



HAL
open science

Physiologie et génétique de la dynamique des réserves corporelles des ovins allaitants dans un milieu contraignant

Tiphaine Mace

► **To cite this version:**

Tiphaine Mace. Physiologie et génétique de la dynamique des réserves corporelles des ovins allaitants dans un milieu contraignant. Sciences agricoles. Institut National Polytechnique de Toulouse - INPT, 2020. Français. NNT : 2020INPT0069 . tel-04169803

HAL Id: tel-04169803

<https://theses.hal.science/tel-04169803>

Submitted on 24 Jul 2023

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

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



Université
de Toulouse

THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Pathologie, Toxicologie, Génétique et Nutrition

Présentée et soutenue par :

Mme TIPHAINE MACE

le lundi 28 septembre 2020

Titre :

Physiologie et génétique de la dynamique des réserves corporelles des ovins allaitants dans un milieu contraignant

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

Génétique, Physiologie et Systèmes d'Elevage (GENPHYSE)

Directeur(s) de Thèse :

MME CAROLE MORENO

M. DOMINIQUE HAZARD

Rapporteurs :

M. GILLES RENAND, INRAE JOUY-EN-JOSAS

M. NICOLAS FRIGGENS, AGROPARISTECH

Membre(s) du jury :

Mme CATHERINE LARZUL, INRA TOULOUSE, Président

M. DOMINIQUE HAZARD, INRA TOULOUSE, Membre

M. ELIEL GONZALEZ GARCIA, INRA MONTPELLIER, Membre

Mme ANNE DE LA TORRE-CAPITAN, INRAE DE THEIX, Membre

Mme CAROLE MORENO, INRA TOULOUSE, Membre

Remerciements

En premier lieu, je souhaite remercier mes deux directeurs de thèse, Dominique Hazard et Eliel Gonzalez Garcia. Merci pour votre disponibilité et votre implication lors de toutes les étapes de cette thèse malgré vos emplois du temps chargés. Dominique, merci pour ta patience à toute épreuve, tes conseils, tes corrections, ton soutien et pour toutes ces discussions durant nos trajets partagés jusqu'à La Fage. Eliel, merci pour ta réactivité face à mes questions, ta bonne humeur communicative, tes conseils et ton soutien tout au long de ma thèse.

Je remercie l'INRA, et plus particulièrement les départements GA et PHASE ainsi que la Région Occitanie pour le financement de ce travail de thèse.

Je tiens aussi à remercier Nicolas Friggens et Gilles Renand, rapporteurs de cette thèse, Catherine Larzul, présidente de jury et examinatrice et Anne de la Torre-Capitan, examinatrice de cette thèse.

J'adresse également mes remerciements les plus sincères aux membres de mon comité de thèse qui m'ont encouragé et donné de précieux conseils pour avancer durant ces trois années : Carole Moreno-Romieux, Frederic Douhard, Fabienne Blanc, Laurence Puillet, Davy Savietto sans oublier Ingrid David, que je remercie également pour ses conseils, son soutien et sa confiance pour l'organisation du séminaire des doctorants GA.

Je remercie aussi l'ensemble du personnel de l'unité GenPhySE, et en particulier les membres de l'équipe GesPR pour leur accueil et leur gentillesse.

Je souhaite aussi remercier l'Unité Expérimentale de La Fage, Sara Parisot, Sébastien, Christian, Julien, Fabrice et Charlotte pour m'avoir toujours accueillie chaleureusement (et un câlin à Izzie au passage !). Je remercie aussi Anne Tesniere, pour tout le travail abattu et nos discussions que ce soit à Montpellier ou à La Fage.

Un grand merci à Masoomah Taghipoor pour tout le temps passé à m'apprendre R et comment écrire des modèles, sans jamais désespérer !

J'en profite également pour remercier Zulma Vitezica qui a toujours été de bon conseil, et qui n'a jamais hésité à prendre du temps pour discuter et échanger, que ce soit sur ma thèse ou sur ma recherche de post-doc.

Ces quelques années passées à Toulouse ont également été l'occasion de rencontrer des gens extraordinaires.

A ce premier stage, qui n'aurait pas été aussi parfait sans toi, Harmony. A toutes nos discussions depuis lors, nos rencontres crêpes nutella / bières et ces week-end à la montagne qui m'ont permis de me changer les idées. Merci d'être là !

Merci à toi, Sophie, pour ton soutien, pour avoir partagé cette passion d'Harry Potter et ce voyage à Londres (et aussi celui de Nouvelle-Zélande !) et pour m'avoir fait autant rire tout ce temps.

Merci à toi Emilie C. pour avoir partagé de nombreuses balades à cheval et pour tous ces souvenirs avec Opale et Sirius !

Claire, un gros câlin virtuel pour toi ! A tous ces moments géniaux avec les chevaux, les lapins, devant un film, avec une raclette (passage obligatoire !), à deux ou à trois, à ces « je suis encore en pyjama » et ton soutien à toute épreuve.

Merci à toi aussi, Estelle, pour toutes ces formations qu'on a partagées ensemble et pour tes remarques pertinentes.

Audrey, Vanille, même si vous ne vivez plus à côté l'une de l'autre, pour moi vous resterez un duo génialissime, toujours prêt à sortir boire un verre (petite dédicace à Nico pour les « tu le trouves comment lui ? ») ou me traîner pour faire du sport... A ce « summer body » pour lequel on a tant travaillé ;) . Merci pour m'avoir aidé sur mes données quand je ne m'en sortais pas et d'avoir toujours pris le temps de m'écouter râler.

Niveau sport, merci Marjorie pour m'avoir motivée à courir pendant plusieurs mois, dommage qu'on n'ait jamais pu se faire notre trail...

Merci à mes différents cobureauteurs David, Océane, Amir, Audrey, Lulu, Claire, qui m'ont supporté, moi et mes soupirs, de quelques jours à plusieurs années.

Merci Maxime pour ta bonne humeur et surtout pour tes gâteaux ! Quoi que tu en dises, ils sont toujours magnifiques ET délicieux !

Océ, merci d'être apparue dans ma vie, ton sourire, ton humour et nos passions partagées m'ont bien aidé tout au long de la fin de cette thèse ! Surtout ne change jamais ! (et spéciale dédicace à Antho, je continuerais à te battre sur Mario Kart même de l'autre côté du monde ne t'inquiète pas !)

Une petite pensée pour tous ces stagiaires qui sont passés pendant ces trois années et qui nous ont fait vivre des moments mémorables, ainsi qu'aux expatriées du bâtiment C (aka Louise, Gaëlle et Kiki). Et un petit plus pour Kiki et nos réunions de préparation de séminaire et Gaëlle pour ton aide avec R :p Une pensée aussi pour les expat' parisiens, Sébastien, Abarna, Lulu (merci pour ton aide avec bébé Ogham, tu m'as sauvé la vie ! Et à ces week-ends devant nos frigos entourées de tous ces (beaux) athlètes) et Anna-Charlotte et votre super accueil à chaque fois que je suis passée par là. A toi Sushi et à toutes nos idées !

Merci Sylvie, pour tout ce que tu m'as apporté sur le plan personnel quand j'arrivais aux écuries avec la tête remplie de questions et de doutes, pour m'avoir permis de progresser à cheval, pour m'avoir aussi rapidement intégrée aux écuries et pour toutes ces soirées/apéros/resto où j'ai pu découvrir une Ségo que je ne connaissais pas :p A toi ma petite Ségo, à nos soirées ciné du lundi soir, aux cours de cheval ensemble, nos balades, nos soirées Riverdale et j'en passe ! Merci d'avoir été là tout au long de ma thèse, pour le meilleur et pour le pire, « parce qu'on n'est pas cousine pour rien ! ».

Merci à vous, mes amis de toujours, pour continuer à être aussi présent et à ne pas avoir encore eu envie de me jeter sous les roues du métro Toulousain ou Parisien ! Ilann, Zélie, Alice, vous êtes géniaux, je vous adore ! Sans vous je ne serais jamais arrivée jusqu'ici. Sans vous la prépa n'aurait jamais pu être aussi folle et je n'oublierais pas tout ce que vous avez fait pour moi (à commencer par des pâtes à la crème fraîche, des bonbons pleins de sucre, ou du quatre quart au nutella pour se remonter le moral).

Et enfin, les meilleurs pour la fin, merci à vous ma famille, maman, papa, Flo, Cloclo, mamie, Dada, Dam et Elo, pour avoir toujours été là, pour m'avoir soutenue dans les moments de doute, pour m'avoir botté les fesses parfois aussi et surtout pour tous ces moments de rire et de complicité. A tous ces moments partagés et à tous ceux qu'il nous reste encore à partager !

"On peut trouver le bonheur même dans les moments les plus sombres... Il suffit de se souvenir d'allumer la lumière." A.P.W.B.D.

Table des matières

| | |
|--|-----------|
| Remerciements | 1 |
| Table des matières | 3 |
| Liste des abréviations | 6 |
| Liste des définitions..... | 8 |
| Liste des tableaux..... | 9 |
| Liste des figures..... | 10 |
| Introduction générale..... | 12 |
| Contexte scientifique..... | 13 |
| 1. Un nouveau contexte d'élevage pour les ruminants | 13 |
| 1.1. Caractéristiques du nouveau contexte : changement climatique et agroécologie..... | 13 |
| 1.2. Stratégies d'adaptations à ce nouveau contexte | 13 |
| 1.2.1. Réponses à l'échelle de l'animal | 13 |
| 1.2.2. Réponses à l'échelle du système d'élevage | 15 |
| 1.2.2.1. Adaptation des caractéristiques globales du système d'élevage..... | 16 |
| 1.2.2.2. Adaptation de la conduite des animaux..... | 17 |
| 1.3. Importance de l'alimentation basée sur les fourrages dans ce nouveau contexte | 17 |
| 1.4. La place des ovins dans ce nouveau contexte..... | 19 |
| 1.4.1. Utilisation de l'espèce ovine en recherche | 19 |
| 1.4.1.1. Un modèle biologique plus accessible | 19 |
| 1.4.1.2. Une espèce agronomique..... | 20 |
| 1.4.2. Le cycle productif des brebis..... | 20 |
| 1.4.3. La race Romane et le domaine expérimental de La Fage | 21 |
| 2. Les réserves énergétiques corporelles des ruminants | 25 |
| 2.1. Une composante de la robustesse | 25 |
| 2.2. Les réserves énergétiques corporelles : origine, mécanismes et stockage..... | 27 |
| 2.2.1. Lipides, glucides et protéines ingérés | 27 |
| 2.2.2. Les voies métaboliques du tissu adipeux..... | 29 |
| 2.2.3. Les voies métaboliques hépatiques | 29 |
| 2.2.4. Le stockage des réserves corporelles..... | 31 |
| 2.3. Les régulations des réserves corporelles..... | 32 |
| 2.4. Dynamique des réserves corporelles | 36 |
| 3. Méthodes utilisées pour quantifier les réserves corporelles..... | 38 |
| 3.1. Méthodes directes..... | 38 |

| | |
|--|------------|
| 3.2. Méthodes indirectes..... | 39 |
| 3.2.1. Mesures zootechniques | 39 |
| 3.2.2. L'imagerie | 42 |
| 3.2.3. Mesures physiologiques..... | 44 |
| 3.2.4. Autres méthodes indirectes | 46 |
| 4. Les facteurs de variation non génétiques des réserves corporelles | 46 |
| 4.1. Les effets environnementaux..... | 46 |
| 4.2. Les effets individuels | 48 |
| 5. Déterminisme génétique des réserves corporelles..... | 51 |
| 5.1. Méthodologie de la génétique quantitative | 51 |
| 5.1.1. Les bases moléculaires de la génétique | 51 |
| 5.1.2. Le modèle polygénique | 52 |
| 5.1.3. Les méthodes d'estimation des paramètres génétiques | 53 |
| 5.1.4. Les différents types de marqueurs génétiques..... | 54 |
| 5.1.5. Locus à effet quantitatif et déséquilibre de liaison..... | 55 |
| 5.1.6. Les QTL identifiés chez les ovins | 57 |
| 5.1.7. L'amélioration génétique | 57 |
| 5.2. Génétique des réserves corporelles..... | 58 |
| 5.2.1. Les variations inter-spécifiques et inter-races | 58 |
| 5.2.2. Les paramètres génétiques des réserves corporelles | 60 |
| 5.2.3. Génomique des réserves corporelles..... | 62 |
| 6. Modélisation des réserves corporelles..... | 67 |
| 6.1. Pourquoi modéliser ? | 67 |
| 6.2. Modélisations existantes des réserves corporelles intégrant des phénotypes utilisés en ferme | 68 |
| Objectifs de la thèse, hypothèses et démarche expérimentale..... | 70 |
| Chapitre 1 : Caractérisation de la dynamique des réserves corporelles des brebis | 73 |
| Partie A : Variabilité de la dynamique des réserves corporelles..... | 73 |
| Partie B : Modélisation de la dynamique des réserves corporelles | 89 |
| Chapitre 2 : Relation entre dynamique des réserves corporelles des brebis et leurs performances de production..... | 114 |
| Chapitre 3 : Etude du déterminisme génétique de la dynamique des réserves corporelles | 127 |
| Partie A : Paramètres génétiques..... | 127 |
| Partie B : Analyses d'association pangénomique..... | 146 |
| Discussion générale et perspectives | 172 |
| 1. Intérêts et limites des choix expérimentaux et méthodologiques..... | 172 |

| | |
|---|------------|
| 1.1. La brebis allaitante comme modèle expérimental..... | 172 |
| 1.2. Choix de la race et du système d'élevage | 173 |
| 1.2.1. Choix de la race | 173 |
| 1.2.2. Choix du système d'élevage | 174 |
| 1.3. Utilisation des notes d'état corporel et du poids vif pour caractériser la dynamique des réserves corporelles | 174 |
| 1.3.1. Avantages et limites de la note d'état corporel et du poids vif | 175 |
| 1.3.2. Utilisation d'autres phénotypes ? | 176 |
| 1.3.3. Fréquence et temporalité des phénotypes..... | 177 |
| 1.4. Modélisation mathématique de la dynamique des réserves corporelles | 178 |
| 1.5. Dynamique des réserves corporelles : une composante de la robustesse ? | 179 |
| 1.6. Approfondissement de la connaissance du déterminisme génétique..... | 180 |
| 1.6.1. Modèles génétiques | 180 |
| 1.6.2. Choix des génotypes et imputation..... | 181 |
| 1.6.3. Analyses d'association pangénomique | 182 |
| 2. Dynamique des réserves corporelles chez les brebis Romane élevées en plein air intégral | 182 |
| 2.1. Existe-t-il une variabilité interindividuelle dans les trajectoires de la dynamique des réserves corporelles ? | 182 |
| 2.2. Relations avec les autres caractères | 184 |
| 2.2.1. Performances de production : croissance des jeunes..... | 185 |
| 2.2.2. Reproduction..... | 186 |
| 2.2.3. Efficacité alimentaire..... | 187 |
| 2.2.4. Santé et bien-être..... | 187 |
| 2.3. Existe-t-il un déterminisme génétique de la dynamique des réserves corporelles ? | 188 |
| 3. Perspectives pour les filières ovines..... | 191 |
| Conclusion générale | 193 |
| Références | 195 |
| Publications scientifiques et communications | 214 |
| Résumé..... | 215 |
| Abstract | 215 |

Liste des abréviations

⁴⁰K : Potassium total corporel

A : Adénine

ADN : Acide Désoxyribonucléique

AGNE : Acide gras non estérifié

AGV : Acide gras volatile

BIA : Impédance bioélectrique

β-OHB : β-hydroxybutyrate

C : Cytosine

CAT : Tomographie assistée par ordinateur

CC : Changement climatique

CT : Tomographie calculée par ordinateur

D²O : Oxyde de deutérium

DA : Diamètre des adipocytes

DEXA : Absorptiométrie biphotonique à rayons X

DL : Déséquilibre de liaison

DRC : Dynamique des réserves corporelles

EA : Efficacité alimentaire

EGD : Epaisseur de gras dorsal

G : Guanine

GES : Gaz à effet de serre

HTB : hydroxytoluène butylé

IRM : Imagerie par résonance magnétique

NEC : Note d'état corporel

NGS : Séquençage de prochaine génération (en anglais *Next-Generation Sequencing*)

OS : Organisme de sélection

PCC : Poids carcasse chaude

PPB : Performances de production des brebis

PV : Poids vif

PVV : Poids vif vide

QTL : Locus à effet quantitatif

RC : Réserves corporelles

RFLP : Polymorphismes de longueur des fragments de restriction

SNP : Polymorphisme d'un seul nucléotide

T : Thymine

T₃ : Triiodothyronine

TOBEC : Conductivité corporelle

VLDL : Lipoprotéines de très faible densité

Liste des définitions

Agroécologie : ensemble de concepts pour l'agriculture et l'élevage qui s'articule autour de cinq grands principes : 1) intégrer de nouvelles pratiques d'élevage pour améliorer la santé animale, 2) diminuer les intrants nécessaires à la production, 3) réduire la pollution, 4) renforcer la diversité dans les systèmes de production animale et 5) préserver la diversité biologique des agroécosystèmes.

Bilan énergétique : différence entre l'énergie nette acquise par l'alimentation et les besoins énergétiques de maintenance et de production (cf. croissance, gestation, lactation...).

Réserves corporelles : dans cette thèse, nous considérons comme réserves corporelles les réserves énergétiques localisées notamment dans les tissus adipeux.

Dynamique des réserves corporelles : alternance des périodes d'utilisation et de dépôt des réserves énergétiques stockées sous forme lipidique dans les tissus adipeux d'un individu au cours d'un cycle productif.

Génotypage : méthode qui permet de déterminer les caractéristiques d'une variation génétique à une position spécifique du génome et sur tout ou partie de celui-ci. Le génotypage se réalise pour un individu ou un groupe d'individus appartenant à une même espèce.

Héritabilité : estimation de la part de variabilité d'un phénotype attribuable à la génétique des individus appartenant à une même population.

Théorème central limite : théorème qui définit que la somme de plusieurs variables aléatoires identiques et indépendantes tend vers une variable aléatoire gaussienne.

