologie de cette lignée est représentée si dessous (Figure 29).

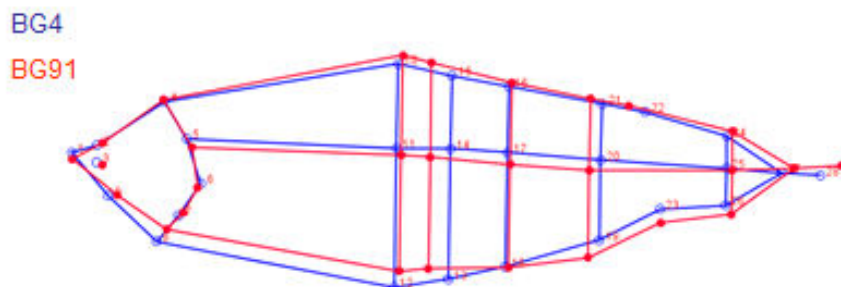


Figure 29 : Evolution de la morphologie visualisée par incrustation Procruste d'une lignée de truite sélectionnée pendant 5 générations en combinant une sélection sur candidats par ultrasons et une sélection sur collatéraux sur le rendement à l'éviscération (Bugeon et al., et Les Sources de l'Avance, communication personnelle).

En cinq générations (ou 10 ans) de sélection (ligne rouge sur la figure ci-dessus), il est observé une réduction de la hauteur du ventre et de la surface de la tête au profit d'un développement postérieur plus important avec un ratio de la hauteur du ventre à la ligne latérale rapporté à la hauteur totale au milieu du poisson tendant vers 1. Cette illustration phénotypique devrait néanmoins être complétée d'une analyse génétique pour attester génétiquement de l'effet avancé.

Depuis ce résultat, nous avons participé à des analyses comparables chez la daurade (Haffray et al., 2016), le bar (Vandeputte et al., 2017) et la carpe commune (Prchal et al., 2018) en combinant vision numérique en 2D et utilisation des ultrasons. Ces travaux montrent le même

type de résultats que chez la truite avec une corrélation génétique élevée entre les prédicteurs et les rendements à prédire. Ils confirment aussi des gains théoriques supérieurs à ceux pouvant potentiellement être obtenus par sélection sur collatéraux basée directement sur les rendements de découpe. Chez le bar, un des meilleurs prédicteurs simple du rendement à l'éviscération est la résiduelle de e_{23} par rapport au poids individuel. Chez la carpe commune, $e_{8/e_{23}}$ s'avère génétiquement très corrélé au rendement à l'éviscération (0,73). Chez l'ormeau Européen *Haliotis tuberculata* nous avons aussi estimé l'héritabilité de plusieurs mesures par ultrasons de développement du pied et leur corrélation génétique avec le rendement en pied à prédire (Lachambre et al., 2017).

D'autres équipes ont depuis rapporté l'application des ultrasons pour prédire phénotypiquement par exemple la surface du muscle dorsal (loin) chez le tambaqui *Colossoma macropomum* au Brésil (Perazza et al., 2015) ou l'épaisseur de gras sous-cutané chez la sole *Solea senegalensis* en Espagne (Silva et al., 2016). L'application des ultrasons pour prédire d'autres composantes qualitatives du filet comme le développement du muscle rouge ou du gras sous cutané pourrait donc être envisagée puisque ces caractères présentent une héritabilité modérée comme estimé par vision numérique sur darne en dehors de la thèse sur les mêmes poissons (Haffray et al., 2007a).

4.6. Les plans factoriels génèrent des précisions des valeurs génétiques plutôt assez élevées

La 4^{ème} publication (Haffray et al., 2018a) estime les précision des valeurs génétiques dans le dispositif de familles mélangées pour les caractères de croissance, de découpe et de teneur en lipides et de couleur de la chair. La connaissance de ces précisions est intéressante car elle apporte un élément d'information complémentaire à la connaissance des paramètres génétiques et de la valeur génétique estimée (EBV) des candidats. La précision des EBV est aussi intéressante pour comparer différents dispositifs d'évaluation génétique ou différents schémas de sélection.

Les précisions des EBV (0.63-0.82) de notre travail sont dans les gammes supérieures de celles simulées en sélection en familles initialement séparées (0.56-0.58) avec cependant pour ces dernières des effectifs d'individus beaucoup plus importants (200 à 400) par famille (Nielsen et al., 2011). Elles sont aussi supérieures à celles rapportées en situation réelle de sélection généalogique chez le saumon par exemple pour la croissance (0.58) avec de l'ordre de 10-11

individus par famille (Tsai et al., 2015) ou la truite arc-en-ciel pour le rendement au filetage ou à l'éviscération (0,54) avec 4.65 individus par famille sur 2 générations (Kause et al., 2007) ou toujours chez la truite avec de l'ordre de 5 individus par familles sur 3 générations pour la résiduelle du poids de filet par rapport au poids total (0.25) ou le rendement au filetage (0.13) selon Gonzalez-Pena et al. (2016).

En cas de sélection sur collatéraux, la précision de l'EBV des candidats diminue dans notre travail (0.59-0.63) les candidats n'ayant logiquement pas de performance associée (Haffray et al., 2018a). Néanmoins, ces estimations sont encore élevées et supérieures à celles estimées en sélection généalogique par les auteurs précédemment cités ou en sélection sur collatéraux telle que simulé chez le saumon atlantique (0.56-0.58) avec un modèle uni-varié (Lillehammer et al., 2013).

Enfin, la précision des valeurs génétiques obtenue en sélection généalogique pour le rendement au filetage à partir d'une estimation uni variée (0,587) est aussi supérieure à celle rapportée très récemment (0,55) en situation de sélection génomique avec la puce SNPs Axiom 57 K d'Affymetrix chez la truite (Gonzalez-Pena et al., 2016).

Comment avec une espérance moyenne d'un si faible effectif de plein-frères par famille (<4), de telles précisions sont-elles possibles ?

Notre travail montre que la précision élevée obtenue en familles mélangées est essentiellement due à l'utilisation de croisements factoriels. En effet, et avec ce dispositif (2000 individus assignés ; 60 mères ; 100 pères ; 10 factoriels de 6 mères x 10 pères), tout individu d'une famille de plein-frères dispose en moyenne d'une espérance de 20 plein-frères s'il n'a que des plein-frères (ce qui n'est pas réalisé) ou au maximum de 19 demi-frères paternels et 33 demi-frères maternels, sachant aussi que chaque demi-frère par exemple paternel dispose lui aussi jusqu'à 33 demi-frères maternels d'une autre mère. De plus les factoriels sont aussi liés génétiquement puisque la généalogie des animaux était connue depuis 3 générations grâce à l'utilisation des empreintes génétiques. L'intérêt du croisement factoriel n'avait pas été évoqué chez la sole en familles mélangées (Blonk et al., 2010), ces auteurs faisant l'hypothèse que la précision intermédiaire obtenue (0,56) était peut-être due à une la structure familiale très déséquilibrée obtenue par ponte naturelle.

Assez curieusement, très peu de publications rapportent en aquaculture des estimations d'EBV avant celle-ci que ce soit en situation de sélection en familles initialement séparées (Gonzalez-Pena et al., 2016; Kause et al., 2007; Tsai et al., 2015) ou mélangées (Blonk et al., 2010). Ce nombre limité de publications tient en partie au fait que comme en aviculture, les dispositifs de sélection en aquaculture privilégient le renouvellement rapide des générations au contraire des

dispositifs de sélection appliqués en sélection en vache laitière, par exemple, pour lesquels le testage sur descendance (qui rallonge l'intervalle entre génération) repose sur une évaluation précise des taureaux. L'arrivée des travaux en sélection génomique génère de nouveaux travaux de références permettant de mieux apprécier l'efficacité de nouvelles approches.

4.7. L'estimation de valeurs génétiques à partir de sujets présélectionnés n'est pas à recommander

La publication n°5 (Haffray et al., 2018a) sur l'effet de la présélection sur la précision des valeurs génétiques et le biais confirment des résultats de simulations récentes (Dupont-Nivet et al., 2010b; Skaarud et al., 2014; Sonesson et al., 2011). La différence de biais introduite n'est pas, en soit, problématique pour la sélection car cela ne change pas le classement des candidats et donc l'efficacité de la sélection. Par contre la moindre précision des estimations des valeurs génétiques, variables mais toujours très élevées quel que soient les caractères, elle conduit à ne pas recommander d'estimer des valeurs génétiques à partir de sujets présélectionnés ici fortement sur la croissance de façon massale. Une pression de sélection moindre réduirait vraisemblablement les imprécisions et son impact devrait être estimé. Comme rapporté par les travaux de simulations, la nature et l'ampleur de la corrélation génétique doit aussi être considérée, sous peine de surestimer les gains attendus.

4.8. Transfert du principe pour estimer des paramètres génétiques d'autres caractères chez la truite arc-en-ciel

Les résultats obtenus dans les publications de la thèse (Haffray et al., 2012a; Haffray et al., 2013a; Haffray et al., 2018a; Haffray et al., 2018b; Haffray et al., 2012c; Vandeputte and Haffray, 2014) ont confirmé l'intérêt du dispositif d'évaluation appliqué pour estimer des paramètres génétiques et développer des programmes de sélection généalogique combinée avec de la sélection massale. Ces avancées obtenues dans le cadre plus large des 2 projets de recherche PROSPER+ et QUALITY-TRUITE (Haffray et al., 2007a; Haffray et al., 2007b) ont aussi porté sur d'autres caractères qualitatifs dont les publications restent à écrire comme sur les paramètres génétiques :

- de la couleur et des dépôts adipeux sous-cutanés ou intra derme par vision numérique,
- de la prédiction du rendement de parage par vision numérique,
- des corrélations génétiques entre méthodes de phénotypage de la couleur de la chair par

chromamétrie ou par vision numérique,

- de l'estimation de l'importance de la dominance sur l'ensemble des caractères mesurés tel que estimé récemment chez le bar dans un dispositif factoriel (Guinand et al., 2017),
- d'un effet génétique indirect des interactions sociales (IGE) sur la croissance et divers caractères comme décrits récemment chez le tilapia (Khaw et al., 2016)

Les résultats de la thèse ont donc définitivement démontré l'intérêt de l'utilisation de ce type de protocole de sélection sur collatéraux mais aussi à usage expérimental pour décrire le déterminisme génétique de nouveaux caractères chez la truite arc-en-ciel.

Depuis ces travaux, les partenaires ont estimé les paramètres génétiques de nouveaux caractères toujours chez la truite-arc-en-ciel comme :

- l'aptitude à utiliser des aliments fortement ou totalement substitués en huiles et farines de poissons par des produits végétaux avec 2 % de chacun des composants initiaux (Bestin et al., 2014) ou avec 0% (Le Boucher et al., 2011),
- la mesure indirecte de la teneur en lipides du filet estimée en imagerie par résonance nucléaire (IRM ; Collewet et al. (2013)), vision numérique ou micro-ondes (Haffray et al., 2013b),
- la morphologie et les malformations cardiaques et leurs corrélations avec les caractères de production (Quittet et al., 2012),
- l'aptitude à la perte au jeun ou à la reprise de croissance (pour initier une sélection sur l'efficacité alimentaire) et les corrélations génétiques avec la croissance et les caractères découpe (Dupont-Nivet et al., 2012),
- la résistance à l'entérite et à la flavobactériose ou à l'IPN et les corrélations génétiques avec les caractères de découpe (Tyran et al., 2016),
- les caractères de ponte en 1^{ère} et en 2^{ème} ponte (Enez et al., 2016; Haffray et al., 2017).

Ces résultats ont été acquis en partenariat avec l'INRA et les entreprises de sélection françaises dans le cadre de projets soutenus sur financements partiellement publics. Ils ont permis de caractériser le déterminisme génétique de ces caractères chez des truites de grande taille (2 à 3 kg vs 300 g pour l'essentiel du marché mondial) élevée en eau douce. Ces travaux ont été le plus souvent conduits en condition de sélection commerciale dans des environnements d'élevage correspondant aux pratiques des élevages français avec des niveaux élevés d'oxygène

dans l'eau (oxygénation liquide), des aliments extrudés à taux important de substitution protéiques et lipidiques par des produits d'origine végétale, des densités en élevage souvent importantes (50-120 kg/m³) et des température subissant des variations saisonnières importantes en Bretagne (2-20°C) ou dans les Landes (4-22°C). Des résultats différents auraient pu être obtenus dans d'autres conditions d'élevage ou à une taille plus petite. Il importe de noter que très peu d'autres travaux rapportent des résultats en familles mélangées assignées par empreintes génétiques chez la truite arc-en-ciel (Sae-Lim et al., 2013) ou d'autres salmonidés (Norris et al., 2008).

4.9. Introduction du BLUP dans les entreprises de sélection françaises d'autres espèces aquacoles

Les principes testés dans le cadre de la thèse ont été appliqués à la sélection d'autres espèces aquacoles aux entreprises de sélection françaises.

La première espèce à en bénéficier a été le bar dans le cadre de collaborations de recherche étroites avec Ifremer et l'INRA à la Station de Palavas et les entreprises de sélection EMG puis FMD. Outre le déterminisme génétique du sexe et la possibilité de produire plus de femelles, les caractères d'intérêt ont été la croissance (Dupont-Nivet et al., 2008) et les caractères de découpe (Haffray et al., 2007c) mais aussi les interactions génétiques entre sites d'élevage en cage, en bassin en terre, en bassins en béton oxygénés ou en circuit fermé (Dupont-Nivet et al., 2010c) ou les malformations vertébrales (Bardon et al., 2009). L'utilisation de ces résultats par les entreprises de sélection a commencé avec une première indexation généalogique en sélection massale en 2015.