Liste des tableaux

| | |
|---|----|
| Tableau 1. Correspondance entre la note d'état corporel (NEC) et l'épaisseur de gras dorsal mesurée par ultrasons (EGD) | 42 |
| Tableau 2. Gènes candidats identifiés dans les régions QTL associées aux caractères de poids, de composition corporelle et de gras chez le saumon, le porc, la souris, l'ovin et le bovin..... | 64 |

Liste des figures

| | |
|--|----|
| Figure 1. Modalités des réponses possibles des animaux d'élevage en présence d'une perturbation | 13 |
| Figure 2. Représentation schématique des réponses d'une fonction productive chez les ruminants soumis à un challenge alimentaire avec des cycles successifs de bilan énergétique négatif et positif | 14 |
| Figure 3. Brebis de race Romane sur le domaine de La Fage..... | 21 |
| Figure 4. Répartition de la race Romane sur le territoire français en 2020..... | 21 |
| Figure 5. Photo aérienne des parcs du domaine de La Fage | 22 |
| Figure 6. Diagramme de Gantt présentant le calendrier d'utilisation des parcelles, en lien avec les saisons, les stades physiologiques et la gestion de l'alimentation, de la supplémentation et des parcs de pâturage | 23 |
| Figure 7. Conditions climatiques entre 2002 et 2012 sur l'unité expérimentale de La Fage, extraites de la station météorologique locale Saint-Jean et Saint-Paul, présentant les moyennes de température par mois et la pluviométrie durant la même période | 23 |
| Figure 8. Les différentes fonctions biologiques déterminant la robustesse d'un animal..... | 25 |
| Figure 9. Absorption des glucides chez les bovins | 27 |
| Figure 10. Représentation schématique des principales voies métaboliques du tissu adipeux..... | 27 |
| Figure 11. La néoglucogénèse chez les ruminants, réalisée dans le foie..... | 28 |
| Figure 12. Oxydation complète ou incomplète des acides gras non estérifiés dans le foie | 30 |
| Figure 13. Evolution du dépôt des tissus adipeux en fonction de l'âge chez les bovins..... | 31 |
| Figure 14. Adaptations métaboliques des ruminants à la sous-nutrition..... | 32 |
| Figure 15. Schéma présentant les voies métaboliques mises en place chez les ruminants lors de périodes avec une bonne alimentation et lors de périodes en sous-alimentation | 33 |
| Figure 16. Facteurs permettant la régulation de la production de leptine par le tissu adipeux chez les ruminants | 35 |
| Figure 17. Evolution des besoins et des apports énergétiques de la vache laitière sur un cycle de production..... | 36 |
| Figure 18. Schéma d'une plateforme d'autopesée pour les petits ruminants (WoW pour <i>Walk-Over-Weighing</i>) | 38 |
| Figure 19. Représentation schématique de la quantité de gras de couverture et de l'épaisseur du muscle long dorsal chez les ovins vue par coupe transversale au niveau des lombaires..... | 40 |
| Figure 20. Concentration en métabolites et hormones plasmatiques chez des brebis de race Romane multipares au cours d'un cycle de production..... | 44 |
| Figure 21. Note d'état corporel (BCS) chez des vaches nourries avec un régime à haute densité énergétique (H) ou basse densité énergétique (L) durant les 14 dernières semaines de gestation | 47 |

| | |
|--|----|
| Figure 22. Demande énergétique à 250 jours de gestation (blanc) et 4 jours après le vêlage (noir) chez la vache laitière Holstein | 49 |
| Figure 23. Effet de la taille de portée sur les concentrations plasmatiques de β -hydroxybutyrate (à gauche, mmol/L) et d'acides gras non estérifiés (à droite, mmol/L) au cours de la gestation de brebis de même âge en moyenne | 50 |
| Figure 24. Schéma de l'information génétique contenue dans la cellule eucaryote..... | 51 |
| Figure 25. Répartition des gènes majeurs, QTL et polygènes en fonction de la part de la variance expliquée par chacun d'eux et le nombre de gènes qui les compose | 55 |
| Figure 26. Principe général de la détection de QTL avec deux allèles Q1 et Q2 en ségrégation avec un marqueur à deux allèles, M1 et M2 | 55 |
| Figure 27. Poids moyen de trois races différentes au cours des trois premières lactations | 58 |
| Figure 28. Modèle GRUM représentant la dynamique de masse corporelle durant la vie de femelles productives..... | 67 |
| Figure 29. Modèle GARUNS : Illustration des différents compartiments référant aux priorités de la vache laitière | 68 |

Introduction générale

Les nouveaux défis de l'élevage sont de produire plus, mieux et à moindre coût dans le but d'assurer la sécurité alimentaire mondiale et ce, en faisant face aux effets du changement climatique (**CC**) et en préservant l'environnement. Les productions animales doivent donc s'améliorer et être innovantes pour limiter leur utilisation des intrants et la compétition avec les surfaces agricoles destinées à l'alimentation humaine. Un des leviers possibles est l'amélioration de l'efficacité et de la robustesse des animaux. Les ruminants herbivores sont particulièrement sollicités pour renforcer l'utilisation des surfaces pastorales, ce qui les expose à des environnements de production plus contraignants et plus variables marqués, par exemple, par des variations naturelles des ressources alimentaires, qu'elles soient qualitatives ou quantitatives. L'adaptation des animaux à la saisonnalité fourragère et à ces nouvelles contraintes d'élevage implique la valorisation de la capacité biologique à mobiliser et reconstituer leurs réserves énergétiques stockés notamment sous forme de lipides. Ce mécanisme a d'ailleurs été listé parmi les aptitudes essentielles à considérer chez les ruminants pour le développement d'une génétique animale adaptée aux enjeux de l'agroécologie (Phocas et al., 2016).

Avec près de 7,2 millions d'ovins en 2018 dont 3,8 millions de brebis allaitantes réparties sur tout le territoire français (dont 43 % dans les régions Nouvelle-Aquitaine et Occitanie ; Idele, 2019), principalement dans des zones difficilement valorisables par d'autres productions, l'espèce ovine doit être capable de s'adapter aux différentes contraintes de son territoire. L'étude de la dynamique des réserves corporelles (**DRC**) chez les ovins allaitants apparaît donc comme essentielle pour proposer de nouveaux phénotypes permettant l'amélioration génétique de la robustesse. De plus, la variabilité génétique des mécanismes de mobilisation et reconstitution des réserves corporelles (**RC**) n'a que peu été étudiée.

Mon travail de thèse avait pour vocation d'améliorer et d'approfondir les connaissances sur la DRC. Dans cette optique, l'objectif principal de ma thèse était de caractériser les trajectoires de la DRC et d'analyser le déterminisme génétique de ce processus chez les ovins allaitants élevés dans des conditions extensives, modèle que nous avons choisi pour la réalisation de ces travaux.

Après une brève présentation du contexte actuel pour l'élevage des ruminants, la synthèse bibliographique présente les connaissances acquises sur les méthodes de mesures, la modélisation, la physiologie et la génétique des RC. Après la présentation des enjeux et des objectifs de ma thèse, les résultats obtenus sont présentés sous forme d'articles publiés, ou rédigés pour soumission. Dans un premier temps, mes analyses se sont basées sur l'étude des variations de la note d'état corporel (**NEC**) et du poids vif (**PV**) au cours d'un cycle de production chez la brebis, d'un point de vue physiologique. La recherche de nouveaux phénotypes pour caractériser ces variations a menée à

développer de nouveaux modèles afin d'estimer des paramètres synthétiques décrivant les capacités individuelles de mobilisation ou de reconstitution des RC. Dans une deuxième approche, les variations de NEC et de PV ont ensuite été mises en relation avec la production des brebis pour compléter cette approche. Enfin, dans une dernière partie, la variabilité génétique de ces caractères a été étudiée et des zones du génome (ou QTL) associées à la DRC ont été recherchées pour identifier des polymorphismes SNP associés aux phénotypes de la DRC. Le manuscrit s'achève par une discussion générale reprenant l'ensemble de ces résultats obtenus durant ces trois années.

Contexte scientifique

1. Un nouveau contexte d'élevage pour les ruminants

1.1. Caractéristiques du nouveau contexte : changement climatique et agroécologie

L'élevage d'aujourd'hui doit répondre à deux grands challenges : le CC et l'application des principes de l'agroécologie. Le CC, tels que la hausse des températures, la modification des régimes de précipitation, l'augmentation de la fréquence d'apparition d'évènements climatiques extrêmes ou l'apparition de nouvelles maladies, induit ainsi de nouveaux et nombreux challenges environnementaux, économiques ou sociétaux, dans toutes les régions du monde (Schwerin, 2012). Par ailleurs, la recherche d'un élevage plus durable et respectueux de l'environnement, de la santé et du bien-être des animaux a conduit au développement de l'agroécologie, voie alternative pour concevoir des stratégies et des systèmes plus raisonnables, adaptés au nouveau contexte. Cette approche s'articule autour de cinq principes qui sont 1) intégrer de nouvelles pratiques pour améliorer la santé animale, 2) diminuer les intrants nécessaires à la production, 3) réduire la pollution, 4) renforcer la diversité dans les systèmes de production animale et 5) préserver la diversité biologique des agroécosystèmes (Dumont et al., 2013).

1.2. Stratégies d'adaptations à ce nouveau contexte

Ces différents challenges présentent un fort impact sur la préservation de la biodiversité, avec la disparition de nombreuses espèces mais aussi la mise en place de mécanismes émergents (à l'échelle de l'animal ou du troupeau) pour faire face et atténuer les effets, voire s'adapter au CC (Bellard et al., 2012).

1.2.1. Réponses à l'échelle de l'animal

Les animaux peuvent ainsi, soit changer d'habitat pour en trouver un plus adapté, soit rester sur leur territoire et s'ajuster par des changements phénotypiques mais sans impacter la génétique (Gienapp et al., 2008). Dans ce cas, différentes modalités de réponses du système (dans ce cas, les individus)

ont été reconnues pour faire face aux perturbations du milieu : l'animal peut résister et donc maintenir un comportement constant toute la durée de la perturbation (animal « rigide »), il peut temporairement modifier son comportement le temps de la perturbation avant de revenir à son état initial (animal « élastique ») ou créer un nouvel état final (animal « flexible ») et il peut aussi apprendre à s'adapter (animal « plastique » ; Sauvant et Martin, 2010). Ces animaux « plastiques » sont donc à la fois capable d'élasticité et de flexibilité en fonction du challenge (Figure 1 ; Blanc et al., 2010; Gienapp et al., 2008). Enfin, un troisième mécanisme peut entrer en jeu, c'est le processus d'évolution, impliquant la génétique, qui permet l'adaptation de l'animal sur le moyen voire long terme. L'importance relative de ces trois mécanismes pour faire face aux effets du CC dépend de l'échelle de temps (durée de la perturbation), de l'intensité de la perturbation, de l'organisme considéré ainsi que du niveau de changement de l'environnement.

De plus, la pérennité des systèmes est conditionnée par la capacité de l'animal à pouvoir produire et se reproduire, ce qui renvoie à la stratégie de sélectionner des animaux plus robustes pour constituer des troupeaux plus adaptés aux aléas climatiques et ainsi contribuer à la résilience des systèmes (Figure 2 ; Bocquier et González-García, 2010). Ainsi, un animal ne peut pas toujours revenir à son état initial de production à cause d'un « rebond » trop faible. La réponse de cet animal à un challenge est alors considérée comme plastique. Au contraire, certains animaux peuvent avoir une réponse élastique avec une compensation totale de la perte de production, voire même dans certains cas une surcompensation (cf. cas de la croissance compensatrice). Pour ce faire, un processus complexe est mis en place par l'animal en combinant des adaptations physiologiques, métaboliques et comportementales à différentes échelles de temps.

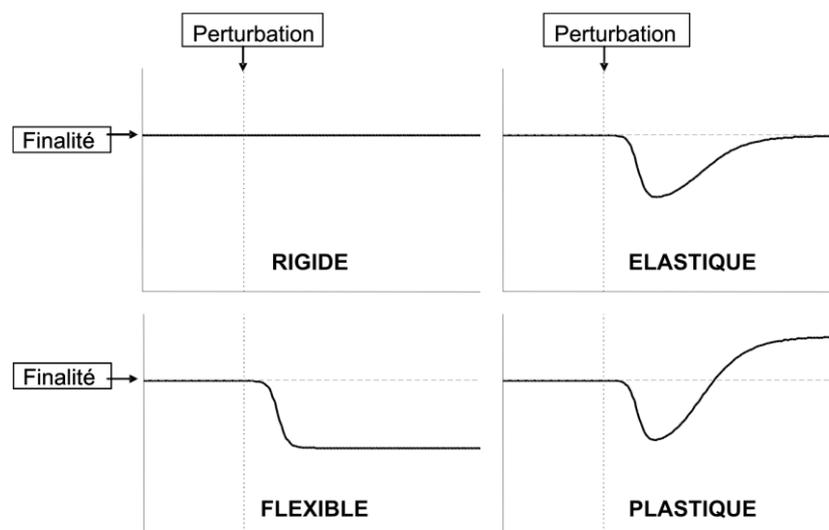


Figure 1. Modalités des réponses possibles des animaux d'élevage en présence d'une perturbation (Savant et Martin, 2010).

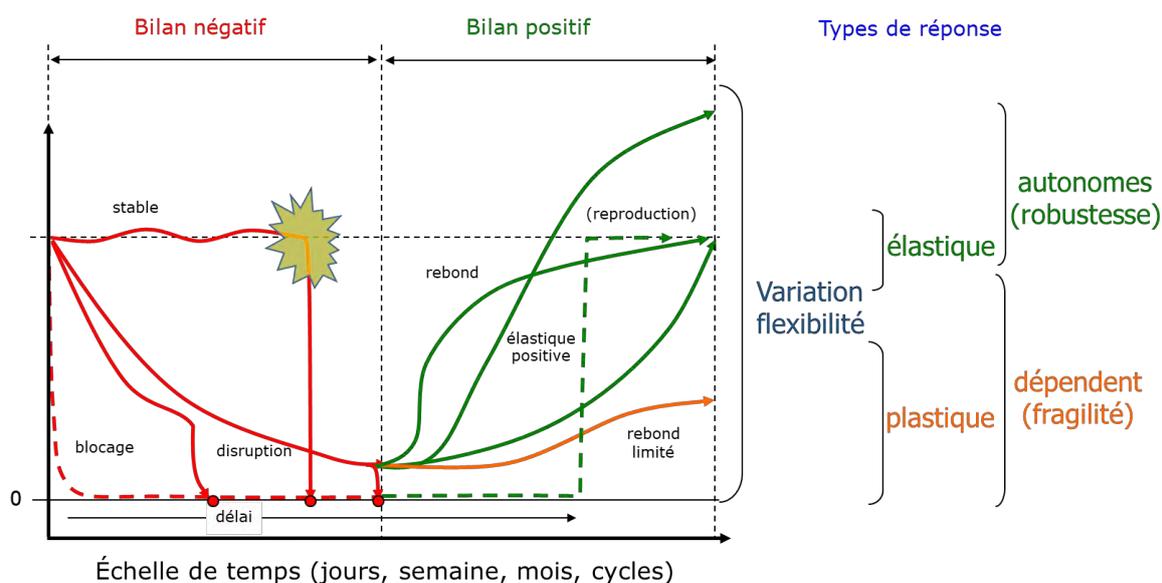


Figure 2. Représentation schématique des réponses d'une fonction productive chez les ruminants soumis à un challenge alimentaire avec des cycles successifs de bilan énergétique négatif et positif (adapté de Bocquier et González-García, 2010).

Les différents challenges dus au CC risquent donc d'avoir un impact important sur l'élevage, que ce soit au niveau de la santé animale, des ressources disponibles (perte de l'accès à l'eau ou aux pâtures), de l'alimentation (changements dans l'équilibre de l'offre et la demande sur le marché), voire même du lieu d'hébergement des animaux. Ainsi, de nouvelles stratégies doivent être mises en place pour limiter ces impacts (Hoffmann, 2013). En plus de subir le CC, les productions animales contribuent elles-mêmes à ce CC de par l'émission de gaz à effet de serre (**GES**) tels que le méthane (émis principalement lors de la digestion et de la rumination des ruminants), le dioxyde de carbone (émis tout au long du processus de production et de l'utilisation de la terre agricole, particulièrement lors de changements dans l'utilisation des prairies ou des forêts en terres arables par exemple) et l'oxyde de diazote (émis principalement lors de la production intensive des aliments pour les animaux) (Ajmone-Marsan, 2010 ; Schwerin, 2012).

1.2.2. Réponses à l'échelle du système d'élevage

Depuis plus de 10 000 ans, les éleveurs ont géré leurs troupeaux dans des environnements différents, menant à des races adaptées aux conditions locales. Cependant, depuis plusieurs dizaines d'années, la pression de sélection a augmenté, menant cette fois à une hausse de la production grâce à la sélection génétique, et ce, au détriment de la diversité génétique (Ajmone-Marsan, 2010). Ainsi, les races les moins productives, plus locales, sont souvent laissées de côté en faveur des plus productives, souvent dépendantes d'un système intensif. La conservation de cette diversité génétique est maintenant reconnue comme vitale pour une utilisation durable des ressources

naturelles (cf. un des principes de l'agroécologie). Les systèmes d'élevage sont donc divisés en deux grandes catégories : les petits exploitants qui sont souvent en pastoralisme dans les pays en développement, ou en production mixte, utilisant pas ou peu d'intrants et qui supportent la vie rurale par des services variés tels que l'entretien de l'environnement ou les liens sociaux ; et les gros exploitants dans des systèmes plutôt commerciaux et intensifs (Hoffmann, 2010).

1.2.2.1. Adaptation des caractéristiques globales du système d'élevage

Les systèmes d'élevage d'aujourd'hui doivent être capable de s'adapter aux challenges imposés par le CC pour faire face aux enjeux de développement durable et répondre aux besoins sociétaux en matière de sécurité alimentaire, bien-être animal et de respect de la santé humaine et de l'environnement, tout en restant durables et efficaces (Dedieu et al., 2008). Il s'agit donc, à la fois de produire « bien », d'entretenir les milieux et d'assurer la sécurité économique de l'éleveur.

Ainsi, certains éleveurs ont choisi de se tourner vers l'élevage plein air, où l'herbe constitue la principale source alimentaire, avec des races plus robustes pour faire face au CC. Ces élevages sont constitués des systèmes herbagers, utilisant des prairies, et des systèmes pastoraux, utilisant un parcours (cf. « vastes superficies où l'on conduit le bétail assez librement, couvertes par de la végétation naturelle ou peu artificialisées et sur lesquelles ne sont pas faits d'investissements, ou seulement des investissements limités » ; Carrière et Toutain, 1995). Ces élevages sont donc caractérisés par des espaces vastes et une production animale modérée et sont souvent très sensibles au parasitisme, à la prédation et aux aléas climatiques (sécheresse, inondations...) qui peuvent impacter la survie des animaux, leurs ressources alimentaires et donc l'économie de l'exploitation (Boyer, 2008).

Il n'y a pas de consensus, dans le monde de la recherche, sur quelle espèce est la plus intéressante à élever en fonction du CC, ce qui est attendu puisque les effets du CC sont complexes, variés et différents d'une latitude ou condition à une autre, ce qui implique que les solutions doivent être prises aux échelles locales, voire même au niveau de l'exploitation. Certains auteurs recommandent de passer de l'élevage bovins allaitants à un système intensif d'élevage de volailles, plus efficace dans l'utilisation des ressources disponibles (Pelletier et Tyedmers, 2010). Cependant, d'autres auteurs proposent de ne pas seulement prendre cette efficacité en compte, mais d'y ajouter la capacité de l'espèce à consommer des sous-produits non utilisables par l'homme et des fourrages. Avec cette nouvelle capacité prise en compte, les systèmes ruminants pâturant ou mixte deviennent très intéressants (Seo et Mendelsohn, 2008; Hoffmann, 2013). Toutefois, les objectifs des élevages agroécologiques sont nombreux et variés, et ce qui fonctionne dans une exploitation peut ne pas fonctionner dans une autre et inversement.

1.2.2.2. Adaptation de la conduite des animaux

Pour s'adapter, les éleveurs peuvent soit modifier ou ajuster leurs pratiques de conduite et l'environnement dans lequel leurs animaux produisent, soit sélectionner des animaux plus adaptés aux changements de l'environnement (cf. plus plastiques). Hoffmann (2010) indique ainsi que beaucoup d'exploitations devraient d'abord se tourner vers des changements de pratiques, pouvant impliquer des innovations comme la diversification du milieu ou l'utilisation de nouvelles technologies disponibles, avant de choisir l'adaptation des animaux par la génétique, qui est un mécanisme plus long. Il semble ainsi que les nouvelles technologies offrent une grande marge de manœuvre pour travailler dans le sens de l'adaptation au CC. Cependant, de nombreux autres facteurs sont à prendre en compte, tels que les prix de l'eau et des aliments pour des animaux à hauts potentiels et le prix des énergies nécessaires à l'élevage qui risquent aussi d'augmenter. L'élevage se tourne ainsi de plus en plus vers l'agroécologie, où l'adéquation entre l'animal et les contraintes du milieu sont renforcées. Ainsi, cela requiert à la fois de travailler en se focalisant sur les volets des pratiques d'élevage et sur les ressources génétiques avec des races plus adaptées (Hoffmann, 2013).

Pour pallier aux différents aléas, les éleveurs peuvent aussi essayer de diversifier leurs ressources fourragères, réaliser des stocks (sous forme d'ensilage par exemple) ou sélectionner des animaux plus robustes (rustiques) pour répondre aux limites de ces systèmes et faire face aux variations de l'environnement. De la substitution d'espèce a déjà été observée dans le Sahel, due aux CC impliquant un changement de végétation, avec un remplacement des bovins par les camélidés et des ovins par les caprins après la sécheresse des années 1980 (Hoffmann, 2010). De plus, il semblerait qu'avoir plusieurs races différentes voire plusieurs espèces différentes sur l'exploitation pourrait avoir un effet tampon sur les impacts du CC (Hoffmann, 2010).

1.3. Importance de l'alimentation basée sur les fourrages dans ce nouveau contexte

En élevage, il existe de grandes différences au niveau de l'alimentation, en fonction de ce qui est considéré : espèce animale : animaux polygastriques (ruminants) ou monogastriques ; systèmes d'élevage : intensif hors-sol, pâturage intensif ou pâturage extensif. Même au sein des races il peut exister des différences dans la sélection du régime alimentaire, en fonction des profils métaboliques (Hoffmann, 2010). Ainsi, les races des bovins européens (*Bos taurus*) sont par exemple moins aptes à rentabiliser les fourrages de plus faible qualité que les zébus (*Bos indicus*) mais par contre, elles ont un meilleur indice de consommation avec des fourrages plus riches. De plus, la capacité de bien digérer les sous-produits de l'agriculture pourraient devenir un des points clés des systèmes ruminants pour les années à venir, à cause de la plus en plus faible disponibilité des terres arables qui

ne permettront pas de subvenir aux besoins à la fois de l'alimentation humaine et animale (Hoffmann, 2013). Cependant, l'éventuelle compétition qu'il pourrait y avoir avec la seconde génération d'agrocarburants dans l'utilisation de la lignocellulose doit aussi être prise en compte (Bocquier et González-García, 2010).

L'un des principaux objectifs des élevages suivant les principes de l'agroécologie est d'être auto-suffisant au niveau des fourrages, voire même d'être totalement auto-suffisant vis-à-vis du système d'alimentation en générale. Cette capacité des ruminants en élevage plein air à consommer presque exclusivement des fourrages est considérée comme optimale d'un point de vue économique (pas d'achat de concentrés), environnemental (entretien des espaces, séquestration du carbone dans le sol des pâtures, augmentation de la biodiversité) et sociétal (pas de consommation d'aliments destinés à l'alimentation humaine). Cependant, Hoffmann (2013) indique que le CC va aussi impacter la disponibilité en ressource alimentaire pour les systèmes en pâturage extensif, tandis que les producteurs intensifs auront plus de facilité à s'adapter aux variations des disponibilités en s'appuyant sur le marché alimentaire. Ainsi, le système de pâturage rend l'élevage plus vulnérable et plus sujet à des variations de qualités et de quantités des aliments disponibles. Les fourrages pourront donc varier en composition et valeur nutritionnelle, ce qui pourrait avoir un impact important sur l'acceptabilité, la capacité de digestion, le fonctionnement du rumen ainsi que sur le bilan nutritionnel de l'animal.

Pour pouvoir couvrir leurs besoins alimentaires au pâturage, les animaux devront alors améliorer l'exploration de leur milieu, qui peut être très contraignant en montagne, et trouver la ressource en eau ainsi que consommer les couverts qui seront présents et pas toujours appétant (Hoffmann, 2010). Cela implique un apprentissage des types de fourrages disponibles et une mémorisation des emplacements au cours du temps (Dumont et al., 2001). En effet, il est important de maximiser cette ingestion d'herbe au pâturage à certaines périodes clés de la vie de l'animal, par exemple pour éviter la sous-nutrition au moment de la puberté, au risque de la décaler dans le temps. Ainsi, Blanc et al. (2007) ont montré que pour 40 % des agnelles qui subissent une forte restriction alimentaire entre trois et neuf mois, un retard dans le démarrage du cycle est observé à neuf mois. Par contre, si ces agnelles retrouvent la possibilité de se nourrir *ad-libitum*, elles atteignent leur puberté en moins de trois semaines. D'autres exemples montrent cette capacité des animaux à rattraper, en terme d'état corporel, une période de restriction alimentaire. La croissance compensatrice intervient après une période de perturbation induisant une inhibition de la croissance (due à une restriction alimentaire ou à un problème spécifique tel que la taille excessive de la portée ou la santé de l'animal). Cette croissance est dite compensatrice car en un court laps de temps elle va compenser la période d'inhibition où l'animal n'a pas pu grandir, grâce à l'augmentation de l'ingestion et un métabolisme

plus efficace (Hector et al., 2012 ; Hoch et al., 2003). Cette croissance compensatrice est souvent utilisée en élevage pour réduire le coût de l'alimentation hivernale en rattrapant la croissance des animaux lors du pâturage de printemps.

Lorsque les animaux sont au pâturage, leur comportement alimentaire est modulable en fonction de la disponibilité en aliments. Ainsi pour compenser la diminution de la densité des couverts et donc de l'aliment disponible, les animaux augmentent leur temps de pâturage et leur fréquence de préhension tandis que la masse de leurs bouchées diminue (Blanc et al., 2010). Sur parcours, Agreil et al. (2005) a montré que les ruminants ont aussi développé plusieurs techniques pour répondre aux variations des disponibilités d'aliments, que ce soit en modifiant leur comportement alimentaire et d'ingestion ou en élargissant leur zone de recherche d'aliments. De plus, le pâturage des animaux permet de limiter l'envahissement des buissons dans des zones parfois reculées, envahissement que le CC devrait favoriser (Hoffmann, 2010). Ainsi, il a été montré que dans des conditions climatiques spécifiques certaines races d'ovins (cf. Mérinos, Scottish Blackface, Dorper) étaient plus adaptées que d'autres pour pâturer et qu'elles peuvent être capables d'adapter leur comportement alimentaire en fonction des environnements dans lesquels elles se trouvent (cf. interaction génotype x milieu).

Sur parcours, la période de reproduction est raisonnée en fonction de cette disponibilité en herbe ou en fourrage. La période de mise-bas a donc généralement lieu au printemps, lorsque la végétation atteint son maximum de production (Molenat et al., 2005).

1.4. La place des ovins dans ce nouveau contexte

1.4.1. Utilisation de l'espèce ovine en recherche

1.4.1.1. Un modèle biologique plus accessible

Historiquement, l'espèce ovine a été utilisée dans la recherche comme modèle biologique pour les ruminants, grâce à son cycle de reproduction plus court que chez les bovins et une prolificité plus importante. Il existe de nombreux avantages à l'utilisation des ovins dans la recherche, tels que sa facilité d'entretien et de manipulation, son coût et sa disponibilité. Son utilisation permet ainsi une réduction des coûts d'expérimentation qui dure souvent moins longtemps, particulièrement lorsque l'étude dure tout un cycle de production (González-García et al., 2014), une obtention de résultats plus rapide que si l'espèce bovine était utilisée par exemple et une amélioration des conditions d'expérimentation, à la fois pour l'animal et pour l'opérateur grâce à des protocoles réalisables plus facilement avec des individus de petite taille. L'utilisation du mouton dans les protocoles peut ainsi permettre plus de confort aux opérateurs dues à la manipulation des animaux (plus légers que les

bovins) et ils nécessitent moins de place en bâtiment que les bovins, ce qui n'est pas négligeable d'un point de vue économique et entretien des bâtiments.

Dans une grande majorité de cas, les résultats génériques issus de ces types de protocoles, développés avec les ovins comme animal modèle, seront facilement transposables au reste des ruminants y compris les bovins.

1.4.1.2. Une espèce agronomique

La filière ovine est une production mineure en terme d'effectifs animaux (95 000 exploitations pour un total d'environ 7 millions de têtes ; IDELE, 2019) lorsqu'elle est comparée aux filières porcines (environ 15 millions de têtes ; Web-agri, 2014) ou avicoles (16 millions de têtes ; La Volaille Française, 2019). Ces élevages ovins se retrouvent principalement dans des régions montagneuses telles que la Nouvelle-Aquitaine, l'Occitanie, l'Auvergne-Rhône-Alpes ou encore la Provence-Alpes-Côte d'Azur (IDELE, 2019). Ces régions reposent essentiellement sur l'élevage de ruminants au niveau agronomique et la filière est demandeuse en terme de production d'innovations utilisables pour ces élevages. Ainsi, la filière ovine a de nombreuses attentes sur la capacité d'adaptation des animaux pour améliorer leurs performances dans des environnements contrastés et difficiles. Plus particulièrement, la variation de la condition corporelle des ovins est considérée comme un des points critiques par les éleveurs de certaines races. Par exemple, les éleveurs de brebis Basco-Béarnaise ou Manech se plaignent d'un mauvais état corporel de leur brebis au retour d'estive associée à des difficultés de reproduction. Plus généralement, une enquête interne (INRAE) auprès d'éleveurs de petits ruminants indique que les caractères liés à la robustesse/rusticité des animaux figurent parmi les principaux caractères d'intérêt.

De plus, les ovins, qui sont sans doute parmi les espèces les plus impactées par le CC de par leur présence dans des milieux contraignants, seront vraisemblablement encore plus sollicités pour entretenir et utiliser ces espaces contraignants. Il est donc important de développer des travaux sur les capacités adaptatives des ruminants, dans le but de faire face aux CC.

1.4.2. *Le cycle productif des brebis*

L'élevage des ovins, et donc la rentabilité de l'exploitation, repose sur la production du troupeau, c'est-à-dire la production de lait par les brebis dans les élevages laitiers et la production d'agneaux dans les élevages allaitants. Ainsi des études avec des brebis en production peut impliquer leur suivi à court, moyen ou long-terme (cf. fonction biologique à un instant donné ou jusqu'à la carrière entière de l'individu et de sa descendance). C'est le cas de l'étude des capacités adaptatives des animaux pour lesquels des fonctions à différents niveaux d'échelle temporels sont déployées.

Le cycle de la brebis commence à partir de la lutte, moment où la reproduction a lieu. Le premier cycle peut commencer à partir du moment où la brebis atteint sa puberté (entre 5 et 12 mois selon les races), c'est ensuite en fonction du choix de l'éleveur, de la période d'œstrus de la brebis et suivant la conduite d'élevage que la femelle est mise à la reproduction. Lorsque la brebis est mise en lutte la première fois, elle est appelée brebis primipare. Lors des cycles suivants, pendant l'âge adulte, la brebis est appelée brebis multipare. La gestation dure environ cinq mois (généralement entre 140 et 150 jours ; Ricordeau et al., 1977 ; Gaillard, 1979 ; Boly et al., 1993) et la mise-bas a généralement lieu soit au printemps, soit à la fin de l'automne ou au début de l'hiver. La période d'allaitement de l'agneau va durer jusqu'à son sevrage. Chez les brebis laitières, ce sevrage peut avoir lieu entre la troisième et la quatrième semaine de vie de l'agneau et peut durer jusqu'à plus de 70 jours dans certains élevages allaitants (González-García et al., 2014). Après le sevrage, la brebis allaitante est tarie et elle entre dans la période post-sevrage (tarissement) qui peut varier en durée en fonction de la conduite d'élevage. A la fin du tarissement, un nouveau cycle de production commence. Dans les élevages ovins, la vie productive d'une brebis oscille généralement entre 4 et 5 ans maximum, en fonction du niveau d'intensification, de la race, de la finalité productive et du taux de renouvellement appliqué par l'éleveur (Schoenian, 2016).

1.4.3. La race Romane et le domaine expérimental de La Fage

La race Romane, originellement appelée INRA401 (Ricordeau et al., 1992), est une race créée à partir de deux races différentes, la Romanov, connue pour être maternelle et très prolifique (2,4 agneaux nés et 2,1 agneaux sevrés ; Fahmy, 1996) et la Berrichon-du-Cher, race allaitante française présentant de très bonnes qualités bouchères mais peu prolifique (Francois, 1995). Cette race a été créée dans les années 1960 à INRAE, lorsqu'il a été décidé d'augmenter la prolificité des races françaises ovines. Plutôt que de sélectionner en race pure pour améliorer ce caractère, c'est le croisement qui a été choisi comme méthode d'amélioration (Ricordeau et al., 1978). Ainsi, les brebis Romane allient les qualités maternelles des Romanov aux qualités bouchères des Berrichon-du-Cher, avec un poids âge type 30 jours des mâles nés doubles à 11,2 kg en moyenne. Bouix (1992) a ainsi montré que les brebis établissent, très rapidement après l'agnelage, un fort lien mère-jeune. La brebis adulte est ainsi caractérisée par une hauteur au garrot de 80 cm et un poids compris entre 70 et 90 kg tandis que les béliers sont caractérisés par une hauteur au garrot de 90 cm et un poids compris entre 90 et 120 kg (Figure 3).



Figure 3. Brebis de race Romane sur le domaine de La Fage.

La race Romane est une race présente sur tout le territoire français (Figure 4), qui s’adapte très bien à de nombreux type de systèmes d’élevage, qu’ils soient en bergerie, sur parcours ou en garrigues et dont le rythme de reproduction peut être d’une mise-bas par an ou trois tous les deux ans dans des systèmes plus intensifs (Ricordeau et al., 1978). De plus, la race Romane se dessaisonne naturellement, sans avoir à utiliser d’hormones, ce qui est un atout pour nombre d’éleveurs. Cette race se classe au sixième rang des races françaises en terme d’effectif avec près de 200 000 brebis au total pour environ 600 éleveurs à la date actuelle (année 2020). Les brebis Romane sont donc intéressantes pour étudier les capacités adaptatives car leur production, leur santé et leur comportement peuvent être analysés dans différents environnements ainsi que les différentes adaptations qu’elles mettent en place pour maintenir leur production dans chacun de ces environnements contrastés.



Figure 4. Répartition de la race Romane sur le territoire français en 2020. Rouge : Sélectionneurs ; Bleu : Multiplicateurs ; Gris : Utilisateurs en contrôle de performance (Source : <https://www.brebis-romane.com/la-romane/>)

Sur le parcours de la Fage, dans les Causses du Larzac, les brebis Romane sont capables de valoriser l'espace et le couvert végétal (25 % d'arbuste et 75 % d'herbe) pour répondre à leurs besoins alimentaires, tout en maintenant un niveau de production qui permet de dégager du revenu pour l'éleveur, avec une prolificité moyenne de 2,5 agneaux nés par brebis (Molenat et al., 2005). La ferme expérimentale de La Fage, unité expérimentale rattachée au Département de Génétique Animale d'INRAE, comprend généralement 330 brebis dont 250 femelles reproductives et 80 femelles de renouvellement (González-García et al., 2014). Le troupeau est élevé en extérieur toute l'année sur environ 280 ha de parcours, divisés en parcs de 5 à 25 ha (Figure 5). Environ 18 ha du parcours sont fertilisés pour obtenir de l'herbe en avril dans le but de subvenir aux besoins des brebis dès le début de l'allaitement (Figure 6). La rotation sur les différents parcs disponibles (fertilisés et natifs) permet d'assurer environ deux à trois mois de bonne qualité fourragère, jusqu'au sevrage des agneaux, autour de 80 jours d'âge. Ces agneaux sont ensuite vendus entre 100 et 120 jours, après engraissement sur le parcours. Sa bonne prolificité ainsi que son fort taux de survie indique que la race Romane s'est très bien adaptée dans l'environnement pourtant difficile et très contrasté que sont les Causses du Larzac.

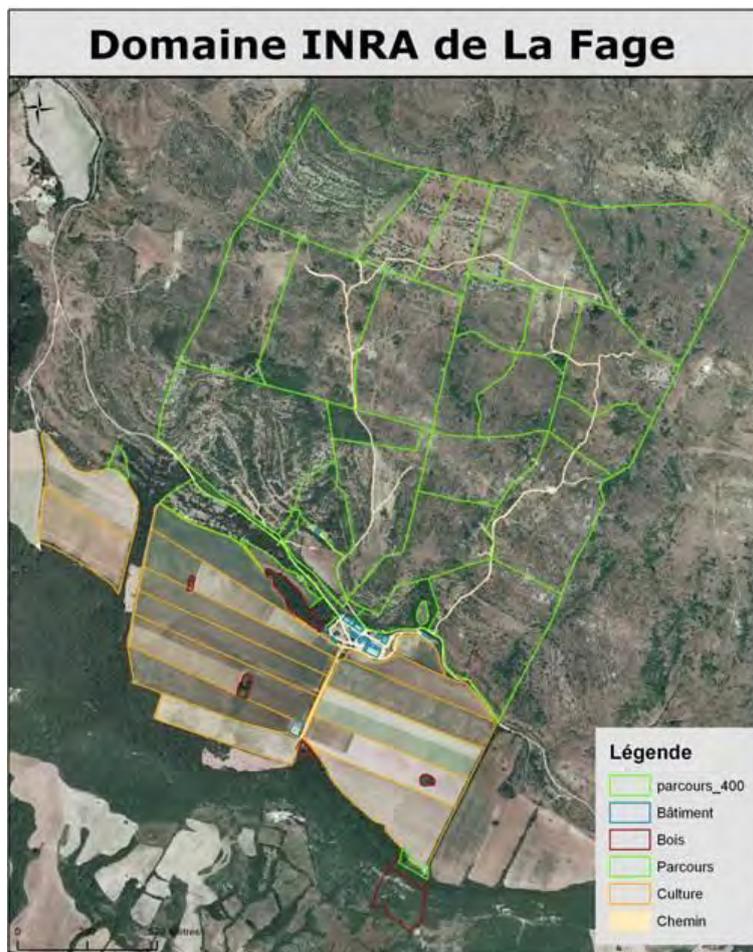


Figure 5. Photo aérienne des parcs du domaine de La Fage. Les ovins allaitants sont élevés sur les parcs délimités en vert.

La lutte a lieu entre fin octobre et mi-novembre avec des agnelles qui ont soit 7 mois, soit 18 mois d'âge, en fonction des protocoles expérimentaux en cours. La lutte combine insémination artificielle et lutte naturelle (« lutte en main »), et les rattrapages sont réalisés en lutte naturelle. Durant l'hiver, les brebis sont supplémentées avec du fourrage (foin et/ou ensilage d'herbe) et à la fin de la gestation, les brebis sont complémentées avec de l'orge (Figure 6).



Figure 6. Diagramme de Gantt présentant le calendrier d'utilisation des parcelles, en lien avec les saisons, les stades physiologiques et la gestion de l'alimentation, de la supplémentation et des parcs de pâturage (adapté de González-García et al., 2014).

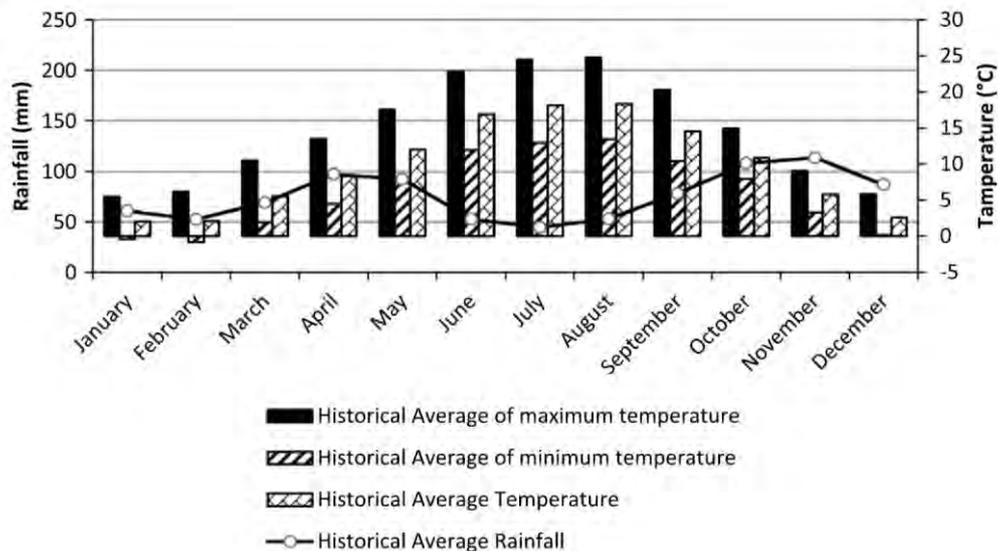


Figure 7. Conditions climatiques entre 2002 et 2012 sur l'unité expérimentale de La Fage, extraites de la station météorologique locale Saint-Jean et Saint-Paul, présentant les moyennes de température par mois et la pluviométrie durant la même période (González-García et Hazard, 2016).