Un travail similaire a été conduit chez la daurade pour estimer : les paramètres génétiques en familles mélangée, les interactions génétiques entre conditions d'élevage à terre (noyau de sélection) et en cage et l'impact écologique d'une sélection sur le rendement au filetage par analyse du cycle de vie (Haffray et al., 2012b). La sélection généalogique des candidats a été initiée en 2009 pour une première indexation en 2012.

Chez le maigre nous avons pu estimer l'héritabilité de la croissance et de la résistance au froid en interaction avec un aliment fortement substitué en produits d'origine végétale (Bestin et al., 2014).

Des panels d'assignation ont été développés avec des marqueurs microsatellites chez l'esturgeon sibérien, espèce octoploïde, pour initier une sélection sur des critères de production de caviar (Bestin et al., 2015).

De même des panels d'assignation par marqueurs SNP encore en validation a été développée chez l'huître creuse (Lapegue et al., 2014) ou chez la crevette à pattes blanche pour estimer les paramètres génétiques de la croissance et de différents teneurs en acides gras poly-insaturés (Nolasco-Alzaga et al., 2018).

Les entreprises ont donc fait évoluer leur schéma de sélection. Le nouveau type de schéma de base combinant sélection massale et sélection sur collatéraux est illustré dans la figure suivante (Figure 30) complétant la Figure 9 représentant, pour mémoire, les modes de sélection avant l'introduction de la sélection sur collatéraux.

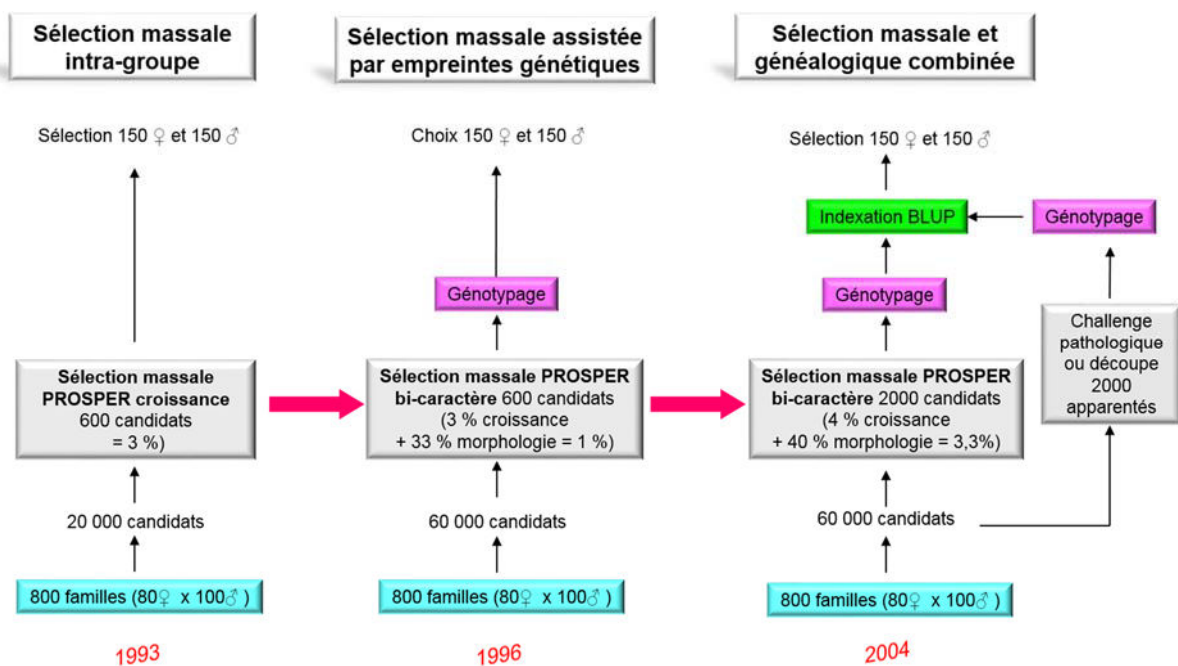


Figure 30: Evolution des programmes de sélection massale intra-groupe de type PROSPER par intégration successive en 1996 de caractères qualitatifs externes et de l'assignation de parenté pour gérer la consanguinité et optimiser le plan de fécondation et en 2004 d'une sélection BLUP sur collatéraux sur des caractères qualitatifs ou ultérieurement de reproduction ou de résistance à des pathogènes ou pour prendre en compte une interaction entre génotypes et milieu d'élevage.

La figure suivante (Figure 31) représente la cinétique de l'introduction de la sélection sur collatéraux dans les lignées aquacoles à partir de 2004 (orange).

1991-2000	2001-2010	2011-2017	En sélection	En projet
Sélection massale intra-groupes (I)			Om, St, Pf, Cg	Ht, So
Sélection massale intra-groupes avec assignation parenté (II)			Sm, Ar	Cg, Ls, Rp
Sélection massale et généalogique combinée (III)			Om, Sa, Dl, Ab, Pv	
Croissance			Om, Sm, Sa, Dl, St, Pf, Cg, Ar, Pv	Ht, Ls
% éviscération par morphologie externe			Om, Sm, Sa, Dl, St, Pf, Cg, Ar	
Teneur en lipides des filets par micro-ondes			Sa	
Rendement au filetage ou à l'éviscération par ultrasons			Sm, Om, Dl	Dl
% éviscération			Om, Sa, Dl	
% carcasse éviscérée étêtée			Om, Sa, Dl	
Parage ventral et dorsal			Om	
Couleur du filet			Om	
OHsV1			Cg	
Photobacterium damsela			Pasteurelle	Sa
VNN			Dl	
Flavobacterium psychrophylum			Om	
SHV			Om	
IPN			Om	
Vibrio aesturianus			GC	
Vibrio harveyi			Dl	
Vibrio penaeicidae				Ls
Reproduction femelle			Ab, Om	
Sexe-ratio femelle			Dl	

Figure 31 : Introduction de différents caractères dans les schémas de sélection aquacoles français depuis 1991 avec en orange les caractères sélectionnés sur collatéraux. Espèces concernée : Om, truite arc-en-ciel ; Ab, esturgeon sibérien ; Ar, maigre ; Cg, huître creuse ; Dl, bar ; Ht, ormeau européen ; Ls, crevette bleue ; Pf, perche européenne ; Pv, crevette à patte blanche ; Rp, palourde japonaise ; Sa, daurade royale ; Sm ; turbot ; St, truite fario.

Outres les caractères de découpe, la figure montre que le transfert de cette méthode de sélection a ensuite porté sur l'introduction de caractères de résistance génétique à des pathogènes essentiellement chez les poissons comme la truite (flavobactériose, SHV, IPN), le bar (VNN et vibriose) ou la daurade (pasteurellose) ou de reproduction femelle chez la truite ou pour la maîtrise génétique de la sex-ratio chez le bar.

La figure suivante (Figure 32) illustre l'application des différentes méthodes de sélection en fonction des espèces et des lignées. La sélection massale et BLUP combinées est aujourd'hui appliquée au sein de 8 lignées de 4 espèces (truite, bar, daurade et esturgeon), les lignées les plus avancées bénéficiant aujourd'hui de 6 générations de ce mode de sélection chez la truite, 3 générations chez la daurade et 2 au maximum chez le bar et l'esturgeon.

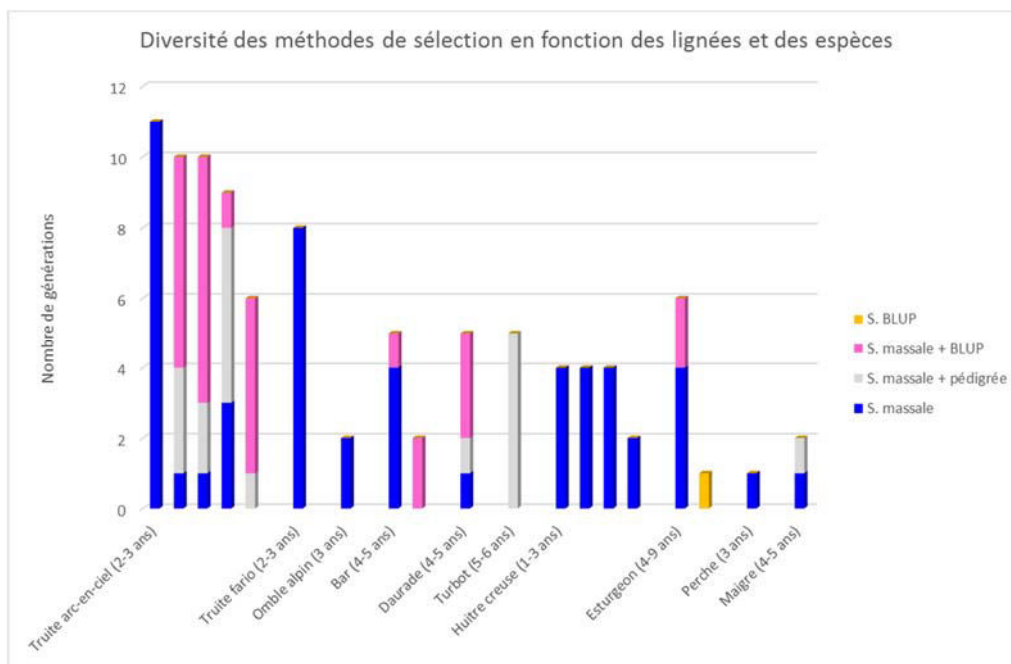


Figure 32 : Avancement de l'application de la sélection sur collatéraux assistée par empreintes génétique en sélection massale dans les entreprises de sélection françaises en fonction des lignées d'espèces et du nombre de générations.

Il est à noter que certaines lignées comme chez la truite fario sont en 11^{ème} génération de sélection massale sans contrôle du pédigrée et que chez le turbot, la sélection est en 5^{ème} génération de sélection massale avec uniquement utilisation des empreintes génétiques pour la gestion des appariements sans sélection généalogique de type BLUP.

L'introduction d'une sélection généalogique sur collatéraux s'est traduite par une augmentation du nombre d'individus génotypés. Le graphe suivant (Figure 33) rapporte l'évolution annuelle de l'effectif de sujets génotypés par les entreprises de sélection adhérentes au SYSAAF entre 1994 et 2016.

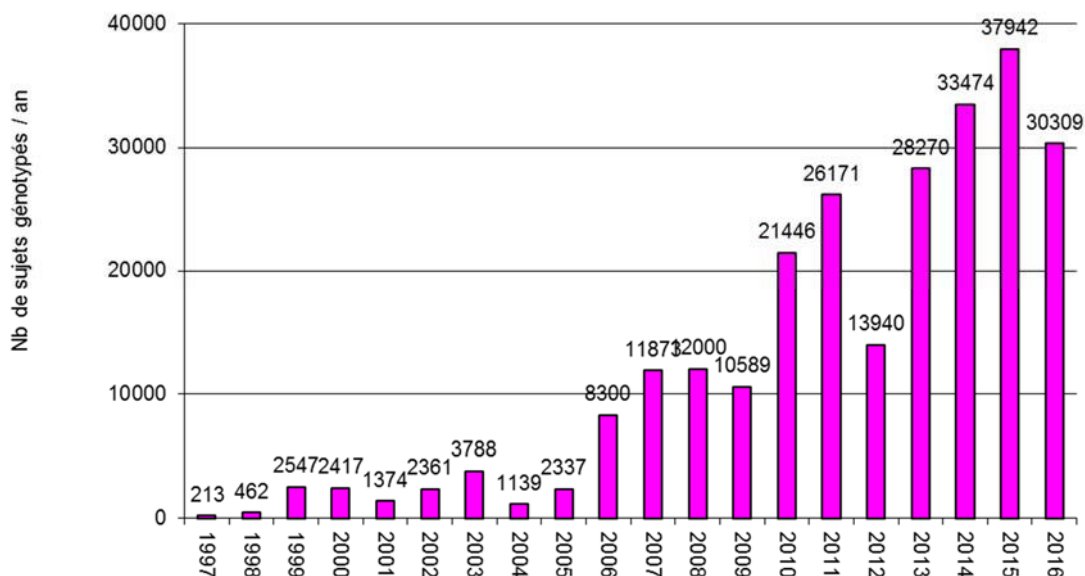


Figure 33 : Evolution du nombre de sujets génotypés pour de l'assignation de parenté par les entreprises de sélection aquacole adhérentes au SYSAAF entre 1997 et 2016.

L'intégration de la sélection sur collatéraux dans la sélection initialement massale a nécessité plusieurs évolutions tant au niveau des entreprises de sélection qu'au niveau du SYSAAF.

Pour le SYSAAF, il a fallu former le personnel de la section aquacole au traitement des données avec le BLUP. L'appui du savoir-faire de la section avicole du SYSAAF et des programmes informatiques développés sous SAS ont permis une intégration rapide. Cependant, et devant l'abondance prévisionnelle de données, le système de base de données INFAQUA a été développé avec l'entreprise informatique Hizkia (Bayonne). Le principe de ce logiciel a été d'organiser la collecte et l'archivage des données de pédigrées, de performances et d'effets (sexe, bassin, site...) de façon exploitable directement par les logiciels de traitement génétiques. Une pré-étude initiée entre 2001 et 2003 a défini les besoins des entreprises. La première version du logiciel initiée entre 2005 et 2006 a été opérationnelle en 2006. Grâce à ce logiciel, la saisie de différentes grandeurs a aussi été automatisée (poids, longueur mesurée à l'aide d'une règle magnétique, code barre des tubes de prélèvement de nageoires pour collecte des ADN, numéro de transpondeur RFID, teneur en lipides estimés par micro-ondes). Différentes évolutions ont ensuite été introduites dans ce logiciel comme par exemple récemment la possibilité de saisir de façon sécurisée aussi les coordonnées des échantillons en plaques 96 puits prêts à être utilisées par les laboratoires pour réaliser les PCR.