La moyenne de précipitation annuelle est de 908 mm avec des pics au printemps (de 90 à 100 mm) et en automne (de 110 à 120 mm) et la moyenne des températures est de 9,8 °C avec une moyenne maximale de 14,6 °C et minimale de 6,1 °C (Figure 7 ; González-García et Hazard, 2016).

De plus amples détails sur le système de la Fage sont donnés par Molenat et al. (2005), González-García et al. (2014) et González-García et Hazard (2016).

Ainsi, La Fage représente un environnement plutôt contrasté où les brebis vivent en extérieur toute l'année et sont donc soumises aux aléas climatiques (fortes pluies au printemps ou sécheresse en été), ce qui implique que les brebis doivent être capable de résister et de s'adapter à ces conditions difficiles. Il semble donc intéressant d'étudier les capacités adaptatives des brebis Romane dans cet environnement contrasté que sont les Causses du Larzac. La plasticité métabolique des réserves énergétiques corporelles constitue donc un des caractères d'expression des capacités adaptatives permettant aux brebis de faire face aux conditions contraignantes de leur environnement auquel elles sont soumises.

2. Les réserves énergétiques corporelles des ruminants

2.1. Une composante de la robustesse

La notion de robustesse, souvent associée au concept de capacité adaptative, a eu de nombreuses définitions au cours du temps. Ceci est principalement dû au fait que la robustesse est un caractère complexe et qui prend donc en compte un nombre important de fonctions biologiques. Ainsi, Knap (2005) a défini un animal robuste comme un animal capable de combiner un fort potentiel de production avec une forte résilience au stress lui permettant d'exprimer ce potentiel dans une large variété de conditions environnementales. Kitano (2004), pour sa part, a limité sa définition de la robustesse au fait que l'animal soit capable de maintenir ses fonctions vitales dans des environnements contraignants, sans condition sur sa capacité productive, ce qui se rapproche de la définition de capacité adaptative écrite par Blanc et al. (2010). De manière générale, les définitions récentes s'accordent sur le fait qu'un animal robuste doit être capable de s'adapter aux différentes perturbations de son environnement tout en maintenant ses différentes fonctions biologiques (maintenir la reproduction et la production sans compromettre sa santé physique et son bien-être ; Figure 8).

La recherche d'un animal robuste à tous les types de perturbations (chaleur, nutrition...) et qui continue d'être aussi performant quelle que soit la perturbation à laquelle il est exposé, implique la mise en œuvre de différentes capacités adaptatives (cf. composantes de la robustesse) en fonction des perturbations auxquelles l'animal doit faire face. Cet animal théorique, au vu de sa complexité, est difficilement envisageable. Ainsi des auteurs comme Friggens et al. (2017) proposent plutôt de se focaliser sur une unique capacité adaptative, ici, la capacité biologique des individus à gérer avec plus ou moins d'efficacité leurs réserves énergétiques corporelles (et donc la proportion de tissu adipeux

chez les animaux de rente). Lorsque les animaux ingèrent des lipides, des protéines ou des glucides, la totalité du volume de nutriments consommée n'est pas utilisée immédiatement pour produire de l'énergie, une partie peut être stockée sous forme de graisse dans les tissus adipeux. Les protéines peuvent aussi jouer le rôle de RC, en se retrouvant sous la forme de réserves protéiques, principalement dans les muscles, sous forme d'acides aminés.

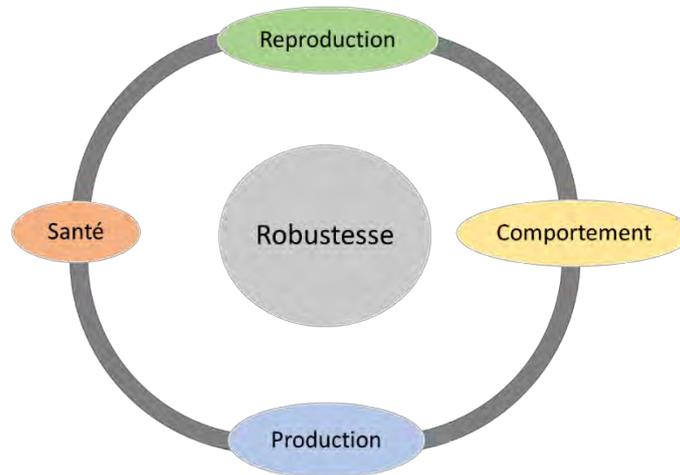


Figure 8. Les différentes fonctions biologiques déterminant la robustesse d'un animal (adapté de Friggens et al., 2017).

Que les élevages soient sous les modalités de système intensif ou extensif, les troupeaux doivent pouvoir faire face à des périodes du cycle de production où leurs besoins nutritionnels sont très importants, comme autour de la mise-bas et de l'allaitement, ou à des aléas climatiques pouvant affecter la disponibilité et la qualité de la biomasse pour le pâturage. Ces animaux doivent donc, non seulement être capables de valoriser les ressources fourragères disponibles, mais doivent en plus apprendre à supporter des périodes plus contraignantes où les ressources sont rares et de moindre qualité. Cette capacité passe par une aptitude de l'animal à reconstituer ses RC lors des périodes d'abondance nutritionnelle et à les mobiliser lors de périodes plus contraignantes, induisant des situations de bilan énergétique négatives (Dedieu et al., 2008). Le bilan énergétique est ainsi défini comme la différence entre l'énergie nette acquise par l'alimentation des animaux et leurs besoins énergétiques de maintenance et de production (cf. gestation et lactation). La sélection d'animaux plus efficace dans l'expression du « yo-yo », c'est-à-dire pouvant facilement constituer des RC puis les utiliser lorsque leur bilan énergétique est négatif, est de plus en plus recherchée dans le contexte actuel, par exemple dans les élevages ovins dépendant de la ressource disponible au pâturage dans des systèmes de plus en plus extensifs.

2.2. Les réserves énergétiques corporelles : origine, mécanismes et stockage

Les besoins nutritionnels des animaux de rente se regroupent en deux grandes catégories : les besoins d'entretien (nécessaire à la survie de l'animal : besoins non-productifs, métabolisme basal, respiration...) et les besoins de production (notamment durant la gestation et la lactation). Chez les ruminants, les sources d'énergies présentent trois origines : les glucides, les protéines et les lipides, en différentes proportions en fonction de la nature de la ration (cf. % et nature des fourrages et/ou des concentrés).

2.2.1. Lipides, glucides et protéines ingérés

Les lipides, ingérés sous forme de triglycérides, sont hydrolysés dans le rumen pour produire du glycérol, qui est ensuite fermenté pour former des acides gras volatiles (**AGV**) et des acides gras, qui peuvent être utilisés directement par le foie pour produire de l'énergie. Les glucides d'origine alimentaire sont principalement dégradés dans le rumen des ruminants, grâce à leur flore ruminale (composée de bactéries, de protozoaires, d'archées et de champignons). Cette flore est responsable de la fermentation ruminale qui produit du gaz, de l'énergie et des AGV (Figure 9). Les trois principaux AGV formés sont l'acétate, le propionate et le butyrate. Ainsi, une ration qui sera plutôt riche en fibre (cf. constituée presque exclusivement de fourrages) peut permettre une synthèse de 65 à 75 % d'acétate, 15 à 20 % de propionate et 7 à 15 % de butyrate (Jouany et al., 1995 ; Wattiaux et Armentano, 2005). Pour les protéines, une partie est prélevée au niveau des intestins où ils peuvent être transformés en acides aminés. De plus, une des particularités des ruminants est qu'ils peuvent synthétiser des acides aminés dans le rumen à partir de l'ammoniac (obtenu après dégradation des protéines dans le rumen) ou de l'urée. Une autre particularité des ruminants est leur capacité à produire des volumes non négligeables de protéines microbiennes à partir de différentes sources, qui seront digérées et absorbées dans l'intestin grêle.

Les AGV représentent 40 à 70 % de l'énergie digestible (Glasser et al., 2007). Les autres sources d'énergie d'un ruminant sont le glucose, entre 3 et 15 %, les acides aminés, entre 15 et 25 %, et les lipides, entre 5 et 15 % (Le Bars, 1991).

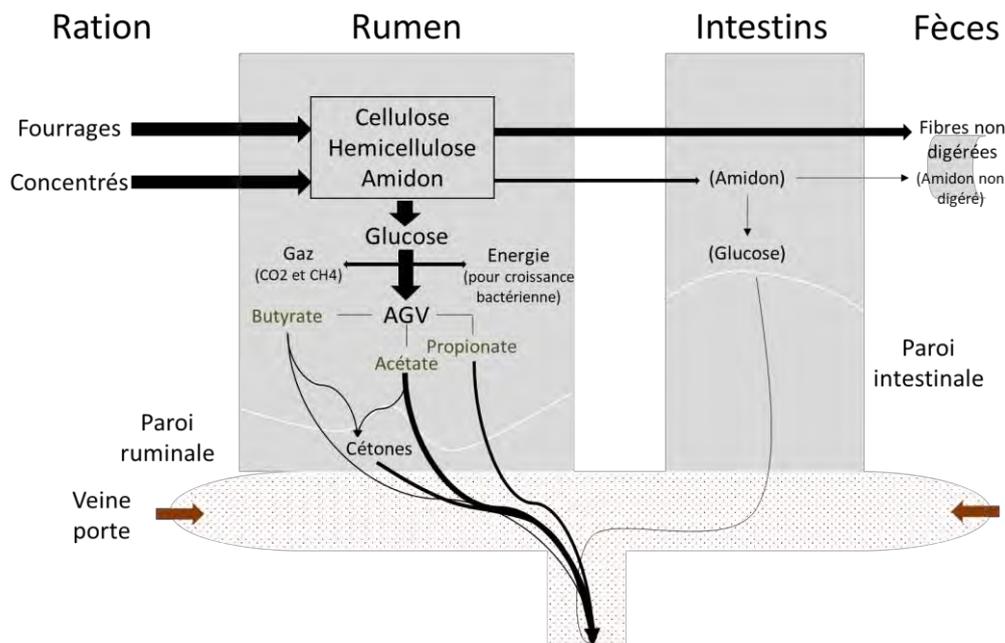


Figure 9. Absorption des glucides chez les bovins (adapté de Wattiaux et Armentano, 2005)

Le propionate, l'un des principaux AGV, est transporté vers le foie pour produire du glucose, tandis que le butyrate est transformé en β -hydroxybutyrate (β -OHB) par la muqueuse du rumen. L'acétate est principalement transporté vers les tissus adipeux pour produire des acides gras non estérifiés (AGNE ; Figure 10).

Représentation schématique des principales voies métaboliques du tissu adipeux

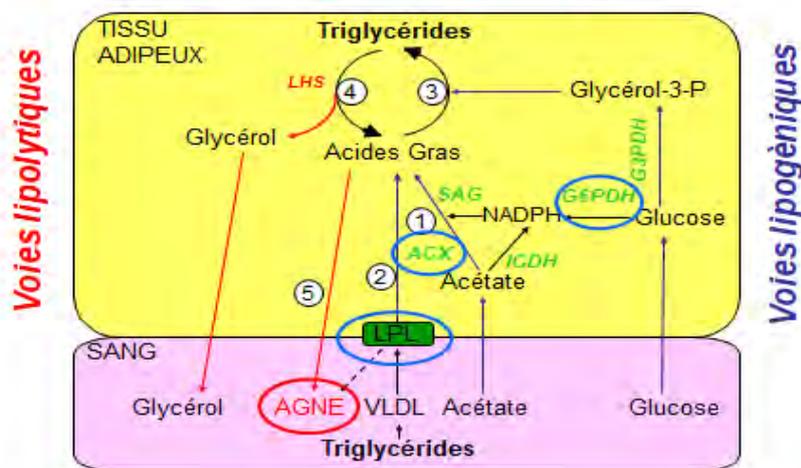


Figure 10. Représentation schématique des principales voies métaboliques du tissu adipeux. VLDL, lipoprotéines de très faible densité ; LPL, lipoprotéines lipases ; LHS, lipase hormono-sensible ; SAG, synthétase des acides gras ; ACX, Adenylate cyclase ; ICDH, Isocitrate déshydrogénase ; G6PDH, glucose-6-phosphate déshydrogénase ; G3PDH, glycérol-3-phosphate déshydrogénase ; Cercles bleus, Enzymes qui interviennent dans les voies lipogéniques ; Cercle rouge, Produit final des voies lipolytiques ; chiffres de 1 à 5 : ordre suivi dans la chaîne de réactions pour la formation des acides gras non estérifiés (AGNE) et du glycérol résiduel (adapté de Bocquier et González-García, communication personnelle).

2.2.2. Les voies métaboliques du tissu adipeux

Deux voies métaboliques ont lieu dans les tissus adipeux : la lipolyse (pour le catabolisme) et la lipogenèse (pour l'anabolisme). La lipolyse permet la dégradation des lipides avec libération des acides gras par hydrolyses des triglycérides et est catalysée par des enzymes lipases. La lipogenèse, quant à elle, permet de réaliser des réserves énergétiques en synthétisant des acides gras pour former des triglycérides à partir de l'acétate et de triglycérides (Figure 10). Le passage des vaisseaux sanguins aux tissus adipeux peut se faire grâce à des lipoprotéines de très faible densité (« Very Low Density Lipoprotéines » par son terme anglais ; **VLDL**). Les VLDL sont un moyen de transports pour les acides gras, et sont constitués de triglycérides, de phospholipides, de cholestérol et d'apolipoprotéines (Cuvelier et al., 2005). C'est donc l'alternance entre ces deux voies métaboliques qui permet de faire varier les réserves énergétiques.

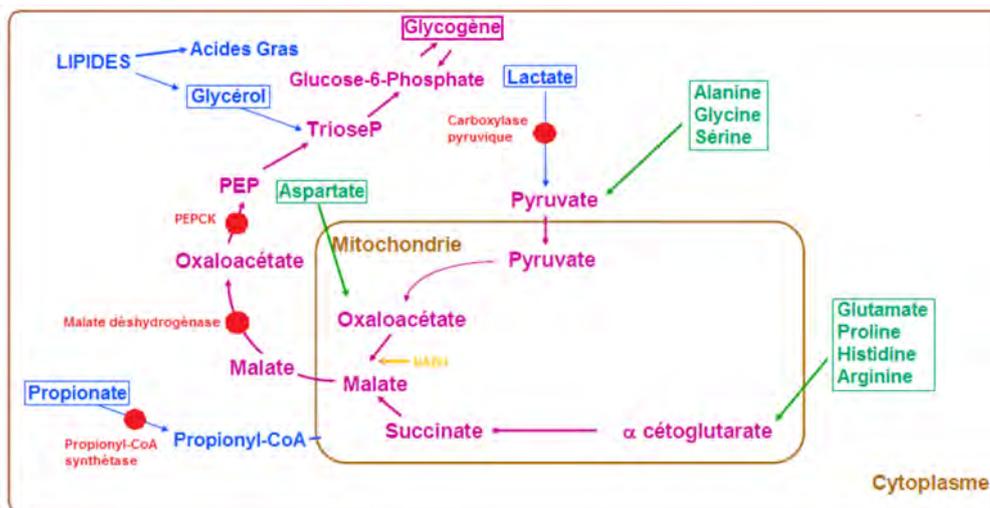


Figure 11. La néoglucogénèse chez les ruminants, réalisée dans le foie. Vert : acides aminés glucoformateurs ; PEP : Phosphoénolpyruvate ; PEPCK : Phosphoénolpyruvate carboxykinase ; TrioseP : Triose Phosphate ; NADH : Nicotinamide adénine dinucléotide (adapté d'Enjalbert, 1996).

2.2.3. Les voies métaboliques hépatiques

La néoglucogénèse permet la formation de glucose grâce à des précurseurs non glucidiques tels que le glycérol, le propionate ou certains acides aminés et est réalisée dans le foie au niveau du cytoplasme. Ces précurseurs sont appelés substrats glucoformateurs (Figure 11). L'une des spécificités des ruminants est que le précurseur principal de la néoglucogénèse est le propionate et non l'acétate, car le foie est déficitaire en acétyl-CoA synthétase, à l'inverse de la plupart des autres espèces. Le propionate est alors transformé en acide oxaloacétique, molécule nécessaire à la néoglucogénèse, voie qui représente près de 50 % de la formation de glucose (Wattiaux et Armentano, 2005). Environ 50 % du glycogène hépatique est formé à partir du propionate, 30 à 50 % par les acides aminés et environ 5 % par le glycérol (Le Bars, 1991). Le glycogène hépatique est utilisé

comme source d'énergie par de nombreux tissus comme le cerveau, les intestins ou les muscles lisses.

La plupart des voies métaboliques permettant la synthèse d'énergie se passent dans le foie, au niveau du cytoplasme pour la néoglucogenèse et la synthèse des triglycérides et dans la mitochondrie pour le cycle de Krebs et la β -oxydation des acides gras. Ces différentes voies métaboliques peuvent coexister et se dérouler de manière complète ou partielle, permettant l'oxydation de différents substrats (propionate, acide aminé, glycérol, acétate...) en fonction de leurs disponibilités.

Pour être utilisés dans le cycle de Krebs, les AGNE s'associent au coenzyme A dans le cytoplasme pour former l'acyl-CoA qui subit ensuite une β -oxydation pour former l'acétyl-CoA. Dans le cas d'une oxydation complète, l'acétyl-CoA réagit avec l'oxalo-acétate en concentration élevée pour produire du citrate et être utilisé dans le cycle de Krebs pour produire de l'énergie sous forme d'ATP (Figure 12). Une oxydation incomplète des AGNE peut aussi se produire à de faible concentration en oxalo-acétate et donner lieu à la formation des corps cétoniques (cétogenèse) lorsque l'acétyl-CoA se retrouve en excès, principalement lors de stades physiologiques en fort déficit énergétique tel que la fin de gestation ou le début de l'allaitement (Suriyasathaporn et al., 1999). La transformation des acides gras en corps cétoniques peut parfois être ralentie par le manque de glucose. Dans ce cas, les acides gras s'accumulent dans le foie et c'est la stéatose.

Par contre, si les corps cétoniques produits s'accumulent dans le sang, alors l'animal entre en cétose. La cétose de type I, chez la vache laitière, s'accompagne d'une diminution de la production laitière (de 3,0 à 5,3 kg de lait par jour, en fonction du cycle de production de la vache laitière ; Rajala-Schultz et al., 1999), d'un amaigrissement, d'une diminution de la quantité de matière sèche ingérée, d'une alternance diarrhée/constipation voire même de troubles nerveux en l'absence de traitements appropriés. Cette maladie a une prévalence comprise entre 12 et 40 % et son incidence peut atteindre 80 % dans certains troupeaux de bovins laitiers (McArt et al., 2013). Chez la brebis laitière, la toxémie de gestation (associée à la cétose de type II chez la vache laitière) provient aussi d'un dérèglement du métabolisme énergétique. Il est en général considéré qu'une concentration supérieure à 0,8 mm/L en β -OHB est à risque pour les brebis (Panousis et al., 2018). Cette maladie survient lors du dernier mois de gestation, lorsque les besoins de la brebis augmentent fortement pour faire face à la croissance rapide du fœtus, et est souvent fatale. Les autopsies réalisées suggèrent que la mort est due à une hypoglycémie induisant une encéphalopathie, mais la prévalence de la toxémie de gestation reste faible (1 à 2 %), en comparaison avec celle de la cétose (Rook, 2000).