Le SYSAAF a aussi coordonné les échanges entre les entreprises de sélection et initialement le laboratoire de génotypage des animaux domestiques Labogéna (GIE), dont il est devenu

membre avant de participer à sa cession en 2015, le SYSAAF se retirant alors de la maîtrise des génotypages pour ses adhérents.

Pour les entreprises de sélection, l'entrée dans le domaine de la sélection généalogique a été facilitée par l'utilisation antérieure de l'assignation de parenté. En effet les principaux gestes techniques étaient maîtrisés, que ce soit le marquage des individus par transpondeurs électroniques RFID, la lecture des codes, le prélèvement de nageoires dans le l'alcool à 95° en tubes Eppendorf 2 ml. Les évolutions importantes ont été d'organiser des chantiers de mesures plus longs de 3 à 5 jours consécutifs avec l'affectation à ces tâches plus fines et précises et 4 à 6 salariés et la collecte des données. Ces chantiers sont organisés en abattoir ce qui implique de les adapter aux conditions d'hygiène et aux heures de travail des abattoirs. Pour la collecte des échantillons lors de challenges pathologiques en pisciculture, il a fallu introduire une rigueur journalière dans la collecte des échantillons de poissons morts collectés le plus souvent par des éleveurs sur des périodes longues de quelques semaines incluant des week-ends de garde.

4.10. Contraintes biologiques et solutions pour introduire une sélection généalogique en sélection massale chez d'autres espèces aquacoles

Le transfert du principe de la sélection sur collatéraux en sélection massale implique de prendre en compte aussi la biologie des différentes espèces.

Le point clé initial est la création de factoriels par la maîtrise de la reproduction et du plan de croisement comme rapporté pour les paramètres génétiques par simulation (Dupont-Nivet et al., 2002; Dupont-Nivet et al., 2006; Vandeputte et al., 2001) ou pour la précision des valeurs génétiques dans la publication n°5 (Haffray et al., 2018b). Il peut être très difficile chez certaines espèces de disposer facilement sur une journée des effectifs minimum de parents désirés (ex : 50 pères et 50 mères au minimum pour une génération), surtout pour les mères.

Un premier cas de figure est celui de l'utilisation de pontes en pleine eau avec difficulté de la fécondation artificielle pouvant introduire des effets maternels non-génétiques. La synchronisation hormonale des pontes peut permettre d'augmenter le nombre de familles comme chez la daurade ou le barramundi, les effectifs par mères étant impossible à contrôler (Domingos et al., 2013; Fitriani et al., 2015; Garcia-Fernandez et al., 2018; Loughnan et al., 2013; Navarro et al., 2009) sauf à mettre chaque mère en bassin de fécondation et de ponte individuels (Fitriani et al., 2015).

La congélation de semence peut aussi permettre de dissocier les collectes des gamètes entre sexes dans le temps et ainsi faciliter l'organisation de la fécondation artificielle. C'est le cas

chez le turbot chez qui moins de 10 % des femelles peuvent pondre sur une même journée. La création de plans de croisements factoriels est alors facilitée par l'utilisation de semences congelées (Haffray et al., 2008).

Une autre situation est celle des crevettes chez lesquelles le taux journalier de femelles donnant des pontes de bonne qualité est aussi très faible (entre 5 et 15 %) et chez lesquelles le mélange de semence des spermatophores pourrait peut-être permettre l'obtention de pluri paternités intra et inter-ponte, et donc des factoriels comme rapporté chez la crevette tigre *Peneaus monodon* (Pongsomboon et al., 2000) ou récemment dans nos travaux chez la crevette bleu *Litopenaeus stylirostris* (Enez et al., 2018).

Une alternative à ces particularités biologiques assez répandues chez de nombreuses espèces (maigre, daurade, barramundi, ombrine) peut consister à segmenter la population en plusieurs cohortes par génération (2 à 5) ou à l'extrême à générer autant de groupes que de jours de ponte nécessaires comme chez la crevette par exemple (Nolasco-Alzaga et al., 2018). Cette alternative présente en outre la possibilité d'exercer une pression de sélection massale intra groupe ou jour de ponte importante.

De façons similaires, l'impossibilité de connaître le sexe des parents jusqu'à l'émission de leurs gamètes en pleine eau (huitres creuse ou plate) ou la lourdeur des opérations de collecte et de dilution des gamètes peuvent rendre difficile l'obtention d'un nombre suffisant de parents sur une même journée. Enfin, et dans le même registre, la taille imposante de certaines espèces comme l'esturgeon ou le maigre peuvent limiter les effectifs de candidats à la reproduction de façon instantannée et donc constituer un frein à la généralisation de l'utilisation de factoriels de taille suffisamment large. Là encore, la segmentation de la population en cohortes ou groupes peut s'avérer justifiée chez de telles espèces (Bestin et al., 2015; Bestin et al., 2014; Fitrianis et al., 2015).

Un autre facteur peu étudié est celui de l'âge ou le stade auquel mélanger différentes familles, groupes en fonction de différentes sources d'effets maternels non génétiques. En effet, des différences de poids moyens entre groupe peuvent générer des effets fixes ou aléatoires pouvant réduire l'efficacité des dispositifs de sélection. La limitation de ces effets par la zootechnie s'avère une piste intéressante car améliorant l'efficacité des programmes sans prise en compte de ces effets dans les modèles génétiques. Notre première publication n°1 (Haffray et al., 2012c) confirme chez la truite l'intérêt de gérer les différences de tailles d'œufs entre mères comme préconisé par l'INRA (Chevassus et al., 2002; Chevassus et al., 2004). Depuis ces travaux, aucun autre n'aborde l'impact de l'absence de maîtrise de cet effet chez les salmonidés en

familles mélangées en sélection généalogique ou génomique.

Chez des poissons de tailles d'œufs beaucoup plus petites comme le bar, la carpe commune, la daurade ou le maigre (1 mm vs 4-6 mm chez les salmonidés), de tels effets n'ont encore jamais été rapportés comme significatifs lorsque les embryons sont mélangés après leur l'éclosion (Bestin et al., 2014; Dupont-Nivet et al., 2008; Haffray et al., 2012b; Vandeputte et al., 2004). Notre première publication montre aussi qu'il est possible de s'affranchir de différences de poids initiales entre groupes en pilotant leurs croissances afin de ne les mélanger que quand ces groupes ne présentent plus de différences moyennes de poids.

Chez l'huitre creuse, il a été clairement montré que l'âge au regroupement des familles aux stades véligères (24 h post fécondation) à post larve ou naissain (48 jours post fécondation) impacte la représentation familiale : plus le regroupement est tardif, moins la structure familiale est déséquilibrée (Matson, 2010). L'impact sur l'héritabilité n'est cependant pas connu. Ces différences précoces de représentations familiales sont le plus souvent associées à des mortalités importantes et ou différentielles entre mères. L'étude des conditions de mélange des génotypes a encore été peu abordée en aquaculture et ce, malgré la diversité des stades de développements entre les espèces. Les rares publications sur le sujet montrent l'importance de la connaissance de ces effets afin d'optimiser l'efficacité des systèmes d'évaluation génétique.

Un dernier frein au développement de programmes de sélection utilisant les empreintes génétiques est celui du marquage individuel des collatéraux ou candidats, impossible à réaliser à l'éclosion comme pratiqué à la naissance chez les animaux terrestres. Le marquage individuel est nécessaire pour pouvoir revenir à posteriori sur les individus afin de réaliser de nouvelles mesures (même caractère mesuré plus tardivement, autre caractère) ou pour disposer par exemple du poids individuel au moment du challenge à une pathologie ou effectuer un suivi longitudinal. La première génération de transpondeurs de norme souvent ISO (12 mm de long) permet des marquages à partir de 6-7 cm pour des poissons ronds (voir Ferrari et al. (2014) pour une synthèse). Par contre chez des poissons plats, le poids au marquage doit être supérieur du fait de la faible épaisseur musculaire, les animaux étant généralement marqués à partir de 40-50 g. Les avancées récentes permettent d'envisager des marquages électroniques RFID individuels par transpondeurs à partir de 0,4 g comme chez le bar (Ferrari et al., 2014).

Chez les mollusques à coquille, le marquage par transpondeur est réalisé sur des animaux de poids supérieur à 20 g par collage sur la coquille. Il n'a pas encore été rapporté d'essais avec des transpondeurs de taille inférieure à celle de 12 mm. De toutes les façons, le prélèvement non létal de tissus pour génotypage ultérieur est beaucoup moins facile que chez les poissons

car il repose sur le prélèvement d'un bout de branchie ou de manteau. Dans les deux cas, l'anesthésie pour accéder à l'intérieur de la coquille n'est pas aussi bien maîtrisée que chez les poissons, les écloseries utilisant du chlorure de magnésium qui détend les muscles lisses mais n'anesthésie pas. Il n'a pas encore été rapporté la possibilité d'utiliser l'hémolymphe, cette approche pouvant peut être s'avérer moins traumatisante que l'ablation d'un morceau de manteau ou de branchie. Des travaux sont donc vraisemblablement nécessaires afin d'améliorer les conditions non létales de prélèvement de tissus, ce prélèvement étant d'autant plus difficile et traumatisant que les espèces ou les individus sont de taille limitée (palourde...).

4.11. Prochaine étape ? Vers une sélection génomique en familles mélangées ?

En quoi nos travaux pourraient-ils être utiles à la mise en œuvre des programmes de sélection génomique ?

Le premier résultat obtenu utile à la mise en œuvre des programmes de sélection est que des héritabilités intermédiaires peuvent être obtenues pour l'ensemble des caractères abordés dans ce travail avec le design factoriel retenu chez la truite de grande taille.

Le deuxième est que des précisions intermédiaires à élevées des valeurs génétiques peuvent aussi être obtenues (0,6-0,8) dans ces conditions d'indexation. Or la sélection génomique est mise en avant pour principalement améliorer des caractères peu héritable par amélioration de la précision de leur évaluation génétique. Il pourrait donc être avancé que ces résultats ne seraient pas vraiment favorables à des investissements en sélection génomique pour ces caractères d'intérêt d'héritabilités intermédiaires à élevées. Ou tout du moins que l'augmentation du coût de fonctionnement des programmes serait moins favorable qu'à partir de résultats générés dans des systèmes d'évaluation en familles initialement séparées. Estimer le gain attendu avec la sélection génomique en familles mélangées avec plans de fécondation factoriels est donc une nécessité pour orienter au mieux les futurs investissements des entreprises françaises.

Une des premières publications sur l'intérêt de la sélection génomique chez la truite (Gonzalez-Pena et al., 2016) rapporte ainsi un gain relatif potentiel attendu de +420 % pour le rendement au filetage par rapport à une sélection familiale BLUP classique et non pas sur collatéraux en se basant sur la précision des valeurs génétiques pour ce caractère (r_{AA} de 0,50 vs 0,13). Ce premier exemple pourrait donc amener à conclure à l'intérêt de la sélection génomique pour chez cette espèce pour ce caractère. Néanmoins, cette précision est à comparer avec celles

obtenues dans nos travaux pour ce caractère de 0,73 en sélection familiale ou de 0,59 en sélection sur collatéraux. La sélection sur collatéraux en familles mélangées selon le design factoriel retenu pour nos travaux s'avère donc au moins aussi efficace que rapportée dans ce travail par la sélection génomique familiale en familles séparées. Cette observation signifie à minima qu'une absence d'investissement en sélection génomique sur ce caractère par les entreprises françaises ne leur permettrait donc au mieux que de sélectionner à façon équivalente par rapport à des concurrents investissant dans des schémas de sélection génomique en familles séparées. Cette conclusion est à prendre avec précaution car dans les 2 cas, elle n'est basée que sur une estimation de précision, bien que les travaux conduits en interne au SYSAAF aient confirmé la même tendance sur des générations suivantes et d'autres lignées commerciales.

Un premier travail conduit sur une lignée d'un sélectionneur français en familles mélangées avec croisements factoriels en collaboration entre notre équipe et divers équipes françaises et Européennes dans le cadre du projet Européen H2020 FishBoost (www.fishboost.eu) apporte de premiers éléments (Aslam et al., 2017). Il rapporte des héritabilités génétiques ou génomique ($0,31 \pm 0,07$ vs $0,33 \pm 0,05$) similaires par exemple pour le statut mort/vivant (avec de l'ordre de 28,330 marqueurs SNP) après un challenge à la pasteurellose chez la daurade. Il estime cependant équivalentes (0,55-0,58) quatre méthodes d'indexation génomique (GBLUP, BayesB, BayesC, Bayes Lasso) plus précises elles-mêmes de l'ordre de 19 à 27 % que la sélection BLUP.

Un deuxième travail conduit dans le même projet chez le bar (Palaiokostas et al., 2018) avec 9195 SNP rapporte lui une héritabilité génomique de la survie à un challenge au virus du VNN plus élevée que l'héritabilité classique ($0,27 \pm 0,05$ vs $0,17 \pm 0,05$) et une amélioration de 20 à 37 % de la précision des estimation des valeurs génétiques génomiques (0,59-0,67) par rapport à celles estimée en BLUP ($r = 0,49$). Ce résultat encourageant est cependant à mettre en perspective avec le résultat précédent. En effet, il est établi que l'augmentation d'efficacité de la sélection génomique est d'autant plus importante que le caractère présente une héritabilité limitée. La comparaison de ces deux publications montre qu'un gain de l'ordre de 19-27 % peut être attendu, et ce avec une héritabilité d'estimation intermédiaire (0,32).

Ces premiers résultats obtenus en familles mélangées montrent donc que les plans de croisement factoriels sont favorables à des estimations d'héritabilité génomiques mais aussi à des améliorations de précisions, ces estimations étant à conduire par caractère et par lignée. Néanmoins, les gains relatifs attendus risquent d'être moins important que dans des systèmes d'évaluation en familles séparées.

5. Chapitre 5 - Références citées

- Aarset, B., and Borgen, S. (2015). The battle of the eyed egg: Critical junctures and the control of genes in Norwegian salmon farming. *Aquaculture* 70–78. .
- Agreste (2009a). Recensement 2007 de la pisciculture marine et des élevages d'esturgeons. La pisciculture marine progresse en dix ans. *Agreste Primeurs* **233**, 4.
- Agreste (2009b). Recensements 1997 et 2007 de la salmoniculture. *Agreste Primeurs* **27**, 4.
- Agreste (2014). Recensement de la conchyliculture 2012. 160000 tonnes de coquillages commercialisés. *Agreste Primeurs* **316**, 6.
- Ankorion, Y., Moav, R., and Wohlfarth, G. W. (1992). Bidirectional mass selection for body shape in common carp. *Genetics Selection Evolution* **24**, 43-52.
- Ansah, Y., Frimpong, E., and Hallerman, E. (2014). Genetically-Improved Tilapia Strains in Africa: Potential Benefits and Negative Impacts. *Sustainability* **6**, 3697-3721.
- Aslam, M. L., Carraro, R., Bestin, A., Cariou, S., Sonesson, A. K., Bruant, J.-S., Haffray, P., and Bargelloni, L. M., T. H. E. (2017). Genetics of resistance to pasteurellosis in gilthead sea bream (*Sparus aurata*) using 2b-RAD sequencing. *BMC Genetics* **19**, 43.
- Aulstad, D., Gjedrem, T., and Skervold, H. (1972). Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdnerii*). *J. Fish. Res. Bd. Can.* **29**, 2-8
- Bardon, A., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Chavanne, H., Haffray, P., Vergnet, A., and Chatain, B. (2009). What is the heritable component of spinal deformities in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*)? *Aquaculture* **294**, 194-201.
- Batargias, K. (1998). Genetics of gilthead seabream (*Sparus aurata*). Study of microsatellites and their use for the estimation of genetic parameters of growth and other quantitative characters. *PhD thesis, University of Crete, Greece (in Greek with English summary)*.
- Béné, C., Barange, M., Subasinghe, R., Pinstrup-Andersen, P., Merino, G., Hemre, G.-I., and Williams, M. (2015). Feeding 9 billion by 2050 – Putting fish back on the menu. *Food Sec.*
- Bentsen, H., Eknath, A., Palada-de Vera, M., Danting, J., Bolivar, H., Reyes, R., Dionisio, E., Longalong, F., Circa, A., Tayamen, M., and Gjerde, B. (1998). Genetic improvement of farmed tilapias: growth performance in a complete diallel experiment with eight strains of *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **160**, 145–173.
- Besson, M., Vandeputte, M., van Arendonk, J. A. M., Aubin, J., de Boer, I. J. M., Quillet, E., and Komen, H. (2016). Influence of water temperature on the economic value of growth rate in fish farming: The case of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) cage farming in the Mediterranean. *Aquaculture* **462**, 47-55.
- Bestin, A., Brunel, O., Malledant, A., Benoît, P., Guémené, D., Chapuis, H., and Haffray, P. (2015). "KViar, Amélioration de la production de caviar d'esturgeon sibérien par sélection." Rapport final de projet FranceAgriMer.
- Bestin, A., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Médale, F., Quillet, E., Vandeputte, M., Cariou, S., Desgranges, A., Laureau, S., Ricoux, R., and Beutin, C. (2014). Genotype by diet interactions on growth and processing traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), European sea bass (*Dicentrarchus labrax*), gilthead sea bream (*Sparus aurata*) and meagre (*Argyrosomus regius*) fed diets with almost complete substitution of both fish meal and fish oil by vegetal ingredients. In "10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production", Vancouver.
- Bijma, P. (2012). Accuracies of estimated breeding values from ordinary genetic evaluations do not reflect the correlation between true and estimated breeding values in selected populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics* **129**, 345-358.
- Blanc, J. (2003a). Effects of egg size differences on juvenile weight between and within lots in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *J. World Aquacult. Soc.* **33**, 278-286.
- Blanc, J. M. (2003b). Comparison of experimental designs for estimating quantitative genetic parameters in fish. *Aquaculture Research* **34**, 1099-1105.
- Blanc, J. M., Chevassus, B., and Poisson, H. (1983). Utilisation de mutants « golden » comme témoins intra-lots pour le testage des performances de croissance chez la truite arc-en-ciel. *Cybium* **7**,

93-103.

- Blonk, R. J. W., Komen, J., Tenghe, A., Kamstra, A., and van Arendonk, J. A. M. (2010). Heritability of shape in common sole, *Solea solea*, estimated from image analysis data. *Aquaculture* **307**, 6-11.
- Boichard, D., Bonaïti, B., Barbat, A., and Briend, M. (1992). L'évaluation des reproducteurs, le modèle sous-jacent à l'évaluation des valeurs génétiques. *Inra Productions Animales*, 185-195.
- Bolivar, R. B., and Newkirk, G. F. (2002). Response to within family selection for body weight in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) using a single-trait animal model. *Aquaculture* **204**, 371-381.
- Bonnet, S., Haffray, P., Blanc, J. M., Vallee, F., Vauchez, C., Faure, A., and Fauconneau, B. (1999). Genetic variation in growth parameters until commercial size in diploid and triploid freshwater rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) and seawater brown trout (*Salmo trutta*). *Aquaculture* **173**, 359-375.
- Bonnet, S., Haffray, P., Chevassus, B., Aubin, J., and Fauconneau, B. (2002). Conformation and carcass quality traits in seawater adult brown trout: correlated responses to selection for freshwater body length growth and triploidy*selection interactions. *Aquaculture* **3-4**, 193.
- Boudry, P., Dégremont, L., and Haffray, P. (2008). The genetic basis of summer mortality in Pacific oyster spat and potential for improving survival by selective breeding in France. In Samain JF & McCombie H (eds): Summer mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas* - The Morest Project. *Quae Editions, Versailles, France*, 153-196.
- Bright, D., Reynolds, A., Nguyen, N. H., Knuckey, R., Knibb, W., and Elizur, A. (2016). A study into parental assignment of the communal spawning protogynous hermaphrodite, giant grouper (*Epinephelus lanceolatus*). *Aquaculture* **459**, 19-25.
- Brummett, R. (2013). Growing Aquaculture in Sustainable Ecosystems. *Agriculture and Environmental Service Department Notes World Bank*, 4.
- Bugeon, J., Cardinal, M., Davenel, A., Haffray, P., Lefèvre, F., Le Guillou, S., Labbé, L., Loisel, P., Médale, F., Pincet, C., and Quillet, E. (2005). Maîtrise génétique et alimentaire de l'adiposité et des rendements de découpe chez les poissons d'élevage. Rapport final du programme AQS NCF24. (R. f. d. p. A. NCF24., ed.).
- Bugeon, J., Lefevre, F., Cardinal, M., Uyanik, A., Davenel, A., and Haffray, P. (2010). Flesh quality in large rainbow trout with low or high fillet yield. *Journal of Muscle Foods* **21**, 702-721.
- Campos-Montes, G. R., Montaldo, H. H., Armenta-Cordova, M., Martinez-Ortega, A., Caballero-Zamora, A., and Castillo-Juarez, H. (2017). Incorporation of tail weight and tail percentage at harvest size in selection programs for the Pacific white shrimp *Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei*. *Aquaculture* **468**, 293-296.
- Carter, R., Mair, G., Skibinski, D., Parkin, D., and Beardmore, J. (1991). The application of DNA fingerprinting in the analysis of gynogenesis in tilapia. *Aquaculture* **Volume 95**, 41-52.
- Chanut, B. (1996). "Morphologie du turbot et définition d'une mesure indirecte prédictive de rendement à l'abattage." ENSIA Dijon.
- Chapuis, H., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., and Quillet, E. (2010). Selection for an improved disease resistance using factorial mating designs and molecular based pedigrees in fish: a simulation study. *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Leipzig, Germany, CD Rom Paper, N°0210*.
- Chevassus, B. (1976a). Génétique et Aquaculture : Esquisse d'une méthodologie. *Oceanis* **2**, 178-183.
- Chevassus, B. (1976b). Variabilité et héritabilité des performances de croissance chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdnerii* Richardson). *Ann. Génét. Sel. Anim.* **8(2)**, 273-283.
- Chevassus, B. (1982). Facteurs génétiques et sociaux influençant la croissance chez les poissons. *Oceanis* **8**, 579-598.
- Chevassus, B., and Dorson, M. (1990). Genetics of resistance to disease in fishes. *Aquaculture* **85**, 83-107.
- Chevassus, B., Dupont-Nivet, M., Mauger, S., Haffray, P., and Vandeputte, M. (2002). Estimation of heritabilities in two groups of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) with families mixed together since eyed stage. In "7th World Congress on Genetics Applied to Livestocks

- Production.", Vol. Book of abstracts, , pp. Communication n°06-09, 147, Montpellier, August 19-23, 2002.
- Chevassus, B., Krieg, F., Guyomard, R., Blanc, J.-M., and Quillet, E. (1992). The genetics of the brown trout – twenty years of French research. *BÚVÍSINDI. ICEL. AGR. SCI.* **6**, 109-124.
- Chevassus, B., Quillet, E., Krieg, F., Hollebecq, M. G., Mambrini, M., Labbe, A. F. L., Hiseux, J. P., and Vandeputte, M. (2004). Enhanced individual selection for selecting fast growing fish: the "PROSPER" method, with application on brown trout (*Salmo trutta fario*). *Genetics Selection Evolution* **36**, 643-661.
- CIE (1976). Official recommendations on uniform colour space, colour difference equations and metric colour terms. *Suppl. N°2 to CIE publication N°15*.
- CNC (2016). La Production française de coquillages. <http://www.cnc-france.com/La-Production-francaise.aspx>
- Cock, J., Gitterle, T., Salazar, M., and M., R. (2009). Breeding for disease resistance of Penaeid shrimps. *Aquaculture* **286**, 1–11.
- Collewet, G., Bugeon, J., Idier, J., Quillet, S., Quillet, B., Cambert, M., and Haffray, P. (2013). Rapid quantification of muscle fat content and subcutaneous adipose tissue in fish using MRI. *Food Chemistry* **138**, 2008-2015.
- Crandell, P. A., and Gall, G. A. E. (1993). The genetics of body weight and its effect on early maturity based on individually tagged rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **117**, 77-93.
- de Verdal, H., Mekki, W., Lind, C. E., Vandeputte, M., Chatain, B., and Benzie, J. A. H. (2017). Measuring individual feed efficiency and its correlations with performance traits in Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **468**, 489-495.
- Dekkers, J. C. M. (1992). Asymptotic response to selection on best linear unbiased predictors of breeding values. *Animal Production* **54**, 351-360.
- Dempster, E. R., and Lerner, I. M. (1950). Heritability of threshold characters. *Genetics* **35**, 212-326.
- Diamond, J. (2002). Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* **418**, 700-707.
- Difford, G. F., Vlok, A. C., Rhode, C., and Brink, D. (2017). Heritability of growth traits in South African Abalone (*Haliotis midae* L.) using the 'internal reference' method. *Aquaculture* **468**, 451-457.
- Diouf, J. (2009). Opening of the High-Level Expert Forum on "How to Feed the World in 2050" Monday, 12 October 2009 *Statement of Jacques Diouf, Director-General of the Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO)* 3.
- Domingos, J. A., Smith-Keune, C., Robinson, N., Loughnan, S., Harrison, P., and Jerry, D. R. (2013). Heritability of harvest growth traits and genotype-environment interactions in barramundi, *Lates calcarifer* (Bloch). *Aquaculture* **402**, 66-75.
- Donaldson, L. (1968). Selective breeding of salmonid fishes. *in: McNeil W. (Ed.), Marine Aquaculture, Oregon State University Press*, 65–74.
- Donaldson, L., and Olson, P. (1957). Development of rainbow trout brood stock by selective breeding. *Transactions of the American Fisheries Society* **85**, 93–101.
- Douirin, C., Fauconneau, B., Faure, A., and Haffray, P. (1994). Evaluation de paramètres morphométriques chez la truite arc-en-ciel. *In "Bordeaux Aquaculture'94"*, Vol. Special Publication n°21, pp. 149.
- Douirin, C., Haffray, P., Vallet, J. L., and Fauconneau, B. (1998). Determination of the lipid content of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) filets with the Torry Fish Fat Meter (R). *Sciences Des Aliments* **18**, 527-535.
- Doyle, R., and Herbinger, C. (1995). Broodstock improvement strategies based on DNA fingerprinting: Examples and cost-benefit analyses. *Aquaculture* **137**, 283-283.
- Doyle, R. W., and Herbinger, C. (1994). The use of DNA fingerprinting for high-intensity, within family selection in fish breeding. *In "Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production"*, pp. 364–371, Guelph, Ontario, Canada.
- Ducrocq, V. (1990). Les techniques d'évaluation génétique des bovins laitiers. *INRA Prod. Anim.* **3**, 3-16.