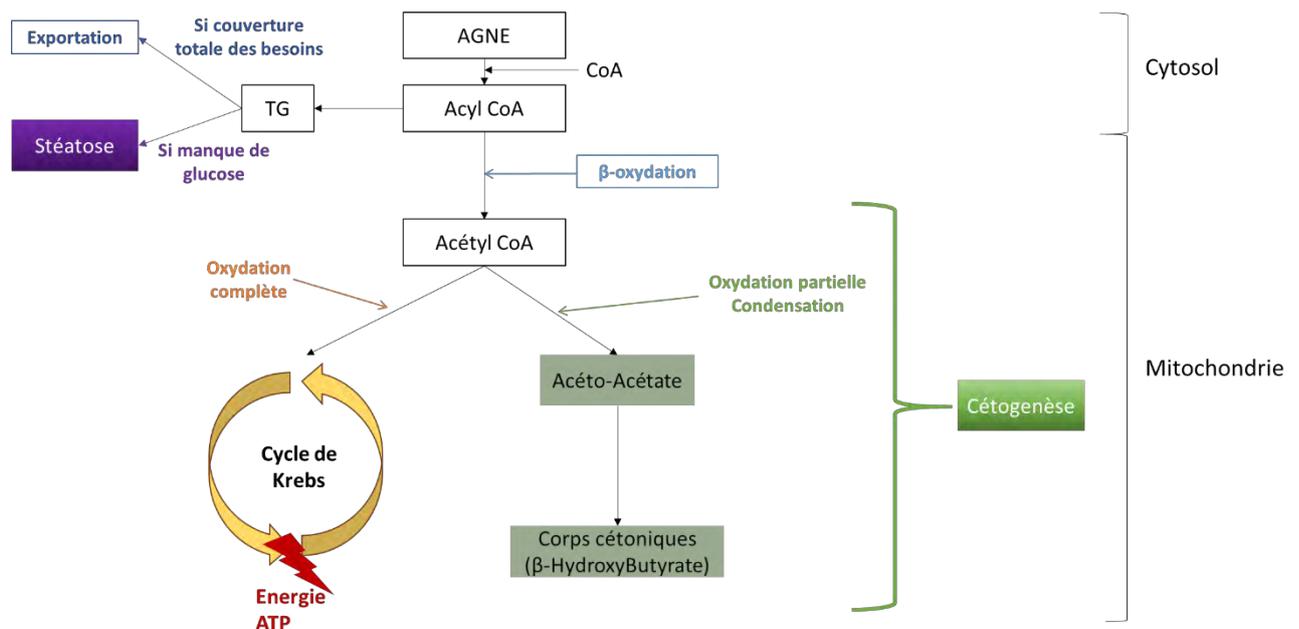


Figure 12. Oxydation complète (flèche orange) ou incomplète (flèche verte) des acides gras non estérifiés dans le foie.

2.2.4. Le stockage des réserves corporelles

De manière générale chez les mammifères, le dépôt des réserves énergétiques dans les tissus adipeux se fait d'abord au niveau des tissus osseux, puis des tissus intramusculaires, intermusculaires, épiploïques et mésentériques (autour des viscères), péri-néphrétiques (autour des reins) et enfin du tissu sous-cutané (Chilliard et al., 1998). Le tissu sous-cutané est le tissu le plus labile mais il contribue de manière moins importante que le tissu intermusculaire qui est la réserve énergétique la plus importante. Les tissus abdominaux, qui englobent les tissus épiploïques, mésentériques et péri-néphrétiques, ont les adipocytes les plus gros tandis que les tissus sous-cutanés ont les plus petits (110 microns contre 80 microns chez les bovins, respectivement ; Robelin et Casteilla, 1990). Les tissus adipeux blancs ont des réserves sous forme de triglycérides tandis que les tissus adipeux bruns, principalement présent à la naissance chez les bovins et les ovins, sont spécialisés dans la dépense énergétique avec la thermogénèse (Bonnet et al. 2010). Les réserves au niveau des tissus musculaires sont des réserves de glycogène, qui sont utilisées en cas de besoin (Collège des Enseignants de Nutrition, 2011).

Quelques races ovines, dont la plus connue est la Barbarine, présentent un dépôt de gras supplémentaire au niveau de la queue (de 3 à 4 kg) et qui contribue de manière équivalente au stockage des réserves énergétiques que les tissus internes (Atti et Bocquier, 1999 ; Atti et al., 2004).

Cependant, des différences peuvent survenir dans le dépôt ou l'utilisation de ces réserves en fonction de nombreux facteurs environnementaux tels que le système d'élevage (intérieur ou

extérieur) ou le système d'alimentation (fourrages plus ou moins grossiers). De plus, le taux de dépôts de gras dans les différents tissus peut varier en fonction des races à cause de sa finalité productive (lait, viande ou mixte), de son niveau de rusticité et de son interaction avec l'environnement, par exemple. Ainsi, McClelland et Russel (1972) ont montré que les ovins de la race Scottish Blackface déposait plus de gras dans les tissus musculaires que les ovins de la race Finnish Landrace, pour laquelle la principale source de réserves se trouve être les tissus épiploïques, mésentériques et péri-néphrétiques. L'âge peut aussi jouer un rôle dans la répartition des dépôts adipeux, par exemple, chez les bovins, le dépôt intermusculaire est beaucoup plus important chez le veau que chez l'adulte (60 % contre 43 %, respectivement), par contre, le dépôt sous-cutané l'est moins (6 % contre 17 %) (Figure 13 ; Robelin et Casteilla, 1990).

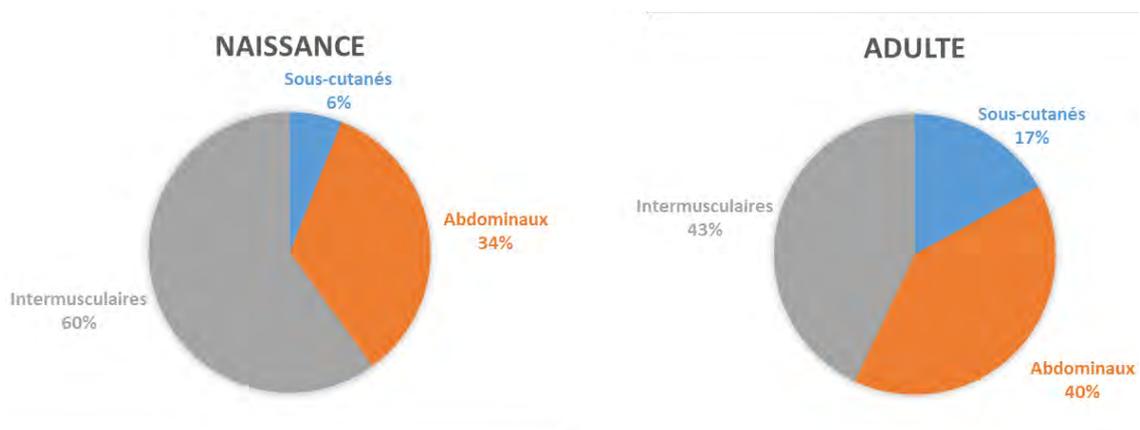


Figure 13. Evolution du dépôt des tissus adipeux en fonction de l'âge chez les bovins (adapté de Robelin et Casteilla, 1990).

2.3. Les régulations des réserves corporelles

La première régulation qui peut avoir lieu est indirecte grâce aux conditions climatiques qui peuvent être plus ou moins maîtrisées en fonction des systèmes d'élevage. En effet, si l'élevage est réalisé en bâtiment, sans aléas climatiques, avec une température qui est régulée, alors cela aura tendance à permettre un stockage des RC ou au moins de limiter les pertes de RC lors de stades physiologiques clés comme la fin de gestation ou le début de l'allaitement, grâce à la thermorégulation.

La deuxième régulation qui peut avoir lieu est aussi indirecte et est réalisée à partir de la ration fournie. Lors de périodes de sous-nutrition (avec une augmentation de la lipolyse et une diminution de la lipogenèse), impliquant un bilan énergétique négatif, une baisse de la digestibilité des fourrages peut être observée. La diminution de la quantité de nutriments absorbables est alors accompagnée par une baisse de l'absorption d'AGV par la paroi du rumen (Chilliard et al., 1998). De plus, la néoglucogénèse diminue avec la baisse de la concentration de son principal précurseur, le

propionate (Figure 14). C'est le glycérol, provenant de la lipolyse des tissus adipeux, qui compense alors cette diminution avec les acides aminés, provenant de la protéolyse (Figure 15).

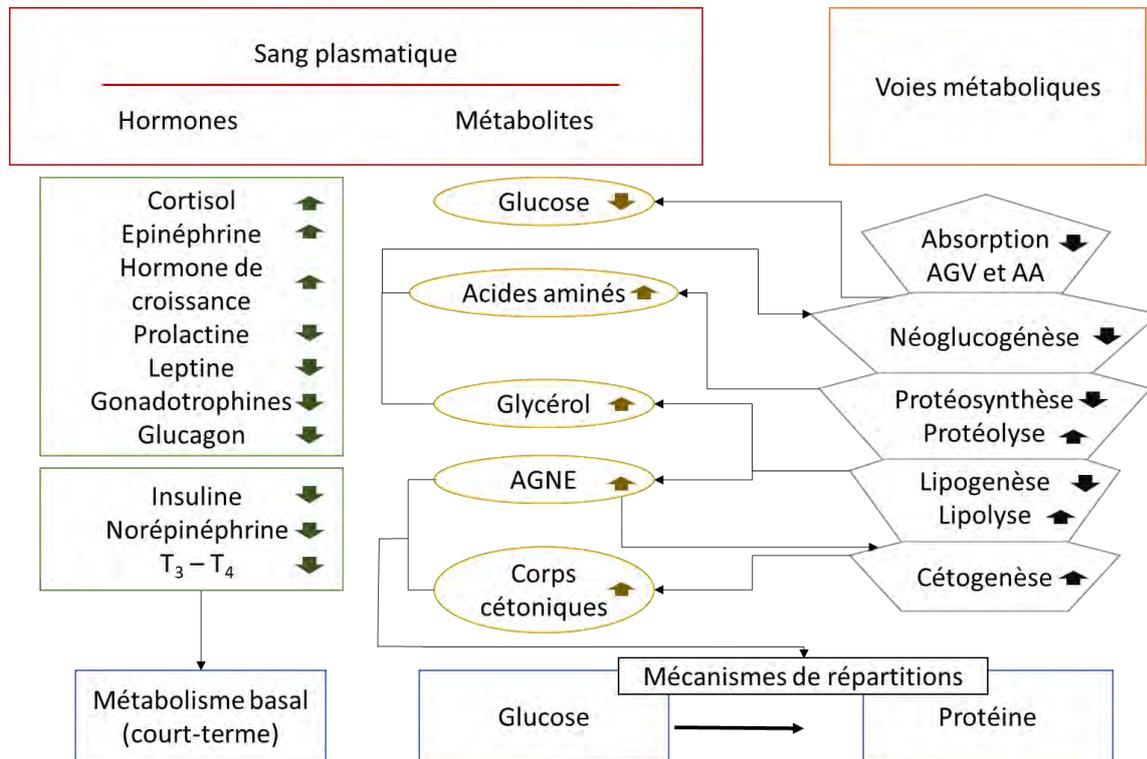


Figure 14. Adaptations métaboliques des ruminants à la sous-nutrition. AGNE : Acide gras non estérifiés ; T₃ : Triiodothyronine ; T₄ : Thyroxine ; AGV : Acide Gras Volatil ; AA : Acides Aminés (adapté de Chilliard et al., 1998).

De plus, lorsque le bilan énergétique est négatif, une augmentation de la synthèse des AGNE dans le tissu adipeux a lieu. Lorsque le bilan énergétique est positif, les AGNE (captés par le foie) et le glycérol peuvent être transformés en triglycérides grâce à une estérification. Les profils des AGNE plasmatiques permettent ainsi de montrer le degré de mobilisation des RC, ce qui en fait un biomarqueur très utile pour mettre en place des suivis de dynamique des RC (Duffield, 2011).

De plus, une alimentation qui sera plus riche en concentrés aura tendance à diminuer la proportion de d'acétate et d'AGV et augmenter celle de propionate produit (Wattiaux et Armentano, 2005). Des fourrages tels que le foin ont tendance à augmenter la proportion en acétate du rumen, tandis que l'herbe ou l'ensilage ont plutôt tendance à augmenter la proportion de propionate et diminuer celle d'acétate (McDonald et al., 2011).

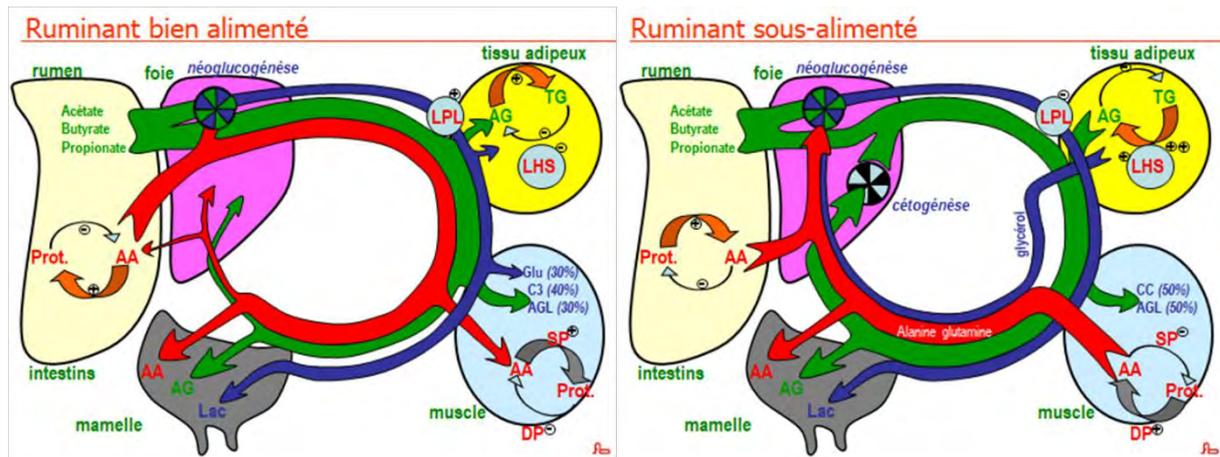


Figure 15. Schéma présentant les voies métaboliques mises en place chez les ruminants lors de périodes avec une bonne alimentation et lors de périodes en sous-alimentation. AA, Acide aminé ; AG, Acide gras ; Lac, Lactate ; Prot., Protéine ; SP, Protéine unique ; DP, Protéine double ; LHS, Lypase hormono-sensible ; Gluc, Glucose ; C3, Propionate, AGL, Acide gras libre ; CC, corps cétonique ; Rouge, Métabolisme protéique ; Vert, Voies métaboliques des trois AG volatiles principaux ; Bleu, Néoglucogénèse (adapté de Bocquier et González-García, communication personnelle).

De plus, chez les ruminants, la quantité de glucose directement absorbée est faible mais peut être légèrement augmentée si la proportion de céréales avec du maïs augmente (Herdt, 1988). Une complémentation avec du gras alimentaire est aussi souvent réalisée chez les ruminants, particulièrement en production laitière. Cette complémentation a pour but d'améliorer l'absorption des acides gras par les tissus adipeux et augmenter la proportion finale de gras dans la carcasse et de la matière grasse du lait. Il semblerait que le gras ait moins d'effets négatifs avec des régimes riches en foin qu'avec des régimes riches en ensilage de maïs. Ainsi, des régimes riches en amidon auront tendance à diminuer la lipolyse (et donc la formation d'AGV) qui a lieu dans le rumen, en lien avec la baisse de pH (Doreau et Chilliard 1997).

De plus, les différents mécanismes étudiés dans la partie précédente sont également régulés par des hormones telles que l'insuline et le glucagon, les catécholamines, les glucocorticoïdes ou encore la leptine. La régulation de la lipolyse est hormono-dépendante, favorisée par les catécholamines et induite par la leptine. La régulation de la lipogenèse est aussi hormono-dépendante, favorisée par l'insuline (Figure 14).

La **leptine** est une hormone qui est sécrétée par les tissus adipeux et qui permet d'induire la lipolyse lorsqu'elle est présente en grande quantité. Elle est considérée comme étant une hormone de satiété, avec des effets complexes combinant à la fois des mécanismes de contrôle de l'ingestion et d'utilisation des RC (Heiman et al., 1999). Chez les ovins et les bovins, les différences d'état d'engraissement expliquent 50 % des variations interindividuelles de la leptinémie. L'insuline, tout comme les glucocorticoïdes, le niveau alimentaire ou encore la photopériode, ont un effet stimulant

sur le taux d'ARNm de leptine ou sur sa production chez la brebis (Figure 16) alors que chez les espèces monogastriques l'insuline ne semble pas avoir d'effets. Ainsi, la leptine est considérée comme un signal métabolique sur le long terme et sa diminution stimule l'appétit du ruminant et empêche la dépense énergétique (Chilliard et al., 1999 ; Delavaud et al., 2000 ; Ingvarlsen et Boisclair, 2001 ; Altmann et al., 2006).

Les **catécholamines** les plus courantes sont l'adrénaline et la noradrénaline, elles sont synthétisées à partir de la tyrosine, par les cellules de la médullosurrénale et les neurones postganglionnaires du système nerveux orthosympathique. Les catécholamines possèdent deux rôles : celui d'hormones et celui de neurotransmetteurs et favorisent la lipolyse dans des situations de bilan énergétique négatif ou de stress, ce qui peut expliquer que, parfois, les AGNE augmentent dans des situations de stress autres que le bilan énergétique négatif. De plus, ces hormones peuvent augmenter le taux de glucose dans le sang si nécessaire en intervenant dans le métabolisme du glycogène pour favoriser la production d'énergie. Leur rôle est donc antagoniste de l'insuline et permet la libération des AGNE dans le sang. Elles ont une action sur le court terme.

Les **glucocorticoïdes**, dont le cortisol principalement, permettent de réguler le métabolisme des lipides, des glucides et des protéines. Au niveau du métabolisme glucidique, le cortisol régule la glycémie en permettant l'augmentation de la synthèse de glucose grâce à la néoglucogenèse. Le cortisol permet aussi de stimuler la libération des lipides dans la plupart des tissus.

L'**insuline** est une hormone qui permet la lipogenèse (cf. la synthèse des lipides). Elle est dépendante de la glycémie et donc de la concentration en glucose (plus il est disponible plus la concentration en insuline augmente). La présence d'insuline en forte quantité permet d'augmenter l'utilisation du glucose dans les tissus, d'augmenter la lipogenèse et donc d'inhiber la lipolyse. Ainsi, avec une augmentation de l'insuline, la glycémie diminue, de même que la concentration en AGNE plasmatique. L'insuline va ainsi favoriser le stockage des AGNE en triglycérides. Le **glucagon** est une hormone qui agit à l'inverse de l'insuline. Elle induit donc la lipolyse ainsi que la néoglucogenèse et favorise l'entrée des AGNE dans le foie pour les voies oxydatives (Chilliard et al., 1998).

La **triiodothyronine (T₃)** est une hormone thyroïdienne. Elle permet de réguler le métabolisme basal des protéines, des lipides et des glucides, avec un impact plus important sur les composés riches en énergie. Elle stimule la dégradation du cholestérol et permet d'accélérer la lipolyse, ainsi que la dégradation du glycogène et la synthèse du glucose par la néoglucogenèse.

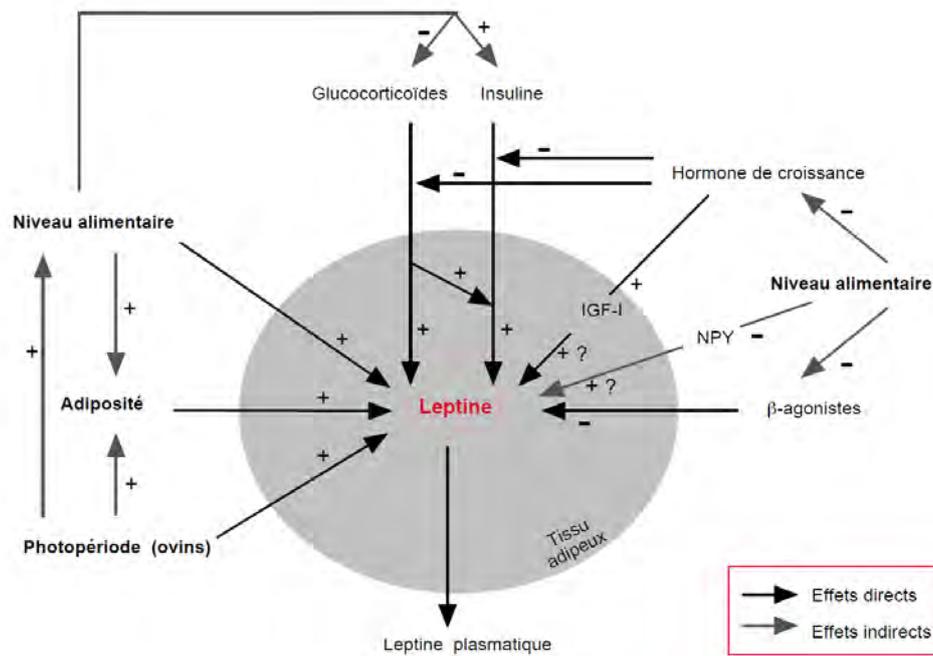


Figure 16. Facteurs permettant la régulation de la production de leptine par le tissu adipeux chez les ruminants (d'après Chilliard et al., 1999). IGF-I, Facteur de croissance 1 ressemblant à l'insuline ; NPY, Neuropeptide Y ; β -agonistes : bêta-agoniste.

2.4. Dynamique des réserves corporelles

Durant un cycle de production chez la brebis (cf. intervalle entre deux mises à la reproduction), tous ces mécanismes entrent en jeu, de façon plus ou moins immédiate, pour favoriser ou empêcher les processus de mobilisation ou reconstitution des RC en fonction des disponibilités en aliment et du stade physiologique des animaux. Un compromis peut donc avoir lieu en cas de limitation des ressources qui implique une allocation préférentielle des nutriments disponibles et induire un antagonisme entre les différentes fonctions de l'animal (sa production, sa santé, sa reproduction ; Phocas et al., 2014). Ainsi, la puberté peut être décalée, l'ovulation supprimée ou décalée et la mortalité embryonnaire est augmentée lors de période de sous-nutrition (Chilliard et al., 1998), pour favoriser la remise en état des brebis avant de commencer un nouveau cycle reproductif et permettre à celui-ci de se dérouler dans de meilleures conditions (cf. où il pourra être mené à terme). Dans des conditions de ressources alimentaires non limitantes chez les vaches laitières, la période de mobilisation des RC lors d'un cycle de production s'étend de la fin de gestation au milieu de lactation alors que les périodes de reconstitution de ces réserves ont lieu de la fin de lactation au milieu de gestation (Figure 17).

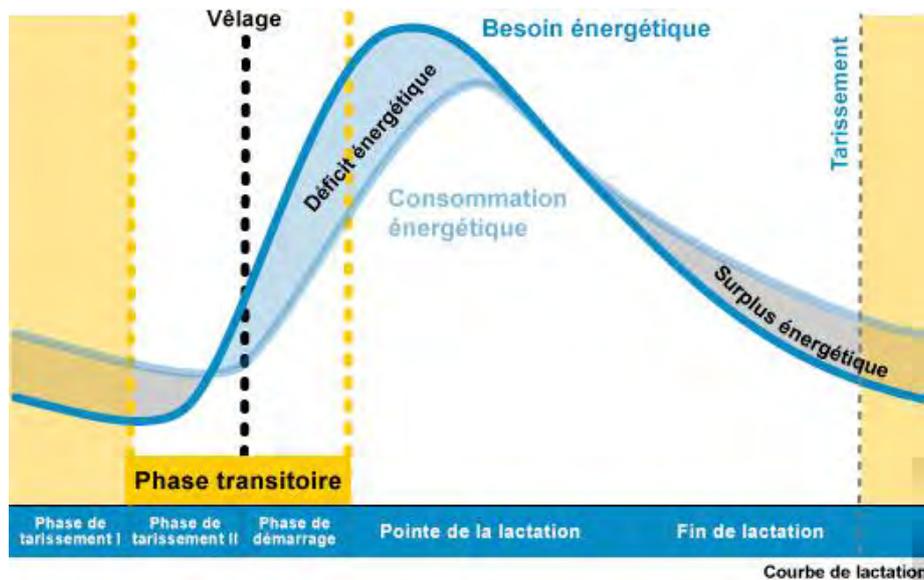


Figure 17. Evolution des besoins (courbe bleue foncée) et des apports (courbe bleue claire) énergétiques de la vache laitière sur un cycle de production (Source : <https://www.schaumann.fr>)

Les ruminants doivent donc constituer des réserves d'énergie pour gérer ces périodes physiologiques de haute demande énergétique, et stocker des réserves énergétiques opportunément, si les conditions d'alimentation le permettent, pour 1) garantir la survie, 2) être dans des meilleures conditions corporelles pour faire face à des périodes exigeantes et aux cycles suivants. Chez les bovins laitiers, la période de fort déficit est comprise entre les trois dernières semaines de gestation et les trois premières de lactation à cause de l'augmentation des besoins énergétiques dus à la production (croissance du fœtus et production de lait ensuite) couplé à une faible augmentation de la capacité d'ingestion voire même une diminution de cette capacité d'ingestion quelques jours avant le vêlage (jusqu'à 30 % ; Goff et Horst, 1997). Cette période est ainsi propice au développement de troubles métaboliques tels que la cétose. Chez les ovins, deux études ont caractérisé la dynamique des RC pendant un cycle de production, l'une dans une race allaitante, la Romane et l'autre dans une race laitière, la Lacaune (González-García et al., 2014 ; 2015). Cette dynamique est étudiée au travers de la combinaison de paramètres zootechniques classiques (PV et NEC) avec des indicateurs du métabolisme énergétique chez les ruminants (cf. pool de métabolites et d'hormones métaboliques incluant entre autres les AGNE, les β -OHB, le glucose, l'insuline et la T_3). On y retrouve l'impact du stade physiologique dans la gestion et les variations des RC, mais aussi celui de l'alimentation disponible (ou non) en fonction de la saison climatique, pour le cas des Romane élevées dans un système d'élevage en plein air. La dynamique des RC est sensiblement la même entre les brebis laitières ou allaitantes, on retrouve ainsi une période de mobilisation, qui correspond à un déficit énergétique, entre le troisième mois de gestation et les premières semaines de lactation et une période de reconstitution des RC entre la fin de l'allaitement et le début d'une nouvelle gestation (González-García et al. 2014; 2015). Différents troubles métaboliques peuvent aussi apparaître chez

les ovins, souvent vers la fin de la gestation. Ceci est dû à la forte prolificité des brebis et à la rapidité du développement du fœtus dans les derniers mois. Ainsi, plusieurs facteurs peuvent impacter la dynamique des RC, tels que l'âge de l'animal, sa parité, son stade physiologique, la taille de sa portée, son niveau de production et le type de système d'élevage dans lequel il évolue (en bergerie, pâturage intensif ou pâturage extensif).

3. Méthodes utilisées pour quantifier les réserves corporelles

Un grand nombre de méthodes est actuellement utilisé ou testé pour estimer les RC des animaux avant ou après abattage. Ces méthodes varient dans leur complexité, leur précision et dans leur coût.

3.1. Méthodes directes

Les méthodes les plus précises pour estimer la quantité des RC d'un animal sont celles réalisées après abattage avec des analyses biochimiques et anatomiques des tissus (Bewley et Schutz, 2008). Sont ainsi estimés le PV à vide (**PVV**), le poids de la carcasse chaude (**PCC**) et le diamètre des adipocytes (**DA** ; provenant des tissus sous-cutanés ou omentaux), pour connaître la quantité de gras des tissus adipeux et sa distribution anatomique. L'utilisation du DA pour mesurer les RC est généralement peu fréquente car c'est une méthode onéreuse (Bocquier et al., 1999). Mendizabal et al. (2003) ont ainsi montré que l'utilisation préférentielle du PVV ou du PCC par rapport au PV améliorerait considérablement la mesure de la quantité de RC, puisque le PVV est réalisé sans le poids de l'estomac et de ce qui a été ingéré précédemment.

Une autre méthode d'estimation directe des RC des animaux est d'utiliser l'hydroxytoluène butylé (**HTB**), un antioxydant utilisé dans les analyses d'acide gras. L'HTB peut permettre d'estimer la teneur en gras de la carcasse chez les animaux domestiques, en particulier chez les petits ruminants (Webb et al., 2000). Cependant, cette technique reste peu précise pour une analyse post-abattage avec une corrélation de 0,84 entre la proportion de HTB et la teneur en gras de la carcasse (Webb et al., 2000).

Ces méthodes directes, malgré l'important rôle joué au service de la recherche fondamentale il y a quelques décades, sont peu utilisées actuellement car peu intéressantes d'un point de vue à la fois économique et pratique. Ceci est dû au fait que leurs utilisations impliquent l'abattage de l'animal, ce qui empêche le développement des études longitudinales pour répondre à des questions de recherche plus actuelles. De plus, ces méthodes impliquent souvent de travailler avec des effectifs réduits, ce qui rend les études génétiques difficilement envisageables. Ainsi, et notamment dans le contexte actuel, leurs sont préférées des méthodes indirectes pouvant être utilisées sur des animaux vivants (Mendizabal et al., 2003), respectant à la fois le principe des 3R de l'expérimentation animale (réduire, raffiner, remplacer) et les questions liées au bien-être animal.

3.2. Méthodes indirectes

3.2.1. Mesures zootechniques

Mesurer (ou estimer) les RC peut être réalisé de manière assez simple, par exemple par le suivi du PV individuel, puisqu'il s'agit d'une mesure de routine, des plus élémentaires en production animale, et il n'y a besoin que d'une balance et d'un endroit pour contenir les animaux. Pour les vaches laitières, il existe des technologies de pesée automatique dans les fermes commerciales, souvent placées au niveau de la sortie du robot de traite (Thorup et al., 2012). Dans le même principe, de nouvelles technologies se développent pour les pesées en prairie ou sur parcours pour les élevages extensifs. Ainsi, depuis quelques années, chez les petits ruminants, des méthodes alternatives sont développées pour le suivi du PV dans un large éventail de situations, par exemple avec des prototypes d'autopesée tels que les systèmes « walk-over weighing » validés en Australie (Brown et al., 2015) et en France (Figure 18 ; González-García et al., 2018). L'inconvénient majeur d'utiliser cette méthode comme estimateur des RC est que le PV peut être affecté par une série de facteurs non directement liés à la condition corporelle tel que le statut nutritionnel de l'animal, son stade physiologique, le poids des organes, viscères et autres tissus, ou plus simplement par la taille ou gabarit de l'animal.

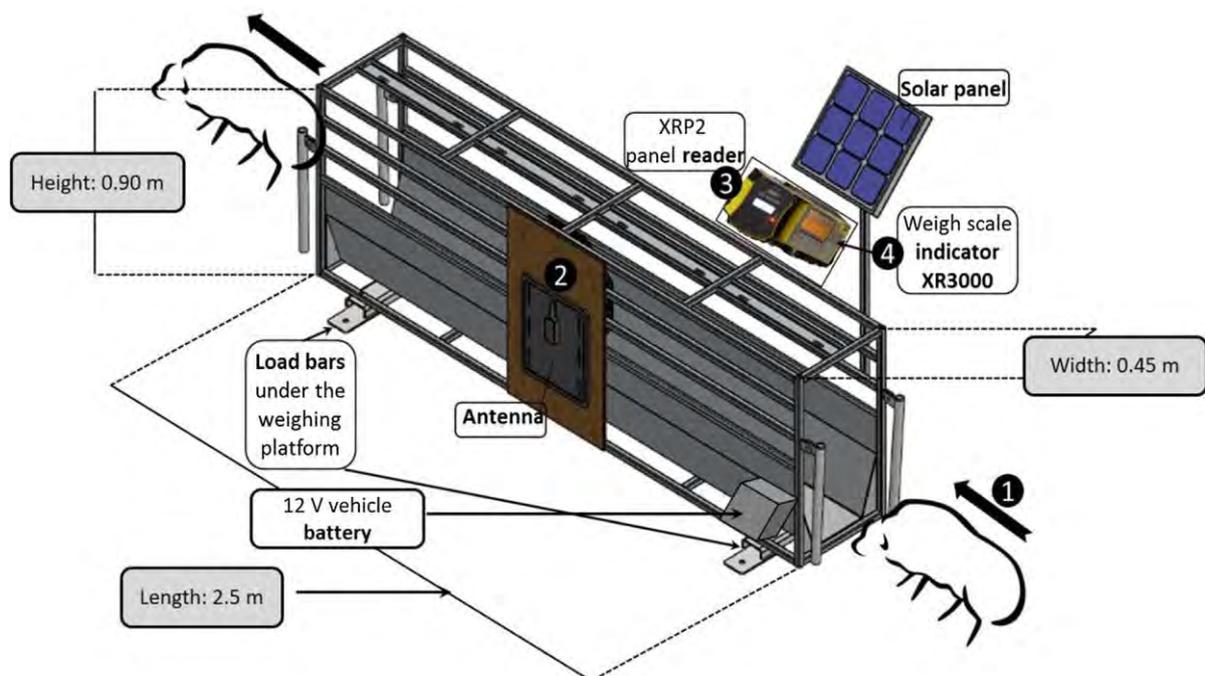


Figure 18. Schéma d'une plateforme d'autopesée pour les petits ruminants (WoW pour Walk-Over-Weighing) : 1) l'animal traverse la plateforme 2) l'antenne capte l'identifiant électronique de l'animal grâce à la puce d'oreille 3) cette information est envoyée dans un lecteur où 4) les informations du poids de l'animal sont enregistrées (adapté de González-García et al., 2018).

Ainsi, à un PV particulier peut correspondre un animal avec un grand gabarit mais ayant une faible adiposité ou à un animal avec un petit gabarit mais une adiposité corporelle élevée (Mendizabal et al., 2011; Kenyon et al., 2014). Cependant, le PV reste un prédicteur efficace de l'état et des réserves de gras chez les ruminants, avec des coefficients de détermination (obtenus à partir d'équations de régression) entre PV et dépôts de gras compris entre 0,69 et 0,82 (Sanson et al., 1993; Mendizabal et al., 2003).

La NEC est une autre mesure zootechnique, classique, de routine en production animale très utilisée et répandue pour le monitoring du niveau d'adiposité corporelle individuel et la conduite du troupeau, dans des conditions de recherche mais aussi de production. Elle est très utile dans le suivi et l'ajustement des pratiques d'alimentation par les éleveurs. Il s'agit pourtant d'une mesure subjective de la proportion de gras (plutôt dorsale ou sous-cutanée) de l'animal, mesure qui est affectée par le niveau d'entraînement et de précision de l'opérateur chargé de faire la mesure (des imprécisions très significatives peuvent être liées à des différences d'estimation entre les opérateurs). Le système le plus répandu d'estimation de NEC pour les ovins a initialement été décrit par Russel et al. (1969). Cette méthode inclut la palpation de la région comprise entre la dernière vertèbre dorsale et la première vertèbre lombaire et les tissus qui y sont adjacents et elle permet d'avoir un aperçu rapide de l'état d'engraissement de l'animal (Mendizabal et al., 2011). La NEC est basée sur une échelle de 1 à 5, avec une description précise de la quantité de gras de couverture et de l'épaisseur du muscle long dorsal (Figure 19). Ainsi, si la NEC est égale à 1, la brebis est considérée comme très maigre, sans gras de couverture, et les apophyses (épineuses et transverses) sont saillantes. La note 2 correspond à une brebis assez maigre, avec une couverture adipeuse moyenne, cette fois les apophyses sont arrondies et il est possible de passer les doigts sous le bout des apophyses transverses. La note 3 correspond à une brebis qui a un bon état corporel, les apophyses épineuses forment des ondulations souples tandis que les apophyses transverses sont couvertes. La note 4 correspond à une brebis avec du gras et les apophyses sont difficilement détectables. La note 5 correspond à une brebis obèse. Dans ce cas, les apophyses ne sont pas détectables même avec une forte pression appliquée (Kenyon et al., 2014). Cette note est très peu utilisée car peu courante dans les différents systèmes d'élevage.

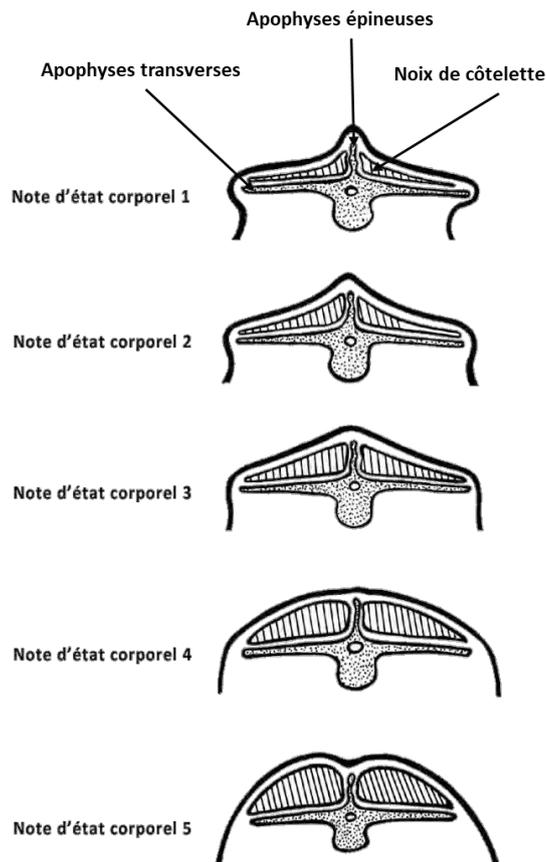


Figure 19. Représentation schématique de la quantité de gras de couverture et de l'épaisseur du muscle long dorsal chez les ovins vue par coupe transversale au niveau des lombaires (adapté de Kenyon et al., 2014)

L'avantage de la NEC (mesure qualitative) par rapport au PV (mesure quantitative) est qu'il n'y a pas besoin d'équipement spécifique à mettre en place, par contre elle nécessite une formation de l'opérateur au préalable. De plus, la NEC n'est influencée ni par le poids des viscères ni par celui de la toison de l'animal ni par le poids de l'agneau lors de la gestation, son principal inconvénient étant sa subjectivité (Jefferies, 1961). Les corrélations phénotypiques entre la NEC et la proportion de gras dans le corps d'un animal sont très élevées (autour de 0,9) dans la plupart des études menées chez les ovins (Russel et al., 1969 ; Sanson et al., 1993). Sanson et al. (1993) ont aussi déterminé un lien entre NEC et PV : l'augmentation d'un point de NEC résulterait ainsi de l'augmentation de 5,1 kg de PV chez des brebis adultes. D'autres études ont montré qu'un unique multiplicateur pouvait permettre de déterminer le changement de PV nécessaire pour changer d'une unité de NEC, mais ce multiplicateur varie entre différentes races (de 0,11 à 0,19 ; Zygoyiannis et al., 1997 ; van Burgel et al., 2011). Ces résultats et la rapidité (praticité) de réalisation de la NEC font que cette méthode est communément utilisée pour estimer l'état d'engraissement des ovins dans les fermes commerciales, souvent en complément de la pesée qui est aussi rapide à mettre en place (Mendizabal et al., 2011).

La NEC permet donc de mieux prédire les RC (cf. proportion de gras) que le PV et il semblerait que l'inclusion du PV comme variable indépendante dans une régression avec la NEC n'apporte pas d'amélioration dans cette prédiction (Russel et al., 1969 ; Sanson et al., 1993).

3.2.2. L'imagerie

L'imagerie comprend un certain nombre de méthodes permettant d'estimer la composition corporelle des animaux, allant de méthodes assez simples (telle que les ultrasons) jusqu'à des méthodes très chères et complexes (telle que l'imagerie par résonance magnétique ; **IRM**).