- Ducrocq, V. (1992). Du modèle génétique au modèle statistique. *INRA Productions animales*, 75-81.
- Dupont-Nivet, M., Braud, B., Doerflinger, J., Petit, V., Haffray, P., and Quillet, E. (2012). Genetic parameters of indirect criteria for improving feed efficiency in rainbow trout: body weight variations during feed deprivation and refeeding periods. In "11th International Symposium for Genetics in Aquaculture". ISGA, Auburn, USA.
- Dupont-Nivet, M., Chevassus, B., Mauger, S., Haffray, P., and Vandeputte, M. (2010a). Side effects of sexual maturation on heritability estimates in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Research* **41**, e878-e880.
- Dupont-Nivet, M., Haffray, P., and Vandeputte, M. (2010b). Effect of culling on bias of BLUP estimates – Case of fish species. *Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Leipzig, Germany, CD Rom Paper, N°0429*.
- Dupont-Nivet, M., Karahan-Nomm, B., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., Chatain, B., and Vandeputte, M. (2010c). Genotype by environment interactions for growth in European seabass (*Dicentrarchus labrax*) are large when growth rate rather than weight is considered. *Aquaculture* **306**, 365-368.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., and Chevassus, B. (2002). Optimization of factorial mating designs for inference on heritability in fish species. *Aquaculture* **11**, 361-370.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Haffray, P., and Chevassus, B. (2006). Effect of different mating designs on inbreeding, genetic variance and response to selection when applying individual selection in fish breeding programs. *Aquaculture* **252**, 161-170.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., and Chatain, B. (2007). Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* **272**, S253-S254.
- Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Vergnet, A., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., and Chatain, B. (2008). Heritabilities and GxE interactions for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) using a marker-based pedigree. *Aquaculture* **275**, 81-87.
- Eknath, A., Tayamen, M., Palada-de Vera, M., Danting, J., Reyes, R., Dionisio, E., Capili, J., Bolivar, H., Abella, T., Circa, A., Bentsen, H., Gjerde, B., Gjedrem, T., and Pullin, R. (1993). Genetic improvement of farmed tilapias: the growth performance of eight strains of *Oreochromis niloticus* tested in different farm environments. *Aquaculture* **111**, 171–188.
- Eknath, A. E., Bentsen, H. B., Ponzoni, R. W., Rye, M., Nguyen, N. H., Thodesen, J., and Gjerde, B. (2007). Genetic improvement of farmed tilapias: Composition and genetic parameters of a synthetic base population of *Oreochromis niloticus* for selective breeding. *Aquaculture* **273**, 1-14.
- Embry, G., and Hyford, G. (1925). The advantage of rearing brook trout fingerlings from selected breeders. *Transactions of the American Fisheries Society* **55**, 135–138.
- Enez, F., Lebeau, A., Doerflinger, J., Tyran, A.-S., Bestin, A., Petit, V., Bobe, J., and Haffray, P. (2016). BEST-OV : évaluation des paramètres génétique des caractères de ponte chez la truite arc-en-ciel. In "5ème Journées de la Recherche Filière Piscicole", Paris, 5-7 juillet, 2016.
- Enez, F., Lorgeoux, B., Mahunon, H., Bugeon, J., Vandeputte, M., Gagnaire, P.-A., Bierne, N., Blanc, P.-P., and Haffray, P. (2018). Genetic parameters for growth and colour traits in Pacific blue shrimp *Litopenaeus stylirostris* in a mixed family design with SNP parentage assignment in New-Caledonia. . *Proceedings of the World Congress on Genetics Applied to Livestock Production* **11**, 79.
- Estoup, A., Gharbi, K., SanCristobal, M., Chevalet, C., Haffray, P., and Guyomard, R. (1998). Parentage assignment using microsatellites in turbot (*Scophthalmus maximus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) hatchery populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 715-725.
- Estoup, A., Presa, P., Krieg, F., Vaiman, D., and Guyomard, R. (1993). (CT)_n and (GT)_n microsatellites: a new class of genetic markers for *Salmo trutta* L. (brown trout). *Heredity* **71**, 488-496.
- Falconer, D. S., and Mackay, T. F. C. (1996). "Introduction to quantitative genetics," Harlow: Pearson Education Limited.
- FAO (2016). The State of World Fisheries and Aquaculture 2016. Contributing to food security and

- nutrition for all. Rome. 200 pp.
- FAO, FIDA, and PAM (2015). L'état de l'insécurité alimentaire dans le monde 2015. Objectifs internationaux 2015 de réduction de la faim: des progrès inégaux. Rome, FAO. 66.
- Fauconneau, B., Faure, A., Haffray, P., Médale, F., and L., V. J. (1996). Amélioration des rendements de carcasse et maîtrise de l'état d'engraissement des poissons d'élevage. *La Pisciculture Française* **124**, 25-29.
- FEAP (2016). Production Report 2016 covering European fish farming from 2007-2015. 46.
- Ferrari, S., Chatain, B., Cousin, X., Leguay, D., Vergnet, A., Vidal, M. O., Vandeputte, M., and Begout, M. L. (2014). Early individual electronic identification of sea bass using RFID microtags: A first example of early phenotyping of sex-related growth. *Aquaculture* **426**, 165-171.
- Fishback, A., Danzmann, R., and Ferguson, M. (1997). Broodstock development at a commercial rainbow trout farm using a semi-automated microsatellite genotyping system. *Vlth International Symposium, Stirling "Genetics in Aquaculture", 24-28 June 1997*.
- Fishback, A. G., Danzmann, R. G., Ferguson, M. M., and Gibson, J. P. (2002). Estimates of genetic parameters and genotype by environment interactions for growth traits of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) as inferred using molecular pedigrees. *Aquaculture* **206**, 137-150.
- Fitrianis, Y., Wahjudi, B., Muhyi, S., Quittet, B., Bestin, A., Michel, A., and P., H. (2015). Combined dam rotational mating and DNA parentage assignment to estimate genetic parameters of growth and quality traits in the Asian seabass *Lates calcarifer* reared in the Java Sea. pp. 161, XIIIth International Symposium for Genetics in Aquaculture, Santiago de Compostella, Spain.
- Foulley, J. L., Calomiti, S., and Gianola, D. (1982). Ecriture des équations du BLUP multicaractères. *Ann. Génét. Sél. anim* **14**, 309-326.
- Fraslin, C., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Bestin, A., and Vandeputte, M. (2018). How to genetically increase fillet yield in fish: New insights from simulations based on field data. *Aquaculture* **486**, 175-183.
- Friars, G. W., Bailey, J. K., and O'Flynn, F. M. (1990). An overview of selection practices in the Salmon Genetics Research Program. . In "Canada-Norway finfish aquaculture workshop.", Vol. 1761, pp. 49-59. Canadian Technical Report Fisheries and Aquatic Science.
- Gall, G. A. E. (1974). Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. *California Fish and Game* **60**, 26-35.
- Gall, G. A. E. (1990). Basis for evaluating breeding plans. *Aquaculture* **85**, 125-142.
- Gall, G. A. E., and Gross, S. J. (1978). Genetic analysis of performance of 3 rainbow trout broodstocks. *Aquaculture* **15**, 113-127.
- Garcia-Celdran, M., Cutakova, Z., Ramis, G., Estevez, A., Manchado, M., Navarro, A., Maria-Dolores, E., Penalver, J., Sanchez, J. A., and Armero, E. (2016a). Estimates of heritabilities and genetic correlations of skeletal deformities and uninflated swimbladder in a reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) juvenile population sourced from three broodstocks along the Spanish coasts. *Aquaculture* **464**, 601-608.
- Garcia-Celdran, M., Ramis, G., Manchado, M., Estevez, A., Afonso, J. M., and Armero, E. (2015a). Estimates of heritabilities and genetic correlations of carcass quality traits in a reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) population sourced from three broodstocks along the Spanish coasts. *Aquaculture* **446**, 175-180.
- Garcia-Celdran, M., Ramis, G., Manchado, M., Estevez, A., Navarro, A., and Armero, E. (2015b). Estimates of heritabilities and genetic correlations of raw flesh quality traits in a reared gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) population sourced from broodstocks along the Spanish coasts. *Aquaculture* **446**, 181-186.
- Garcia-Celdran, M., Ramis, G., Maria-Dolores, E., Penalver, J., Borrell, Y. J., Manchado, M., Estevez, A., Afonso, J. M., and Armero, E. (2016b). Genetic assessment of three gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) populations along the Spanish coast and of three broodstocks managements. *Aquaculture International* **24**, 1409-1420.
- Garcia-Fernandez, C., Sanchez, J. A., and Blanco, G. (2018). Early assessment of gilthead sea bream (*Sparus aurata*) spawning dynamics by mini-broodstocks. *Aquaculture Research* **49**, 36-47.

- Garcia de Leon, F., Canonne, M., Quillet, E., Bonhomme, F., and Chatain, B. (1998). The application of microsatellite markers to breeding programmes in the sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* **159**, 303–316.
- Garcia de Leon, F., Dallas, J., Chatain, B., Canonne, M., Versini, J., and Bonhomme, F. (1993). Development and use of microsatellite markers in sea bass *Dicentrarchus labrax* (Linnaeus, 1758) (Perciformes, Serranidae). *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* **4**, 62–68.
- Gjedrem, T. (1975). POSSIBILITIES FOR GENETIC GAIN IN SALMONIDS. *Aquaculture* **6**, 23–29.
- Gjedrem, T. (1983). Genetic variation in quantitative traits and selective breeding in fish and shellfish. *Aquaculture* **33**, 51–72.
- Gjedrem, T. (1997a). Flesh quality improvement in fish through breeding. *Aquaculture International* **5**, 197–206.
- Gjedrem, T. (1997b). Selective breeding to improve aquaculture production. *World Aquaculture* **28**, 33–45.
- Gjedrem, T. (1998). Developments in fish breeding and genetics. *Acta Agriculturae Scandinavica Section a-Animal Science*, 19–26.
- Gjedrem, T. (2000). Genetic improvement of cold-water fish species. *Aquaculture Research* **31**, 25–33.
- Gjedrem, T. (2012). Genetic improvement for the development of efficient global aquaculture: A personal opinion review. *Aquaculture* **344**, 12–22.
- Gjedrem, T. (2015). Disease resistant fish and shellfish. Are within reach: a review. *J. Mar. Sci. Eng.* **3**, 146–153.
- Gjedrem, T., Robinson, N., and Rye, M. (2012). The importance of selective breeding in aquaculture to meet future demands for animal protein: A review. *Aquaculture* **350**, 117–129.
- Gjedrem, T., and Rye, M. (2016). Selection response in fish and shellfish: a review. *Reviews in Aquaculture*.
- Gjerde, B. (1986a). Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass quality in rainbow trout. *Aquaculture* **57**, 368–369.
- Gjerde, B. (1986b). Growth and reproduction in fish and shellfish. *Aquaculture* **57**, 37–55.
- Gjerde, B., and Gjedrem, T. (1984). Estimates of phenotypic and genetic parameters for carcass traits in Atlantic salmon and rainbow trout. *Aquaculture*. **36**, 97–110.
- Gjerde, B., Mengistu, S. B., Odegard, J., Johansen, H., and Altamirano, D. S. (2012). Quantitative genetics of body weight, fillet weight and fillet yield in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* **342**, 117–124.
- Gjerde, B., and Schaeffer, L. R. (1989). Body traits in rainbow trout. II. Estimates of heritabilities and of phenotypic and genetic correlations. *Aquaculture* **80**, 25–44.
- Gonzalez-Pena, D., Gao, G. T., Baranski, M., Moen, T., Cleveland, B. M., Kenney, P. B., Vallejo, R. L., Palti, Y., and Leeds, T. D. (2016). Genome-Wide Association Study for Identifying Loci that Affect Fillet Yield, Carcass, and Body Weight Traits in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Frontiers in Genetics* **7**.
- Gorjanc, G., Bijma, P., and Hickey, J. M. (2015). Reliability of pedigree-based and genomic evaluations in selected populations. *Genetics Selection Evolution* **47**.
- Gratten, J., and Visscher, P. M. (2016). Genetic pleiotropy in complex traits and diseases: implications for genomic medicine. *Genome Medicine* **8**.
- Guinand, B., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Vergnet, A., Haffray, P., Chavanne, H., and Chatain, B. (2017). Metapopulation patterns of additive and nonadditive genetic variance in the sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Ecology and Evolution* **7**, 2777–2790.
- Haffray, P. (1992). Amélioration génétique en aquaculture. Techniques et services proposés par la Section Aquacole du SYSAAF. *Aquarevue* **38**, 5–12.
- Haffray, P., Acosta Alba, I., Cariou, S., Bruant, J. S., Bugeon, J., Vandeputte, M., and Aubin, J. (2015). Can selective breeding for growth or fillet yield decrease environmental impact of fish farming? A gilthead sea bream (*Sparus aurata*) case study. In " XIth International Symposium for Genetics in Aquaculture", Vol. Abstract Book, pp. 68, Santiago de Compostella, Spain.
- Haffray, P., Bestin, A., Enez, F., Tyran, A.-S., Doerflinger, J., Petit, V., Perez, A. A., Cachelou, F., Bugeon,

- J., and Bobe, J. (2017). "BESTOV : Amélioration génétique de la production de caviar et d'oeufs embryonnés chez la truite." Conventions FranceAgrimer n°2014-0823 et 2016-052.
- Haffray, P., Bruant, J. S., Facqueur, J. M., and Fostier, A. (2005a). Gonad development, growth, survival and quality traits in triploids of the protandrous hermaphrodite gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). *Aquaculture* **247**, 107-117.
- Haffray, P., Bugeon, J., Pincet, C., Chapuis, H., Mazeiraud, E., Rossignol, M. N., Chatain, B., Vandeputte, M., and Dupont-Nivet, M. (2012a). Negative genetic correlations between production traits and head or bony tissues in large all-female rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **368**, 145-152.
- Haffray, P., Bugeon, J., Rivard, Q., Quittet, B., Puyo, S., Allamelou, J. M., Vandeputte, M., and Dupont-Nivet, M. (2013a). Genetic parameters of in-vivo prediction of carcass, head and fillet yields by internal ultrasound and 2D external imagery in large rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **410**, 236-244.
- Haffray, P., Chapuis, H., Coudurier, B., Pincet, C., Petit, V., Mazeiraud, E., Doerflinger, J., Pantano, T., Chatain, B., Choubert, G., Bugeon, J., Vandeputte, M., and Dupont-Nivet, M. (2007a). QUALITYTRUITE : Introduction d'une évaluation généalogique qualitative en sélection de type PROSPER. In "Rapport final des conventions OFIMER n°037/05/C et IFOP n°206/2005".
- Haffray, P., Chapuis, H., Pincet, C., Jégaden, M., Coudurier, B., Dorflinger, J., Petit, V., Vandeputte, M., and Dupont-Nivet, M. (2007b). PROSPER+. Evaluation et amélioration de la procédure de sélection PROSPER : optimisation des méthodes actuelles et introduction d'indexations sur collatéraux. In "Rapport final Ministère de l'Agriculture et de la Pêche, Génétique animale. Action innovante n° 2005 PA01 et IFOP n°2005/159".
- Haffray, P., Chevrel, A., Quittet, B., Cachelou, F., Collewet, G., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., and Bugeon, J. (2013b). Genetic parameters of lipids heterogeneity estimated by direct (MRI) or indirect (artificial vision, Fat Meter) technologies in the fillet of large rainbow trout. In "To the Next 40 Years of Sustainable Global Aquaculture," (A. 2013, ed.), Las Palmas, Gran Canaria (Spain), 3-7 November 2013.
- Haffray, P., Coudurier, B., Pincet, C., Enez, F., Bugeon, J., Bestin, A., Quillet, E., Chapuis, H., Chatain, B., Dupont-Nivet, M., and Vandeputte, M. (2018a). Reliability and bias of breeding values derived from pre-selected sib information in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in a mixed family factorial design. *Submitted to Genetic Selection and Evolution*.
- Haffray, P., Dupont-Nivet, M., Amigues, Y., Vandeputte, M., Pincet, C., Deshayes, C., and Chevassus, B. (2001). "Amélioration de la gestion des reproducteurs en trutticulture : Validation de l'intérêt des empreintes génétiques. Compte rendu final de la convention de recherche 033/00/C-OFIMER/CIPA de l'OFIMER.." SYSAAF.
- Haffray, P., El Manouchi, M., Boude, J.-P., and Faure, A. (1994). Potential technico-economical impact of growth speed improvement by genetic selection on rainbow trout farming. In "International Symposium on Genetic in Aquaculture. 19-25 June 1994 ", Halifax - Canada.
- Haffray, P., Enez, F., Bugeon, J., Chapuis, H., Dupont-Nivet, M., Chatain, B., and Vandeputte, M. (2018b). Accuracy of BLUP breeding values in a factorial mating design with mixed families and marker-based parentage assignment in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Submitted to Aquaculture*.
- Haffray, P., Enright, W. J., Driancourt, M. A., Mikolajczyk, T., Rault, P., and Breton, B. (2005b). Optimisation of breeding of Salmonids: Gonazon®, the first officially approved inducer of ovulation in the EU. *World Aquaculture Magazine*, 52-56.
- Haffray, P., Labbe, C., Maise, G., and Technologies, I. M. V. (2008). Fish sperm cryopreservation in France: from laboratory studies to application in selective breeding programs. *Cybio* **32**, 127-129.
- Haffray, P., Ouatarra, D., Cariou, S., Bruant, J.-S., Ventre, V., Allal, F., Bestin, A., Enez, E., Vandeputte, M., and Bugeon, J. (2016). Genetic parameters of indirect parameters of indirect predictors of gutted and fillet yield in the gilthead seabream *Sparus aurata* in using 2D camera, 3D digitizer and ultrasound technologies. In "Aquaculture Europe'2016", Edinburgh, September 21-26.

- Haffray, P., Pincet, C., Dupont-Nivet, M., Vandeputte, M., Merdy, O., Chavanne, H., and Chatain, B. (2007c). Heritabilities and G x E interactions for quality traits in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* **272**, S265-S265.
- Haffray, P., Pincet, C., Rault, P., and Coudurier, B. (2004). Domestication et amélioration génétique des cheptels piscicoles français dans le cadre du SYSAAF. *INRA Prod. Anim.* **17**, 243-252.
- Haffray, P., Quittet, B., Pincet, C., Servan, E., Cariou, S., Bruant, J., Chatain, B., Levadoux, B., Bugeon, J., Acosta-Alba, I., Aubin, J., and Vandeputte, M. (2012b). "Bases génétiques et écologiques pour l'amélioration de la qualité de la daurade royale d'élevage *Sparus aurata*." Rapport final des conventions FranceAgrimer SIVAL NL : 2009-1227 et FEP n° 33073-2009.
- Haffray, P., Vandeputte, M., Petit, V., Pincet, C., Chatain, B., Chapuis, H., Meriaux, J. C., Coudurier, B., Quillet, E., and Dupont-Nivet, M. (2012c). Minimizing maternal effect in salmonid families mixed since eyed stages and a posteriori DNA-pedigree. *Livestock Science* **150**, 170-178.
- Haffray, P., Vauchez, C., Rault, P., and Reffay, M. (1999). Innovations dans les écloséries françaises depuis 1991. *Aquarevue* **134**.
- Hall, S., Delaporte, A., Phillips, M., Beveridge, M., and O'Keefe, M. (2011). Blue Frontiers: Managing the Environmental Costs of Aquaculture. The WorldFish Center, Penang, Malaysia. *WorldFish Publication Number 2011-3333*, 104.
- Harris, A. S., Bieger, S., Doyle, R. W., and Wright, J. M. (1991). DNA fingerprinting of tilapia, *Oreochromis niloticus*, and its application to aquaculture genetics. *Aquaculture* **1992**, 157-163.
- Henderson, C. R. (1984). "Applications of linear models in animal breeding.," Third Edition by L. R. Schaeffer/Ed.
- Herbinger, C., Doyle, R., Pitman, E., Paquet, D., Mesa, K., Morris, D., Wright, J., and Cook, D. (1995a). DNA fingerprint based analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally reared rainbow trout. *Aquaculture* **137**, 245-256.
- Herbinger, C. M., Doyle, R. W., Pitman, E. R., Paquet, D., Mesa, K. A., Morris, D. B., Wright, J. M., and Cook, D. (1995b). DNA fingerprint based analysis of paternal and maternal effects on offspring growth and survival in communally reared rainbow trout. *Aquaculture* **137**, 245-256.
- Herbinger, C. M., O'Reilly, P. T., Doyle, R. W., Wright, J. M., and O'Flynn, F. (1999). Early growth performance of Atlantic salmon full-sib families reared in single family tanks versus in mixed family tanks. *Aquaculture* **173**, 105-116.
- Hickey, J. M., Keane, M. G., Kenny, D. A., Cromie, A. R., Mulder, H. A., and Veerkamp, R. F. (2008). Estimation of accuracy and bias in genetic evaluations with genetic groups using sampling. *Journal of Animal Science* **86**, 1047-1056.
- Hikima, J.-I., Masahiro, A., and Hamaguchi, H. (2017). On-site Direct Detection of Astaxanthin from Salmon Fillet Using Raman Spectroscopy. *Marine Biotechnology* **19**, 157-163.
- HLPE (2014). Sustainable fisheries and aquaculture for food security and nutrition. A report by the High Level Panel of Experts on Food Security and Nutrition of the Committee on World Food Security, Rome 2014. *HLPE Report 7*, 119.
- Hollebecq, M. G., and Haffray, P. (1994). GENETIC-IMPROVEMENT OF COMMON CARP CYPRINUS-CARPIO L - STATE-OF-THE-ART. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture*, 93-124.
- Horstgen-Schwark, G., Fricke, H., and Langholz, H.-J. (1986). The effect of strain crossing on the production performance in rainbow trout. *Aquaculture* **57**, 141-152.
- Hurley, J. R., and Cattell, R. B. (1962). THE PROCURSTES PROGRAM - PRODUCING DIRECT ROTATION TO TEST A HYPOTHESIZED FACTOR STRUCTURE. *Behavioral Science* **7**, 258-262.
- Jeffreys, A. J., Wilson, V., and Thein, S. L. (1985). Individual specific fingerprints of Human DNA. *Nature* **316**, 76-79.
- Joshi, R., Woolliams, J. A., Meuwissen, T. H. E., and Gjoen, H. M. (2018). Maternal, dominance and additive genetic effects in Nile tilapia; influence on growth, fillet yield and body size traits. *Heredity* **120**, 452-462.
- Karahan, B., Chatain, B., Chavanne, H., Vergnet, A., Bardon, A., Haffray, P., Dupont-Nivet, M., and Vandeputte, M. (2013). Heritabilities and correlations of deformities and growth-related traits in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L) in four different sites. *Aquaculture Research*

44, 289-299.

- Kause, A., Paananen, T., Ritola, O., and Koskinen, H. (2007). Direct and indirect selection of visceral lipid weight, fillet weight, and fillet percentage in a rainbow trout breeding program. *Journal of Animal Science* **85**, 3218-3227.
- Kause, A., Ritola, O., Paananen, T., Mantysaari, E., and Eskelinen, U. (2002). Coupling body weight and its composition: a quantitative genetic analysis in rainbow trout. *Aquaculture* **211**, 65-79.
- Kause, A., Stien, L. H., Rungruangsak-Torrissen, K., Ritola, O., Ruohonen, K., and Kiessling, A. (2008). Image analysis as a tool to facilitate selective breeding of quality traits in rainbow trout. *Livestock Science* **114**, 315-324.
- Kause, A., Tobin, D., Houlihan, D. F., Martin, S. A. M., Mantysaari, E. A., Ritola, O., and Ruohonen, K. (2006). Feed efficiency of rainbow trout can be improved through selection: Different genetic potential on alternative diets. *Journal of Animal Science* **84**, 807-817.
- Khaw, H. L., Ponzoni, R. W., Yee, H. Y., bin Aziz, M. A., and Bijma, P. (2016). Genetic and non-genetic indirect effects for harvest weight in the GIFT strain of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* **450**, 154-161.
- Kincaid, H. L., Bridges, W. R., and Vonlimbach, B. (1977). 3 generations of selection for growth-rate in fall spawning rainbow-trout. *Transactions of the American Fisheries Society* **106**, 621-628.
- Kinghorn, B. P. (1983). A REVIEW OF QUANTITATIVE GENETICS IN FISH BREEDING. *Aquaculture* **31**, 283-304.
- Kirpichnikov, V. S. (1981). "Genetic bases of fish selection. Springer-Verlag, Berlin, Germany."
- Knibb, W., Quinn, J., Lamont, R., Whatmore, P., Nguyen, N. H., and Remilton, C. (2014). Reproductive behaviour of captive *Fenneropenaeus merguensis*: Evidence for monogamy and high between family variances for offspring number. *Aquaculture* **426**, 60-65.
- Koch, R. M., Gregory, K. E., Chambers, D., and Swiger, L. A. (1963). EFFICIENCY OF FEED USE IN BEEF CATTLE. *Journal of Animal Science* **22**, 486-&.
- Kong, N., Li, Q., Yu, H., and Kong, L. F. (2015). Heritability estimates for growth-related traits in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) using a molecular pedigree. *Aquaculture Research* **46**, 499-508.
- Lachambre, S., Roussel, S., Huchette, S., Gervois, J.-L., Bourdonay, L., Chenevert, K., Audrezet, F., Rigalma, K., Lambert, C., Corporeau, C., Bujéon, J., Harney, E., Enez, F., Haffray, P., and Boudry, P. (2017). Heritability of different biologic traits in the European abalone *Haliotis tuberculata* in the context of its domestication and selective breeding. In "Physiomar'2017", 18-21 September 2017, Cambridge, England. .
- Lapegue, S., Harrang, E., Heurtebise, S., Flahauw, E., Donnadiou, C., Gayral, P., Ballenghien, M., Genestout, L., Barbotte, L., Mahla, R., Haffray, P., and Klopp, C. (2014). Development of SNP-genotyping arrays in two shellfish species. *Molecular Ecology Resources* **14**, 820-830.
- Le Boucher, R., Quillet, E., Vandeputte, M., Lecalvez, J. M., Goardon, L., Chatain, B., Medale, F., and Dupont-Nivet, M. (2011). Plant-based diet in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum): Are there genotype-diet interactions for main production traits when fish are fed marine vs. plant-based diets from the first meal? *Aquaculture* **321**, 41-48.
- Lee-Montero, I., Navarro, A., Negrin-Baez, D., Zamorano, M. J., Berbel, C., Sanchez, J. A., Garcia-Celdran, M., Manchado, M., Estevez, A., Armero, E., and Afonso, J. M. (2015). Genetic parameters and genotype-environment interactions for skeleton deformities and growth traits at different ages on gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) in four Spanish regions. *Animal Genetics* **46**, 164-174.
- Lewis, R. C. (1944). Selective breeding of rainbow trout at Hot Creek Hatchery. *Calif. Fish. Game* **30**, 95-97.
- Li, X., Field, C., and Doyle, R. (2003). Estimation of Additive Genetic Variance Components in Aquaculture Populations Selectively Pedigreed by DNA Fingerprinting. *Biometrical Journal* **45**, 61-72.
- Lillehammer, M., Meuwissen, T. H. E., and Sonesson, A. K. (2013). A low-marker density implementation of genomic selection in aquaculture using within-family genomic breeding