La mesure des RC par les ultrasons est considérée comme étant une méthode plus objective et plus précise que la NEC, mais tout de même dépendante de l'opérateur qui la pratique et de la répartition des différents dépôts de gras dans le corps (Schröder et Staufenbiel, 2006 ; Bewley et Schutz, 2008). Schröder et Staufenbiel (2006), ont déterminé qu'une unité de NEC changeait tous les 10 mm d'épaisseur de gras dorsal chez la vache laitière (Tableau 1). Chez les ovins de race Aragonesa, le dépôt de gras total est mieux corrélé à l'épaisseur de gras au niveau du sternum que des lombaires, ce qui indique que cette mesure devrait plutôt être réalisée dans la partie sternum pour ces animaux, même si elle est plus difficile d'accès que le dos où elle est communément pratiquée (Mendizabal et al., 2003). Cette méthode est non invasive puisque l'équipement entre seulement en contact avec l'animal pendant quelques secondes, moins subjective que la NEC et plus rapide et économique qu'un scanner, ce qui en fait une méthode adaptée pour mesurer les RC en élevage. Cependant, tout comme pour la NEC, les opérateurs doivent être formés avant de pouvoir l'utiliser.

Une autre méthode, utilisée notamment par les australiens chez les ovins (Pearce et al., 2009), est la méthode d'absorptiométrie biphotonique à rayons X (**DEXA**). Elle permet d'estimer de manière précise la composition corporelle grâce à l'absorption des rayons X et a d'abord été utilisée dans la recherche biomédicale humaine puis dans plusieurs espèces animales (porcins, ovins et jeunes bovins ; Scholz et al., 2003 ; Suster et al., 2003 ; Pearce et al., 2009). Cette méthode réalise des images en 2D des os, muscles et tissus adipeux grâce à des radiations de faible intensité (compris entre 0,01 et 0.10 mSy par scan ; Pearce et al., 2009). De plus, le temps d'un scan complet est estimé à environ trois minutes par animal, temps qui peut varier selon l'espèce et l'âge de l'animal (Suster et al., 2003). Ces différentes études ont montré que la méthode DEXA peut estimer de manière précise la composition corporelle des animaux, avec une marge d'erreur de 5 % pour l'estimation des tissus maigres et de l'eau et de 10 % pour les tissus adipeux (Suster et al., 2003). De plus, Pearce et al. (2009) ont estimé une corrélation de 0,86 entre la détermination chimique de la quantité de gras carcasse et celle estimée par la méthode DEXA, elle-même fortement corrélée (0,86) à la quantité de gras sur animal vivant estimée par la méthode DEXA.

Tableau 1. Correspondance entre la note d'état corporel (NEC) et l'épaisseur de gras dorsal mesurée par ultrasons (EGD) (adapté de Schröder et Staufenbiel, 2006)

| Etat de la brebis | NEC | EGD (mm) |
|-------------------|-----|----------|
| Très maigre | 1 | <5 |
| Maigre | 2 | 10 |
| Bon état | 3 | 20 |
| Grasse | 4 | 30 |
| Obèse | 5 | >35 |

Une autre méthode, utilisée en France pour mesurer la composition des carcasses de porcs et en Ecosse, en routine, dans l'évaluation génétique des ovins pour la composition corporelle, pour estimer les RC est la tomodynamométrie (ou scanographie). Celle-ci peut se décliner en plusieurs techniques : la « tomographie calculée par ordinateur » (**CT**; Lambe et al., 2003 ; Macfarlane et al., 2009) et la « tomographie assistée par ordinateur » (**CAT** ; Brooks et Di Chiro 1976). Cette dernière méthode permet aux rayons X, au contraire de la CT, de ne traverser que la section souhaitée du corps. Plusieurs projections sont ainsi réalisées sur une même section de corps et la reconstruction d'une image à partir de ces projections est possible grâce à un processus mathématique réalisé par un ordinateur. Avec ces méthodes, le poids de gras et de muscle est prédit de manière précise (R^2 compris entre 80 et 99 %) et la répétabilité est aussi forte (comprise entre 0,82 et 0,99) avec de légères variations dues aux différents dépôts de gras, interne, sous-cutanés ou intermusculaire par exemple (Lambe et al., 2003). La CT et la CAT sont donc non-invasive, pouvant estimer les différences saisonnières de la proportion totale de gras dans le corps, ainsi que les variations dans les différents dépôts du corps de l'animal (Jopson et al., 1997). Elles produisent des images en nuance de gris en fonction de la densité des tissus traversés : le gras apparaît en gris foncé, le muscle en gris clair et les os en blanc. Lambe et al. (2003) ont comparé la CT avec la méthode des ultrasons et ont déterminé que la tomographie pouvait améliorer la précision de la prédiction du volume des différents tissus.

Enfin, une des méthodes les plus complexes existant pour étudier les RC est l'IRM. Cette méthode, présentée par Baulain (1997), génère des images par section de toutes les parties du corps de l'animal avec un fort contraste entre les différents tissus. L'IRM, tout comme la tomographie, réalisent des images 3D qui permettent d'atteindre l'échelle de l'organe ou du tissu, tandis que le DEXA ne permet que de réaliser des images de zones corporelles. Cependant, le temps pour réaliser l'IRM est beaucoup plus long que lorsque la méthode DEXA est utilisée.

Une nouvelle méthode, proposée par Fischer et al. (2015), est d'utiliser l'information d'une image tridimensionnelle du bassin dorsal. Cette méthode, testée sur des bovins, est aussi efficace que la NEC dans l'estimation des RC mais est trois fois plus répétable.

L'imagerie permet ainsi de prendre en compte les RC issues des tissus intermusculaires et des tissus périphériques aux organes internes (cf. les réserves les plus abondantes), au contraire de la NEC, par exemple, qui ne permet de mesurer que les réserves les plus périphériques.

3.2.3. Mesures physiologiques

Les RC peuvent aussi être mesurées grâce à des méthodes de suivis physiologiques des individus, qui permettent de confirmer et d'affiner les mesures zootechniques. En effet, les niveaux et variations des RC sont liées à la concentration plasmatique en certains métabolites et hormones, induisant l'anabolisme ou le catabolisme des lipides en illustrant ainsi la dynamique du métabolisme énergétique des animaux. Sont principalement utilisés, la concentration en glucose plasmatique, en T_3 plasmatique, en AGNE, en insuline plasmatique, en leptine plasmatique et en β -OHB (Caldeira et al., 2007 ; González-García et al., 2014). Chez les ruminants, le glucose, bien que souvent utilisé pour analyser les variations des RC (dosage facile et peu cher) n'est pas considéré comme un indicateur très sensible du statut énergétique de l'animal dû notamment aux caractéristiques du métabolisme énergétique de ces espèces (Mouffok et al., 2011).

Certains articles ont porté sur le lien entre nutrition, statut énergétique et concentrations hormonales chez le bovin. Ainsi, Mouffok et al. (2011) ont déterminé des corrélations positives entre l'état d'engraissement et la concentration plasmatique en glucose avec une plus forte concentration de glucose chez les animaux très gras . En effet, un déficit énergétique, chez ces mêmes animaux, implique une diminution de la sécrétion d'insuline, ce qui permet la libération du glucose. Caldeira et al. (2007), quant à eux, ont montré que l'augmentation de la concentration en insuline en lien avec un taux élevé de glucose et d'AGNE chez les animaux obèses est signe d'une insulino-résistance, ce qui signifie que l'insuline ne peut plus jouer son rôle de régulation. Ils concluent que les meilleurs indicateurs pour étudier le statut énergétique d'un animal sont le glucose, l'insuline et les AGNE. En effet, une forte concentration en AGNE indique les périodes où l'animal mobilise ses RC, tandis qu'une faible concentration en AGNE indique une période à l'équilibre voire une période de reconstitution des RC (Caldeira et al., 2007).

González-García et al. (2014) ont présenté pour la première fois les variations de différentes hormones impactant la dynamique des RC au cours d'un cycle de production chez les brebis de race Romane (Figure 20). Dans leur étude, les RC commencent à être mobilisées à partir de la lutte et tout au long de la gestation, ce qui est caractérisé par une diminution de la concentration en glucose et T_3

en début de gestation, associé à une reconstitution des RC, puis par une augmentation du glucose, β -OHB, T_3 et insuline en fin de gestation et une augmentation de la concentration en AGNE tout au long de cette période. Ces concentrations vont augmenter jusqu'au moment de la mise-bas, voire jusqu'au début de l'allaitement pour certaines hormones. Cette augmentation est aussi en lien avec une concentration plus faible en leptine, signe d'une mobilisation des RC lors de cette période en fort déficit énergétique. L'augmentation de la lipolyse (et donc de la concentration en AGNE) durant la lactation est généralement liée à une diminution de la concentration en insuline (Bewley et Schutz, 2008 ; González-García et al., 2014). Lors de la période de reconstitution des RC à partir de la fin d'allaitement, ou après sevrage et jusqu'à la lutte suivante, la concentration en leptine augmente fortement, suivie d'une forte baisse de la concentration en T_3 (González-García et al., 2014).

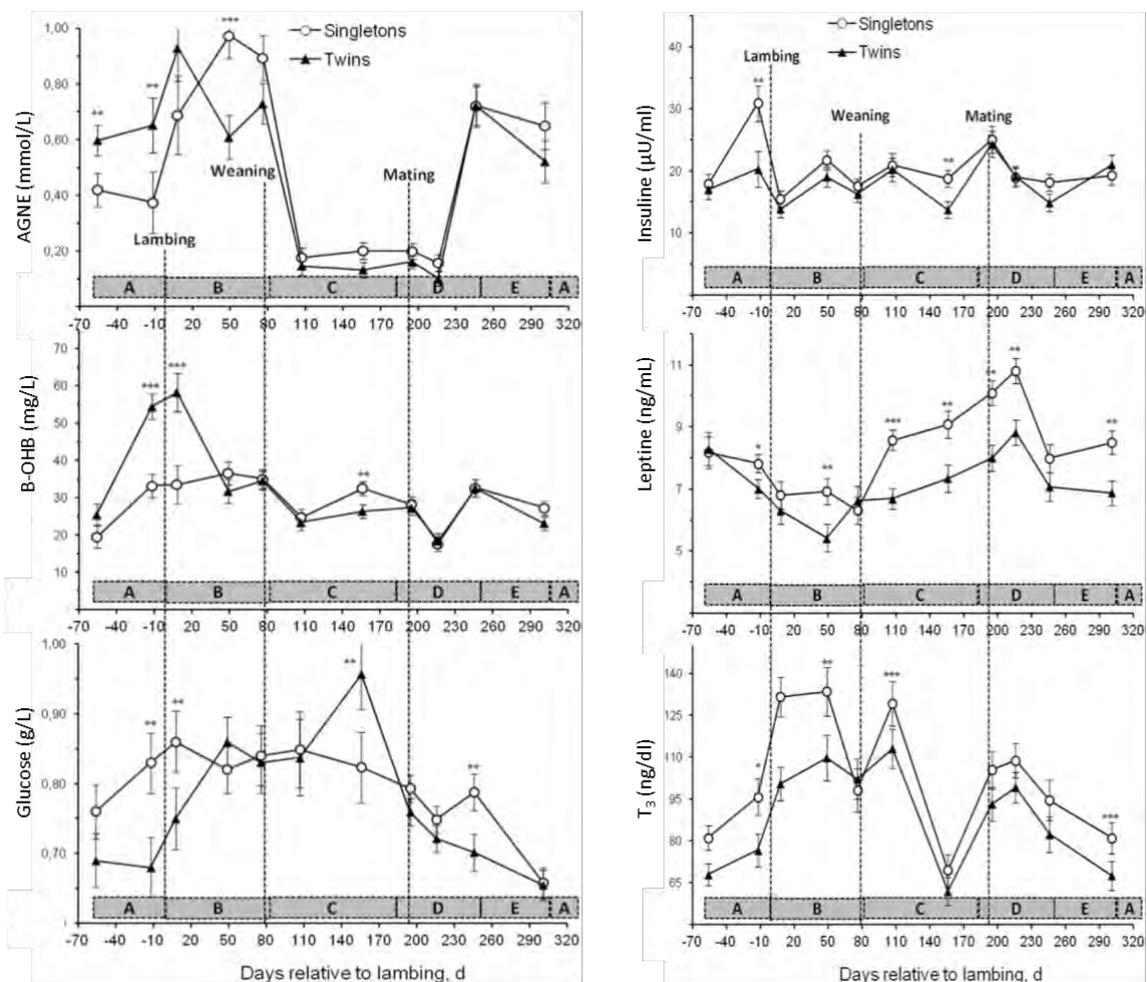


Figure 20. Concentrations en métabolites et hormones plasmatiques chez des brebis de race Romane multipares au cours d'un cycle de production (adapté de González-García et al., 2014).

Les principaux inconvénients de ces méthodes physiologiques restent qu'elles sont invasives, qu'elles requièrent de nombreux chantiers de prises de sang, des équipements et des consommables de laboratoire coûteux pour les analyses. C'est pourquoi elles ne sont pas régulièrement pratiquées dans les élevages commerciaux (Bewley et Schutz, 2008) mais restent par contre très utiles pour

l'étude des mécanismes complexes de régulation des variations des RC dans des conditions d'expérimentation.

3.2.4. Autres méthodes indirectes

D'autres méthodes telles que l'impédance bioélectrique (**BIA**), la conductivité corporelle (**TOBEC**), le potassium total corporel (^{40}K) ou l'utilisation de l'oxyde de deutérium (D^2O) permettent aussi d'estimer les RC des animaux. La BIA peut être mesurée assez facilement sur les animaux pour estimer la masse totale des muscles squelettiques et la masse totale des muscles maigre via des équations de régression (Marchello et Slinger, 1994). La BIA permet ainsi de connaître la composition corporelle des animaux et donc d'en déduire le pourcentage de gras dans le corps grâce à des équations de prédiction (Loan, 1990). La méthode de TOBEC permet de mesurer la masse maigre d'un animal (et donc la masse de lipides du corps) mais semble atteindre ses limites lorsque les animaux présentent trop peu de gras (Voltura et Wunder, 1998). Anderson et al. (1961) ont testé la méthode du ^{40}K pour estimer la masse totale de gras du corps. Cette méthode a d'abord été utilisée chez l'humain et a démontré son intérêt pour estimer la composition corporelle des ruminants de par son utilisation non traumatique et des résultats très répétables dans le temps (Belyea et al., 1978). Enfin, la méthode utilisant le D^2O permet d'estimer indirectement la masse d'eau du corps et peut ainsi être utilisée pour estimer les RC dans le corps des animaux grâce à une équation de prédiction qui permet de lier la masse d'eau du corps avec sa masse de graisse. Pour ce faire, le D^2O est administré par intraveineuse et sa concentration est ensuite estimée par spectroscopie infra-rouge. Cette méthode est efficace mais peu utilisée du fait de son fort coût et de la nécessité d'utiliser des manipulations lourdes et invasives (Foot et Greenhalgh, 1970 ; Atti et al., 2000).

4. Les facteurs de variations non génétiques des réserves corporelles

De nombreux facteurs peuvent impacter l'état d'engraissement d'un animal. Ces facteurs de variation, regroupés en deux sous-ensembles : environnementaux et individuels, doivent donc être pris en compte dans les différentes analyses à mener.

4.1. Les effets environnementaux

Les effets environnementaux impactant les RC peuvent être de plusieurs types :

- le **type de système** d'élevage (choix de pratiques de conduite plus ou moins intensives avec hébergement en bergerie, pâturage intensif avec des stratégies de conservation, stockage du fourrage ou pâturage extensif, intensité du système de reproduction et productivité attendue en fonction aussi de la génétique du troupeau...) présente un impact sur le système d'alimentation des

animaux. Ainsi, les herbivores, dont les ruminants (bovins, ovins et caprins), en pâturage extensif reposent beaucoup plus sur la gestion de leurs RC et leur capacité à les moduler, en comparaison avec des animaux dont l'alimentation plus équilibrée, parfois *ad-libitum*, induit des conditions corporelles plus « confortables », avec par exemple des carcasses plus grasses et des NEC plus élevées (Cameron et al., 2001 ; Washburn et al., 2002).

- **l'année ou la saison de mesure, de suivi.** En effet, d'une année à l'autre (et d'une saison à l'autre), les animaux, qu'ils soient élevés en intérieur ou en extérieur, peuvent nécessiter plus ou moins leurs RC pour faire face à des aléas climatiques ou alimentaires, induisant des déséquilibres dans le bilan énergétique sur différents points des cycles productifs et de la vie. Ainsi, Moro-Méndez et al. (2008) ont déterminé que l'année de mesure avait un impact sur la NEC lors de la première et de la deuxième lactation chez les vaches Holstein et uniquement lors de la première lactation chez les vaches Ayrshires. Cependant, lorsqu'ils comparent la moyenne des moindres carrés (cf. *Least squares means* en anglais) pour chaque année dans chaque parité, aucune différence n'est observée dans les valeurs de NEC. Les auteurs n'ont pas identifié pour quelles raisons cet effet année ne se retrouve que dans les premières lactations. Ces effets de l'année sur la condition corporelle du troupeau et le statut des RC des animaux sont principalement à prendre en compte dans les conditions des systèmes d'élevage en extérieur, là où les variations climatiques interannuelles vont affecter la pluviométrie, les températures et donc directement la disponibilité de biomasse fourragère au cours de l'année.

- **l'alimentation.** L'alimentation, qui peut parfois être directement liée au choix du système d'élevage, joue un rôle important, voire primordial, dans les variations de NEC et de RC. En effet, un régime qui ne sera pas adapté, trop pauvre en énergie par exemple, risque de défavoriser la femelle au cours de son cycle de production. Ainsi, Nielsen et al. (2010), par exemple, ont montré que des vaches laitières nourries avec un régime à haute densité énergétique pendant 100 jours avant le vêlage présentaient une NEC supérieure, au moment du vêlage, en comparaison à des vaches nourries avec un régime à faible densité énergétique (NEC de 2,68 contre 2,34, respectivement ; Figure 21) mais qu'elles mobilisaient plus leurs RC durant leur début de lactation. Dale et al. (2017), quant à eux, ont travaillé sur des régimes haut et bas en teneur en protéines brutes chez des vaches laitières maigres. Les vaches avec le régime faible en teneur protéique ont présenté un PV plus faible que les autres durant la période qui couvre 13 semaines avant la mise-bas jusqu'au vêlage. Cependant la NEC n'était pas différente, 9 semaines avant le vêlage, entre les vaches des deux régimes alimentaires contrastés. De plus, ces auteurs n'ont pas trouvé de différences dans le contenu des tissus de RC, pendant la période post-mise-bas. Il semblerait ainsi que les régimes à faible teneur protéique n'améliorent ni ne détériorent la NEC au moment de la mise-bas alors que des régimes à

faible teneur énergétique diminuent généralement la condition corporelle des animaux. De plus, Atti et al. (2004), dans les conditions de Tunisie, ont montré que des brebis de la race Barbarine sous-alimentées (200 g de foin d'avoine par jour) peuvent perdre jusqu'à 36% de leur PV initial en 160 jours, ce qui montre une forte utilisation des RC pour faire face à des perturbations nutritionnelles saisonnières.

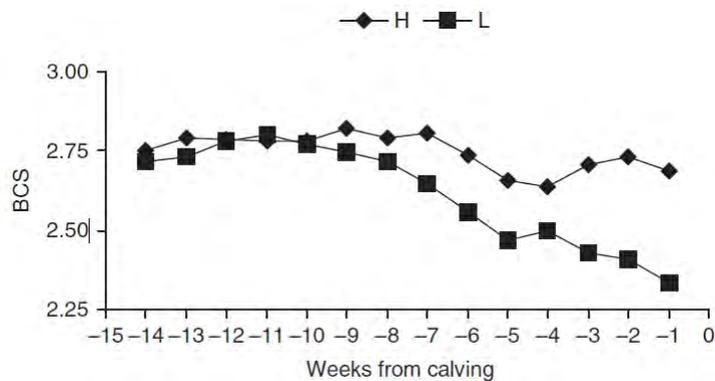


Figure 21. Note d'état corporel (BCS) chez des vaches nourries avec un régime à haute densité énergétique (H) ou basse densité énergétique (L) durant les 14 dernières semaines de gestation (Nielsen et al., 2010).