- values. *Genetics Selection Evolution* **45**.
- Liu, S., Palti, Y., Gao, G., and C.E., R. (2015). Development and validation of a SNP panel for parentage assignment in rainbow trout. *Aquaculture*.
- Lorenzen, K., Beveridge, M. C. M., and Mangel, M. (2012). Cultured fish: integrative biology and management of domestication and interactions with wild fish. *Biological Reviews* **87**, 639-660.
- Loughnan, S. R., Domingos, J. A., Smith-Keune, C., Forrester, J. P., Jerry, D. R., Beheregaray, L. B., and Robinson, N. A. (2013). Broodstock contribution after mass spawning and size grading in barramundi (*Lates calcarifer*, Bloch). *Aquaculture* **404**, 139-149.
- Maisse, G., Labbe, C., de Baulny, B. O., Calvi, S. L., and Haffray, P. (1998). Fish sperm and embryos cryopreservation. *Productions Animales* **11**, 57-65.
- Mambrini, M., Medale, F., Sanchez, M. P., Recalde, B., Chevassus, B., Labbe, L., Quillet, E., and Boujard, T. (2004a). Selection for growth in brown trout increases feed intake capacity without affecting maintenance and growth requirements. *Journal of Animal Science* **82**, 2865-2875.
- Mambrini, M., Sanchez, M. P., Chevassus, B., Labbe, L., Quillet, E., and Boujard, T. (2004b). Selection for growth increases feed intake and affects feeding behavior of brown trout. *Livestock Production Science* **88**, 85-98.
- Marty-Mahe, P., Loisel, P., Fauconneau, B., Haffray, P., Brossard, D., and Davenel, A. (2004). Quality traits of brown trouts (*Salmo trutta*) cutlets described by automated color image analysis. *Aquaculture* **232**, 225-240.
- Matson, S. E. (2010). Development, evaluation and application of a mixed-family selective breeding method for the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*), Oregon State University.
- McKay, L. R., Ihssen, P. E., and Friars, G. W. (1986). Genetic parameters of growth in rainbow trout, *Salmo gairdneri*, as a function of age and maturity. *Aquaculture* **58**, 241-254.
- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., and Goddard, M. E. (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics* **157**, 1819-1829.
- Miller, P. A., Elliott, N. G., Vaillancourt, R. E., Koutoulis, A., and Henshall, J. M. (2016). Assignment of parentage in triploid species using microsatellite markers with null alleles, an example from Pacific oysters (*Crassostrea gigas*). *Aquaculture Research* **47**, 1288-1298.
- Minvielle, F. (2009). "Principes d'amélioration génétique des animaux domestiques," INRA.
- Moav, R., Brody, T., Wohlfarth, G., and Hulata, G. (1976). Application of electrophoretic genetic-markers to fish breeding. 1. Advantage and methods. *Aquaculture* **9**, 217-228.
- Moav, R., and Wohlfarth, G. (1976). 2-way selection for growth-rate in common carp (*Cyprinus carpio*) *Genetics* **82**, 83-101.
- Montaldo, H. H., Castillo-Juarez, H., Campos-Montes, G., and Pérez-Enciso, M. (2013). Effect of the data family structure, tank replication and the statistical model, on the estimation of genetic parameters for body weight at 28 days of age in the Pacific white shrimp (*Penaeus* (*Litopenaeus*) *vannamei* Boone, 1931). *Aquaculture Research* **44**, 1715-1723.
- Morvezen, R., Cornette, F., Charrier, G., Guinand, B., Lapegue, S., Boudry, P., and Laroche, J. (2013). Multiplex PCR sets of novel microsatellite loci for the great scallop *Pecten maximus* and their application in parentage assignment. *Aquatic Living Resources* **26**, 207-213.
- Navarro, A., Zamorano, M. J., Hildebrandt, S., Gines, R., Aguilera, C., and Afonso, J. M. (2009). Estimates of heritabilities and genetic correlations for growth and carcass traits in gilthead seabream (*Sparus auratus* L.), under industrial conditions. *Aquaculture* **289**, 225-230.
- Negrin-Baez, D., Navarro, A., Afonso, J. M., Gines, R., and Zamorano, M. J. (2015). Detection of QTL associated with three skeletal deformities in gilthead seabream (*Sparus aurata* L.): Lordosis, vertebral fusion and jaw abnormality. *Aquaculture* **448**, 123-127.
- Neira, R. (2010). Breeding in aquaculture species: genetic improvement programs in developing Countries. In "9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Leipzig, Germany, August 1-6", pp. 8.
- Nguyen, N. H., Ponzoni, R. W., Abu-Bakar, K. R., Hamzah, A., Khaw, H. L., and Yee, H. Y. (2010). Correlated response in fillet weight and yield to selection for increased harvest weight in genetically improved farmed tilapia (GIFT strain), *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* **305**, 1-

5.

- Nguyen, N. H., Quinn, J., Powell, D., Elizur, A., Thoa, N. P., Nocillado, J., Lamont, R., Remilton, C., and Knibb, W. (2014). Heritability for body colour and its genetic association with morphometric traits in Banana shrimp (*Fenneropenaeus merguensis*). *Bmc Genetics* **15**.
- Nguyen, N. H., Whatmore, P., Miller, A., and Knibb, W. (2016). Quantitative genetic properties of four measures of deformity in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* Valenciennes, 1833. *Journal of Fish Diseases* **39**, 217-228.
- Nielsen, H. M., Sonesson, A. K., and Meuwissen, T. H. E. (2011). Optimum contribution selection using traditional best linear unbiased prediction and genomic breeding values in aquaculture breeding schemes. *Journal of Animal Science* **89**, 630-638.
- Nilsson, J. (1994). Genetics of growth of juveniles Arctic char. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**, 430-434.
- Nirea, K., Sonesson, A. K., Lillehammer, M., and Meuwissen, T. (2014). Effect of family structure and size on genomic selection accuracy in aquaculture breeding. *Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*.
- Nolasco-Alzaga, H. R., Perez-Enriquez, R., Palacios-Mechetnov, E., and Haffray, P. (2018). Quantitative genetic parameters for growth and fatty acid content in the hemolymph of *Litopenaeus vannamei*. *Aquaculture*, . *Aquaculture* **482**, 17-23.
- Norris, A., Foyle, L., and Ratcliff, J. (2008). Heritability of mortality in response to a natural pancreas disease (SPDV) challenge in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., post-smolts on a West of Ireland sea site. *Journal of Fish Diseases* **31**, 913-920.
- Norris, A. T., Bradley, D. G., and Cunningham, E. P. (2000). Parentage and relatedness determination in farmed Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellite markers. *Aquaculture* **182**, 73-83.
- Norris, A. T., and Cunningham, E. P. (2004). Estimates of phenotypic and genetic parameters for flesh colour traits in farmed Atlantic salmon based on multiple trait animal model. *Livestock Production Science* **89**, 209-222.
- O'Reilly, P. T., Herbinger, C., and Wright, J. M. (1998). Analysis of parentage determination in Atlantic salmon (*Salmo salar*) using microsatellites. *Animal Genetics* **29**, 363-370.
- Oldenbroek, K., and van der Waaij, L. (2015). Textbook Animal Breeding and Genetics for BSc students. Groen Kennisnet, The Netherlands and Animal Breeding and Genomics Centre.
- Olesen, I., Bentsen, H. B., Phillips, M., and Ponzoni, R. W. (2015). Can the global adoption of genetically improved farmed fish. Increase beyond 10%, and how? *J. Mar. Sci. Eng.* **3**, 240-266.
- Olesen, I., Rosendal, K., Rye, M., Tvedt, M. W., and Bentsen, H. B. (2008). "Who shall own the genes of farmed fish ?."
- Ollivier, L. (1971). L'héritabilité et sa mesure. *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris XII^e Série. Tome 7 fascicule 2*, 159-167.
- Olsen, J. B., Wenburg, J. K., and Bentzen, P. (1996). Semiautomated multilocus genotyping of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp) using microsatellites. *Molecular Marine Biology and Biotechnology* **5**, 259-272.
- Oreilly, P., and Wright, J. M. (1995). The evolving technology of DNA fingerprinting and its application to fisheries and aquaculture. *Journal of Fish Biology* **47**, 29-55.
- Palaiokostas, C., Cariou, S. B., A., Bruant, J.-S., Haffray, P., Morin, T., Cabon, J., Allal, F., Vandeputte, M., and Houston, R. (2018). Genome wide association and genomic prediction of resistance to viral nervous necrosis in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) using RAD sequencing *Genet Sel Evol*, 30.
- Palti, Y., Silverstein, J. T., Wieman, H., Phillips, J. G., Barrows, F. T., and Parsons, J. E. (2006). Evaluation of family growth response to fishmeal and gluten-based diets in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **255**, 548-556.
- Pante, M. J., R., Gjerde, B., McMillan, I., and Misztal, I. (2002). Estimation of additive and dominance genetic variances for body weight at harvest in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* **204**, 383-392.
- Parson, E. J. (1990). Selective breeding programs in salmonids: a U.S. experience. *In* "Atelier de travail

- sur la génétique des salmonidés d'élevage au Québec. CAPQ, 1990", pp. 21-31.
- Patwary, M. U., and van de Meer, J. P. (1992). Genetics and breeding of cultivated seaweeds. *The Koeran Journal of Phycology*, **7**, 281-318.
- Pauly, D., and Zeller, D. (2016). Catch reconstructions reveal that global marine fisheries catches are higher than reported and declining. *Nature Communication*, **9**.
- Perazza, C. A., Pinaffi, F. L. V., and Hilsdorf, A. W. S. (2015). Evaluation of ultrasound imaging to predict loin area in tambaqui. *Bol. Inst. Pesca, São Paulo* **41**, 803-809.
- Pérez-Enriquez, R., Takagi, M., and Taniguchi, N. (1999). Genetic variability and pedigree tracing of a hatchery-reared stock of red sea bream (*Pagrus major*) used for stock enhancement, based on microsatellite DNA markers. *Aquaculture* **173**, 413-423.
- Peruzzi, S., Chatain, B., Saillant, E., Haffray, P., Menu, B., and Falguiere, J. C. (2004). Production of meiotic gynogenetic and triploid sea bass, *Dicentrarchus labrax* L. 1. Performances, maturation and carcass quality. *Aquaculture* **230**, 41-64.
- Peruzzi, S., Wiborg-Dahle, S., Haffray, P., Chatain, B., and Primicerio, R. (2010). Body shape variation in meiotic gynogenetic and triploid sea bass, *Dicentrarchus labrax*. *Aquatic Living Resources* **23**, 297-302.
- Phuthaworn, C., Nguyen, N. H., Quinn, J., and Knibb, W. (2016). Moderate heritability of hepatopancreatic parvovirus titre suggests a new option for selection against viral diseases in banana shrimp (*Fenneropenaeus merguensis*) and other aquaculture species. *Genetics Selection Evolution* **48**.
- Pierce, L. R., Palti, Y., Silverstein, J. T., Barrows, F. T., Hallerman, E. M., and Parsons, J. E. (2008). Family growth response to fishmeal and plant-based diets shows genotype × diet interaction in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **278**, 37-42.
- Piferrer, F., Beaumont, A., Falguiere, J. C., Flajshans, M., Haffray, P., and Colombo, L. (2009). Polyploid fish and shellfish: Production, biology and applications to aquaculture for performance improvement and genetic containment. *Aquaculture* **293**, 125-156.
- Pino-Querido, A., Ivarez-Castro, M. A., Vera, M., Pardo, B. G., Fuentes, J., and Martinez, P. (2014). A molecular tool for parentage analysis in the Mediterranean mussel (*Mytilus galloprovincialis*). *Aquaculture Research*, 1-15.
- Pongsomboon, S., Whan, V., Moore, S., and Tassanakajon, A. (2000). Characterization of tri- and tetranucleotide microsatellites in the Black Tiger Prawn, *Penaeus monodon*. *ScienceAsia* **26**, 1-8.
- Ponzoni, R. W., Nguyen, N. H., and Khaw, H. L. (2007). Investment appraisal of genetic improvement programs in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Aquaculture* **269**, 187-199.
- Powell, J., White, I., Guy, D., and Brotherstone, S. (2008). Genetic parameters of production traits in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture* **274**, 225-231.
- Prchal, M., Bugeon, J., Vandeputte, M., Kause, A., Vergnet, A., Zhao, J. F., Gela, D., Genestout, L., Bestin, A., Haffray, P., and Kocour, M. (2018). Potential for Genetic Improvement of the Main Slaughter Yields in Common Carp With in vivo Morphological Predictors. *Frontiers in Genetics* **9**.
- Premachandra, H. K. A., Nguyen, N. H., Miller, A., D'Antignana, T., and Knibb, W. (2017). Genetic parameter estimates for growth and non-growth traits and comparison of growth performance in sea cages vs land tanks for yellowtail kingfish *Seriola lalandi*. *Aquaculture* **479**, 169-175.
- Quillet, E., Le Guillou, S., Aubin, J., and Fauconneau, B. (2005). Two-way selection for muscle lipid content in pan-size rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture* **245**, 49-61.
- Quittet, B., Haffray, P., Chapuis, H., Rault, P., Mazeiraud, E., Petit, V., Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., and Bugeon, J. (2012). Genetic parameters of heart morphology and malformations and genetic correlations with production traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). In "International Symposium on Genetics in Aquaculture, 25th-29th of June, 2012. Auburn (USA)" (ISGA, ed.).
- Refstie, T., and Aulstad, D. (1975). TAGGING EXPERIMENTS WITH SALMONIDS. *Aquaculture* **5**, 367-374.

- Robinson, N., Winberg, P., and Kirkendale, L. (2013). Genetic improvement of macroalgae: status to date and needs for the future. *Journal of Applied Phycology* **25**, 703-716.
- Rønsholdt, B., and McLean, E. (2001). Determination of total carotenoid content in rainbow trout muscle by multivariate calibration of VIS reflectance spectra. *Journal of Food Composition and Analysis* **14**, 345-357.
- Rutten, M. J. M., Bovenhuis, H., and Komen, H. (2005). Genetic parameters for fillet traits and body measurements in Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.). *Aquaculture* **246**, 125-132.
- Rye, M., and Gjerde, B. (1996a). Phenotypic and genetic parameters of body composition traits and fleshy colour in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture Research* **27**, 121-133.
- Rye, M., and Gjerde, B. (1996b). Phenotypic and genetic parameters of body composition traits and flesh colour in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture Research* **27**, 121-133.
- Rye, M., Gjerde, B., and Gjedrem, T. (2010). Genetic development programs for aquaculture species in developed countries. In "9th World Congress on Genetics Applied to Livestock production, Leipzig, Germany, August 1-6", pp. 8.
- Rye, M., and Mao, I. L. (1998). Nonadditive genetic effects and inbreeding depression for body weight in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Livestock Production Science* **57**, 15-22.
- Rye, M., and Refstie, T. (1995). Phenotypic and genetic parameters of body size traits in Atlantic salmon *Salmo Salar* L. *Aquaculture Research* **26**, 875-885.
- Sae-Lim, P., Kause, A., Mulder, H. A., Martin, K. E., Barfoot, A. J., Parsons, J. E., Davidson, J., Rexroad, C. E., van Arendonk, J. A. M., and Komen, H. (2013). Genotype-by-environment interaction of growth traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): A continental scale study. *Journal of Animal Science* **91**, 5572-5581.
- Saillant, E. (2000). Effets des conditions d'élevage sur la différenciation du sexe chez le bar, *Dicentrarchus labrax*, caractérisation du dimorphisme sexuel de croissance, Université de Montpellier.
- Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., and Chatain, B. (2006). Estimates of heritability and genotype-environment interactions for body weight in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) raised under communal rearing conditions. *Aquaculture* **254**, 139-147.
- Saillant, E., Dupont-Nivet, M., Sabourault, M., Haffray, P., Laureau, S., Vidal, M. O., and Chatain, B. (2009). Genetic variation for carcass quality traits in cultured sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquatic Living Resources* **22**, 105-112.
- Saillant, E., Fostier, A., Haffray, P., Menu, B., and Chatain, B. (2003a). Saline preferendum for the European sea bass, *Dicentrarchus labrax*, larvae and juveniles: effect of salinity on early development and sex determination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **287**, 103-117.
- Saillant, E., Fostier, A., Haffray, P., Menu, B., Laureau, S., Thimonier, J., and Chatain, B. (2003b). Effects of rearing density, size grading and parental factors on sex ratios of the sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.) in intensive aquaculture. *Aquaculture* **221**, 183-206.
- Saillant, E., Fostier, A., Haffray, P., Menu, B., Thimonier, J., and Chatain, B. (2002). Temperature effects and genotype-temperature interactions on sex determination in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Journal of Experimental Zoology* **292**, 494-505.
- Saillant, E., Fostier, A., Menu, B., Haffray, P., and Chatain, B. (2001). Sexual growth dimorphism in sea bass *Dicentrarchus labrax*. *Aquaculture* **202**, 371-387.
- Silva, S. R., Guedes, C. M., Rema, P., Batista, A. C., Rodrigues, V., Loureiro, N., and Dias, J. (2016). In vivo assessment of fat composition in Senegalese sole (*Solea senegalensis*) by real-time ultrasonography and image analysis of subcutaneous fat. *Aquaculture* **456**, 76-82.
- Skaarud, A. (2014). Maximizing genetic gain and controlling inbreeding in aquaculture breeding programs, Norwegian University of Life Sciences (NMBU), PhD.
- Skaarud, A., Woolliams, J. A., and Gjoen, H. M. (2014). Optimising resources and management of genetic variation in fish-breeding schemes with multiple traits. *Aquaculture* **420**, 133-138.
- Sonesson, A. K., Gjerde, B., and Robinson, N. (2011). A simple selection scheme to improve disease resistance and growth. *Aquaculture* **319**, 337-341.

- Sonesson, A. K., and Odegard, J. (2016). Mating structures for genomic selection breeding programs in aquaculture. *Genetics Selection Evolution* **48**.
- Sun, X., Grace Shin, G., and Hedgecock, D. (2015a). Inheritance of high-resolution melting profiles in assays targeting single nucleotide polymorphisms in protein-coding sequences of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Implications for parentage assignment of experimental and commercial broodstocks. *Aquaculture* **437**, 127–139.
- Sun, X., Shin, G., and Hedgecock, D. (2015b). Inheritance of high-resolution melting profiles in assays targeting single nucleotide polymorphisms in protein-coding sequences of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Implications for parentage assignment of experimental and commercial broodstocks. *Aquaculture* **437**, 127–139.
- Sutherland, T. M. (1965). The correlation between feed efficiency and rate of gain, a ratio and its denominator. *Biometrics* **21**, 739–749.
- Tsai, H. Y., Hamilton, A., Tinch, A. E., Guy, D. R., Gharbi, K., Stear, M. J., Matika, O., Bishop, S. C., and Houston, R. D. (2015). Genome wide association and genomic prediction for growth traits in juvenile farmed Atlantic salmon using a high density SNP array. *Bmc Genomics* **16**.
- Tyran, A.-S., Desgranges, A., A., B., Enez, F., Allal, F., Vandeputte, M., Quillet, E., Bernardet, J.-F., Bugeon, J., Morin, T., and Haffray, P. (2016). Résistance génétique à l'entérite chez la truite ? Interaction avec la flavobactériose et les caractères de production. In "5^{ème} Journées de la Recherche Filière Piscicole", Paris, 5-7 juillet, 2016.
- Van Vleck, D. L. (1993). "Selection index and introduction to mixed model methods."
- Vandeputte, M. (2012). An accurate formula to calculate exclusion power of marker sets in parentage assignment. *Genetics Selection Evolution* **44**.
- Vandeputte, M., Baroiller, J. F., Haffray, P., and Quillet, E. (2009a). Genetic improvement of fish: Achievements and challenges for tomorrow. *Cahiers Agricultures* **18**, 262-269.
- Vandeputte, M., Bugeon, J., Bestin, A., Desgranges, A., Allamellou, J.-M., Tyran, A.-S., Allal, F., Dupont-Nivet, M., and Haffray, P. (2018). The first evidence of positive and significant realized selection response on fillet yield in fish: A demonstration in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*, using sib or indirect or sib selection with ultrasound E8/E23 predictor. *Submitted to Frontiers in Genetics*.
- Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Chatain, B., and Chevassus, B. (2001). Setting up a strain-testing design for the seabass, *Dicentrarchus labrax*: a simulation study. *Aquaculture* **202**, 329-342.
- Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Haffray, P., Chavanne, H., Cenadelli, S., Parati, K., Vidal, M. O., Vergnet, A., and Chatain, B. (2009b). Response to domestication and selection for growth in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) in separate and mixed tanks. *Aquaculture* **286**, 20-27.
- Vandeputte, M., Dupont-Nivet, M., Merdy, O., Haffray, P., Chavanne, H., and Chatain, B. (2007). Quantitative genetic determinism of sex-ratio in the European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Aquaculture* **272**, S315-S315.
- Vandeputte, M., and Haffray, P. (2014). Parentage assignment with genomic markers: a major advance for understanding and exploiting genetic variation of quantitative traits in farmed aquatic animals. *Frontiers in Genetics* **5**.
- Vandeputte, M., Kocour, M., Mauger, S., Dupont-Nivet, M., De Guerry, D., Rodina, M., Gela, D., Vallod, D., Chevassus, B., and Linhart, O. (2004). Heritability estimates for growth-related traits using microsatellite parentage assignment in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Aquaculture* **235**, 223-236.
- Vandeputte, M., Peignon, E., Vallod, D., Haffray, P., Komen, J., and Chevassus, B. (2002). Comparison of growth performances of three French strains of common carp (*Cyprinus carpio*) using hemi-isogenic scaly carp as internal control. *Aquaculture* **205**, 19-36.
- Vandeputte, M., and Prunet, P. (2002). Genetics of adaptation in fish: effects of domestication, stress resistance and adaptation to the environment. *Productions Animales* **15**, 365-371.
- Vandeputte, M., Puleda, A., Tyran, A. S., Bestin, A., Coulombet, C., Bajek, A., Baldit, G., Vergnet, A., Allal, F., Bugeon, J., and Haffray, P. (2017). Investigation of morphological predictors of fillet

- and carcass yield in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) for application in selective breeding. *Aquaculture* **470**, 40-49.
- Vlok, A. C., Difford, G. F., Rhode, C., and Brink, D. (2016). An Assessment of Hatchery Cohort Growth Rates of South African Abalone, *Haliotis midae*, Across Four Commercial Environments. *Journal of the World Aquaculture Society* **47**, 658-666.
- Waldbieser, G. C., and Wolters, W. R. (1999). Application of polymorphic microsatellite loci in a channel catfish *Ictalurus punctatus* breeding program. *Journal of the World Aquaculture Society* **30**, 256-262.
- Wenburg, J. K., Olsen, J. B., and Bentzen, P. (1996). Multiplex systems for microsatellites for genetic analysis in coastal cut-throat trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Mol. Mar. Biol. Biotechnol* **5**, 273-283.
- Winkelman, A. M., and Peterson, R. G. (1994). Heritabilities, dominance variation common environmental effects and genotype by environment interactions for weight and length in chinook salmon. *Aquaculture* **125**, 17-30.
- World Bank (2012). Implementing agriculture for development World Bank Group, Agriculture Action plan 2010-2012. 72.
- Wright, J. M., and Bentzen, P. (1994). Microsatellites: genetic markers for the future. *Rev. Fish Biol. Fish* **4**, 384-388.
- Xu, J., Feng, J., Peng, W., Liu, X., Feng, J., and Xu, P. (2016). Development and evaluation of a high-throughput single nucleotide polymorphism multiplex assay for assigning pedigrees in common carp. *Aquaculture Research*, 1-11.
- Yanez, J. M., Newman, S., and Houston, R. D. (2015). Genomics in aquaculture to better understand species biology and accelerate genetic progress. *Frontiers in Genetics* **6**.
- Yue, G. H., and Xia, J. H. (2014). Practical Considerations of Molecular Parentage Analysis in Fish. *Journal of the World Aquaculture Society* **45**, 89-103.

Titre : Amélioration d'un programme de sélection massale sur la croissance chez la truite arc-en-ciel par introduction d'une sélection BLUP pour des caractères de qualité grâce aux empreintes génétiques

Mots clés : Oncorhynchus mykiss, Sélection sur apparentés, Empreintes génétiques, Rendements, Echographie, Précision des valeurs génétiques, Biais, Pré-sélection.

<p>Résumé : Cette thèse précise les conditions pour introduire une sélection sur apparentés de caractères de qualité assistée par empreintes génétiques dans un programme de sélection massale sur la croissance chez la truite arc-en-ciel. Ce travail confirme l'impact maternel avec un doublement de l'héritabilité du poids à 70 g (0,36 vs 0,16), des estimations d'héritabilités des caractères mesurés de valeurs intermédiaires (0,37-0,54), l'opportunité d'utiliser la résiduelle des parties mesurées régressées linéairement au poids vif pour une sélection indépendante du poids pour les rendements, l'opportunité de remplacer la mesure du rendement au filetage par celle du rendement en carcasse déviscérée, et, plus</p>	<p>héritable et très corrélée au rendement au filetage (0,97), la corrélation génétique élevée entre les rendements avec le ratio échographique e8/e23 (0,72-0,85) permettant une sélection sur candidats plus efficace qu'une sélection sur apparentés sur le rendement lui-même, des précisions élevées des valeurs génétiques (0,63-0,82) malgré très peu d'individus par famille (3,5-4) et une efficacité surestimée d'une sélection sur apparentés pré-sélectionnés (de 14 % à 62 %). Les conclusions sont qu'il est possible d'introduire une sélection sur apparentés dans un programme de sélection massale avec des gains génétiques au moins équivalents à ceux attendus en sélection familiale classique avec familles élevées initialement de façon séparée</p>
---	--

Title: Introduction of BLUP assisted sib-selection for quality traits in a mass selection program on growth in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*)

Keywords: *Oncorhynchus mykiss*, sib-selection, DNA fingerprint, processing yields, ultrasound, EBV accuracy bias, reliability, pre-selection

<p>Abstract: The thesis aims at describing conditions to improve mass selection on growth by sib-selection on quality traits assisted by DNA parentage assignment in rainbow trout. Main results are that the control and management of differences in egg size between dams doubles heritability of body weight at 70 g (0.36 vs 0.16), heritabilities of quality traits are intermediates (0.37-0.54), the opportunity to use the residual of the body part (e.g. fillet weight) regressed to the whole body weight to select independently of body weight for ratios, the higher efficiency to replace fillet yield by de-headed and gutted carcass weight more heritable and highly genetically correlated to</p>	<p>fillet yield (0.97), the possibility to use e8/e23 ultrasound measures to predict genetically yields (0.72-0.85) allowing a direct selection on breeding candidates more efficient than in using sib information, a surprising intermediate to high accuracy of EBV even with a very low mean number of sib per full-sib family (3.5-4) and the medium to high overestimation of EBV when using pre-selected sibs (14 % to 62 %). The general conclusion are that sib-selection on quality traits can be introduced in mass selection with at least similar expected genetic gains than in traditional breeding design based on families reared initially separated.</p>
--	---