- la **finalité productive**. Des différences peuvent être observées au niveau de l'état corporel en fonction de la spécialisation (ou non) de la femelle. En effet, il est généralement admis qu'une femelle laitière aura un état corporel plus faible qu'une femelle allaitante ou à production mixte. Chez les ovins, Sezenler et al. (2011) a montré que la race rustique mixte Kivircik (productrice de lait, viande et laine) avait une meilleure condition corporelle tout au long de son cycle de production que la race rustique laitière Sakiz. Ce facteur est aussi en lien avec la race de l'animal.

4.2. Les effets individuels

Des différences au niveau individuel peuvent aussi impacter la gestion des RC et la façon selon laquelle les processus de mobilisation et reconstitution des RC se déroulent. En général, ces facteurs sont les suivants :

- le **sexe**. Des différences entre mâles et femelles sont classiques et bien connues vis-à-vis de la composition corporelle et de la distribution des dépôts du tissu adipeux au niveau de l'anatomie (Mendizabal et al., 2011). Les mâles accumulent moins de gras autour des organes internes que les femelles (pour les ovins et les caprins ; Thonney et al., 1987). Cependant, les femelles, au stade adulte, sont plus grasses que les mâles de manière générale avec, pour des caprins à 28 kg de PV, un pourcentage de gras qui est autour de 19 % chez les femelles et de 12 % chez les mâles (Lewis et Emmans, 2007 ; Mahgoub et Lodge, 1996). Ces différences sont souvent expliquées par le fait que les mâles déposent préférentiellement du muscle plutôt que du gras, au contraire des femelles.

- le **potentiel de production (potentiel génétique)**. Des femelles avec un fort potentiel de production ont tendance à utiliser de façon plus significative leurs RC pour couvrir leurs besoins nutritionnels plus importants. Généralement, les femelles plus productives présentent une condition corporelle plus faible que les femelles moins productives, ce qui peut indiquer, chez les laitiers, une utilisation préférentielle des nutriments pour la production de lait, par exemple, plutôt que pour reconstituer des RC (Dechow et al., 2003).

- l'**âge de mise à la reproduction**. Il peut varier en fonction des races (précocité sexuelle) mais aussi intra-race, en fonction de l'intensité du système d'élevage ou du type de conduite des animaux (cf. choix de l'éleveur). Généralement, les animaux qui sont mis à la lutte jeunes ont des RC plus faibles que ceux mis à la lutte plus tard, ce qui est sans doute dû au fait que les animaux les plus jeunes continuent leur croissance en même temps qu'ils démarrent leur production (Rose et al., 2013 ; González-García et Hazard, 2016). A l'inverse, Koenen et al. (2001) ont déterminé que les vaches qui mettent bas les plus jeunes ont des conditions corporelles plus importantes que les vaches mettant bas plus âgées, avec une différence de 15 mois entre les deux âges. Ce résultat pourrait être dû au système d'alimentation, avec des rations différentes pour préparer les animaux à une reproduction plus précoce mais aucune information n'est fournie sur ce point dans l'article.

- le **cycle de production** (en lien avec l'âge). Le cycle de production est souvent défini comme la période entre deux mises à la reproduction successives, aussi appelées luttés chez les ovins. Il est généralement accepté que les animaux primipares présentent un poids plus faible que les animaux multipares avec une augmentation du poids à chaque nouveau cycle de production et une augmentation du poids jusqu'à environ 3-4 ans (en fonction de la race et du milieu), sans doute en lien avec la finalisation du processus de croissance (Boujenane et al., 2013). Ainsi, Roche et al. (2007) ont démontrés que les vaches laitières primipares, malgré une NEC plus élevée que les multipares au moment de la mise-bas, perdent plus de condition corporelle (et donc de RC) que les multipares et mettent plus de temps à reconstituer leurs réserves. De même, Moro-Méndez et al. (2008) ont identifié que les vaches Holstein primipares mettent bas avec une NEC plus élevée que les vaches en deuxième lactation et que la NEC des vaches Ayrshires augmente au fur et à mesure des cycles de production. A l'inverse, Coffey et al. (2004) et Schwager-Suter et al. (2000) ont démontré que des vaches laitières perdaient plus de NEC dans les lactations 2 et 3 que dans la première, c'est-à-dire que le niveau des RC diminuait progressivement au fur et à mesure des cycles de production. Ceci pourrait être dû aux différents régimes alimentaires auxquels sont soumises les vaches des différentes études. Chez les ovins, González-García et al. (2015), ont identifié un impact de la parité sur la NEC pour des brebis de race Lacaune avec des animaux primipares ayant une meilleure condition que les multipares, mais n'en ont pas trouvé chez les brebis de race Romane, ce qui peut

aussi être en lien avec la taille de portée des brebis Romane où la NEC est plus importante chez les adultes avec un seul agneau (González-García et al., 2014).

- le **stade physiologique**. Au cours de son cycle de production, une femelle, chez les ruminants, va passer par différents stades physiologiques tels que le moment de la mise à la reproduction, la période de gestation, le moment de la mise-bas et la période d'allaitement durant lesquels la femelle (laitière ou allaitante) va principalement mobiliser ses RC, et le moment du sevrage suivi par la période de post-sevrage ou tarissement où elle va principalement reconstituer ses RC (González-García et al., 2014; 2015). De plus, les trajectoires sont sensiblement les mêmes entre les ovins laitiers ou allaitants. Ce facteur est aussi fonction du système d'élevage et d'alimentation. Chez les vaches allaitantes, la NEC est plus importante en fin d'allaitement / sevrage, ce qui correspond à la période estivale voire automnale, lorsqu'elles peuvent reconstituer leurs RC (Arango et al., 2002). En effet, les besoins énergétiques des animaux varient en fonction du stade physiologique. Ainsi, chez la vache laitière, les besoins augmentent fortement entre la gestation et la lactation (Figure 22).

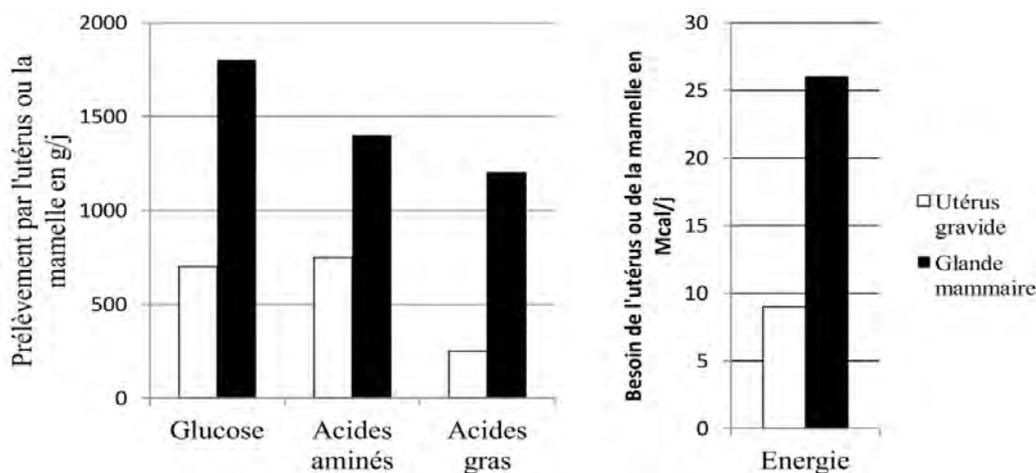


Figure 22. Demande énergétique à 250 jours de gestation (blanc) et 4 jours après le vêlage (noir) chez la vache laitière Holstein (adapté de Bell, 1995).

Pour une brebis laitière prolifique de 60 kg avec deux agneaux, son besoin énergétique est de 1,4 MCal à six semaines avant l'agnelage et augmentent fortement jusqu'à 2,5 MCal au moment de l'agnelage (Gadoud, 1992).

- la **taille de la portée**. Chez les mammifères, et donc chez les ruminants, la quantité de fœtus qui se développent durant la gestation augmente les besoins énergétiques de la femelle. Ceci impacte aussi son niveau de production après la mise-bas et ses besoins pendant la phase d'allaitement. González-García et al. (2014, 2015) ont étudié cet impact sur des brebis Lacaune et Romane en comparant des brebis avec un seul agneau et des brebis avec des jumeaux sur plusieurs caractères tels que la NEC, le PV et le profil métabolique. Ainsi, dans les deux races, la NEC est plus élevée, quel que soit le stade

physiologique, chez les brebis avec un seul agneau qu'avec deux, ce qui est lié à une mobilisation plus élevée des RC chez les brebis avec deux agneaux ou plus (confirmée par un taux plus élevé en AGNE et β -OHB entre la fin de gestation et le sevrage ; Figure 23 ; Everts, 1990 ; González-García et al., 2014). Chez les brebis Romane, cette perte de NEC est aussi accompagnée d'une perte de PV qui n'est pas observée chez la Lacaune, ce qui peut être dû aux effets d'un système d'alimentation plus variable dans des conditions de parcours. De plus, Everts (1990) a montré que les besoins énergétiques étaient multipliés par 1,5 pour une brebis d'environ 85 kg dans son dernier mois de gestation avec 5 fœtus comparé à une gestation avec 1 seul fœtus. Ainsi les brebis avec deux agneaux, ou plus, utilisent plus leurs RC que les brebis avec un seul agneau.

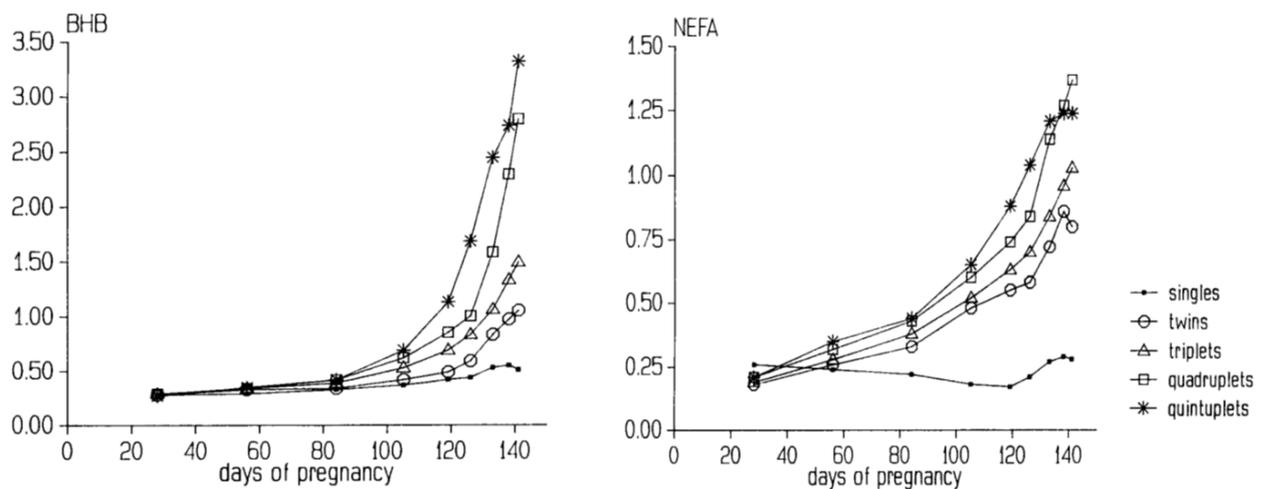


Figure 23. Effet de la taille de portée sur les concentrations plasmatiques de β -hydroxybutyrate (BHB, à gauche, mmol/L) et d'acides gras non estérifiés (NEFA, à droite, mmol/L) au cours de la gestation de brebis de même âge en moyenne (adapté de Everts, 1990).

5. Déterminisme génétique des réserves corporelles

5.1. Méthodologie de la génétique quantitative

5.1.1. Les bases moléculaires de la génétique

L'information génétique des êtres vivants est stockée dans l'ADN (Acide Désoxyribonucléique), présente dans le noyau des cellules eucaryotes. Cet ADN est composé de deux brins qui sont liés par des bases nucléotidiques. Ceux-ci contiennent les quatre bases azotées, que sont l'adénine (**A**), la thymine (**T**), la cytosine (**C**) et la guanine (**G**) liées par paires (**AT** ou **CG**) au sein de la structure en double hélice de l'ADN (Figure 24).

Chez les eucaryotes, l'ADN est principalement contenu dans les chromosomes ; il peut aussi se trouver dans certains organites tels que la mitochondrie ou le chloroplaste. Chez les mammifères, les chromosomes se retrouvent sous forme de paires (26 paires chez les ovins, plus une paire de chromosomes sexuel), l'un provenant du côté maternel et l'autre du côté paternel. Seule une petite

portion de l'ADN (entre 1 et 3 % chez les mammifères) est codante (Sims et al., 2009). Ceci signifie que l'ADN porte les gènes (morceau d'ADN qui va coder pour une protéine), présents en deux copies (maternelle et paternelle) appelées allèles. Cette paire d'allèles compose le génotype de l'animal à un *locus* (cf. position) du génome.

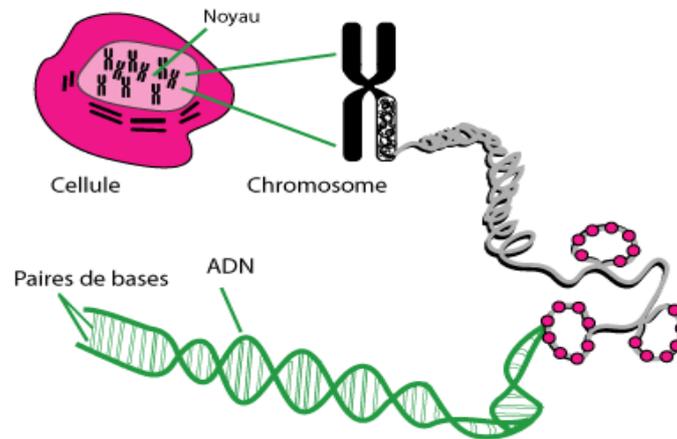


Figure 24. Schéma de l'information génétique contenue dans la cellule eucaryote (Source : <https://bio-genome.skyrock.com>)

Lorsque ces allèles sont identiques, le génotype est dit homozygote et lorsqu'ils diffèrent, le génotype est dit hétérozygote. La technique du génotypage permet d'avoir accès au génotype d'un individu. Si à un *locus*, les allèles sont différents, il est appelé SNP (*Single Nucleotide Polymorphism* ou polymorphisme d'un seul nucléotide). Les SNP sont des marqueurs moléculaires très répandus dans le génome (1 tous les 300 à 1000 paires de bases pour la plupart des génomes ; Brouillette et al., 2000 ; Shubutowski et al., 2001) et qui sont utilisés en génétique quantitative pour génotyper les animaux.

La génétique quantitative est une science qui permet l'étude de la transmission des caractères au fil des générations, la variation de ces caractères au cours du temps, ainsi que les variations au sein des populations (ou races) et entre les populations. C'est sur cette variabilité génétique qu'est basée la notion d'amélioration génétique.

5.1.2. Le modèle polygénique

La valeur mesurée d'un caractère observable chez un animal correspond au phénotype (**P**) de cet individu. La valeur de ce phénotype est imputable à deux composantes : l'effet du génotype de l'animal **G** et l'effet de l'environnement **E**. Ainsi, $P = G + E$.

Parmi les effets de l'environnement **E**, il existe les effets dits fixes (l'année de la campagne, le troupeau, le rang de mise-bas, la taille de la portée, l'âge, le sexe, le statut physiologique...), avec un

nombre limité de niveaux, et les effets dits aléatoires avec un nombre très important de niveaux et qui caractérisent l'environnement propre de chacun des animaux.

Le génotype G peut être défini comme suit : $G = A + D + I$. Avec A la valeur génétique additive de l'animal (cf., somme des effets additifs moyens des gènes qui vont coder pour un caractère), D la valeur de codominance (cf., somme des effets d'interactions entre les allèles d'un même *loci*) et I , la valeur d'épistasie (cf., somme des effets d'interactions entre les allèles de *loci* différents). En génétique animale, on s'intéresse à la valeur génétique additive car elle est supposée représenter la plus grande part transmise aux descendants.

Le modèle linéaire mixte est le plus souvent utilisé pour analyser les performances des animaux (San Cristobal et al., 2002). Il comprend les effets fixes, les effets aléatoires environnementaux et les effets aléatoires génétiques : $y = X\beta + Zaa + Wcc + e$. Avec y le vecteur correspondant aux observations du caractère d'intérêt, β le vecteur des effets fixes, a et c les vecteurs des effets aléatoires génétiques et d'environnement permanent avec les matrices d'incidence X , Za et Wc , respectivement, et e le vecteur des effets résiduels, qui suit une loi normale d'espérance nulle et de variance $I\sigma_e^2$.

5.1.3. Les méthodes d'estimation des paramètres génétiques

Le statisticien anglais, Fisher, propose en 1918 le modèle infinitésimal pour estimer les paramètres génétiques des animaux (Fisher, 1919). C'est encore ce modèle qui est généralement utilisé de nos jours pour réaliser les estimations. Ce modèle considère que les caractères quantitatifs sont contrôlés par un grand nombre de gènes à faibles effets et indépendants les uns des autres. On peut y appliquer le théorème central limite (cf. toute somme de variables aléatoires indépendantes tend vers une variable aléatoire normale) et ainsi considérer que la valeur génétique additive suit une distribution normale.

En utilisant le modèle polygénique et en considérant l'absence d'interaction génotype \times milieu, on obtient : $\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$ avec σ_P^2 la variance phénotypique, σ_G^2 la variance génétique et σ_E^2 la variance de l'environnement. En génétique animale, on considère la valeur génétique additive plutôt que la valeur génétique au sens large, on considère alors que $\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_E^2$ avec σ_A^2 la variance génétique additive.

La notion d'héritabilité est basée sur ce calcul puisqu'elle est obtenue en divisant la variance génétique additive par la variance phénotypique : $h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2}$. L'héritabilité, avec des valeurs comprises entre 0 et 1, se calcule pour une population donnée, dans un environnement donné et pour un

caractère quantitatif donné. Si elle est inférieure à 0,2 (pour le caractère de fertilité par exemple) elle est considérée comme faible, si elle est comprise entre 0,2 et 0,4 (pour la quantité de lait chez les ruminants par exemple) elle est considérée comme moyenne, et enfin, si elle est supérieure à 0,4 (pour le pourcentage de gras dans la carcasse chez les bovins par exemple) elle est considérée comme forte. Une des conditions pour que la sélection d'un caractère soit efficace dans une population est que ce même caractère présente une valeur importante d'héritabilité dans cette population.

Une autre notion importante en génétique est le coefficient de corrélation génétique. Ce coefficient permet de mesurer la liaison existant entre les valeurs génétiques additives d'un même individu pour deux caractères différents (A_1 et A_2). Il se calcule ainsi : $R(A_1, A_2) = \frac{\text{cov}(A_1, A_2)}{\sigma_{A_1} \times \sigma_{A_2}}$.

Ce coefficient varie entre -1 et 1. Plus la corrélation va se rapprocher de 1 ou de -1, plus les gènes à l'origine du déterminisme du premier caractère agiront aussi sur le déterminisme du second caractère. Si la corrélation est inférieure à 0, elle est dite négative, c'est-à-dire que les valeurs génétiques des deux caractères évoluent en sens inverse. Si la corrélation est supérieure à 0, elle est dite positive et les valeurs génétiques des deux caractères évoluent dans le même sens.

5.1.4. Les différents types de marqueurs génétiques

Un marqueur génétique est une séquence polymorphe de l'ADN, facilement identifiable et dont l'emplacement sur le chromosome est connu. Il peut être utilisé pour cartographier le génome et ainsi permettre de suivre la transmission d'un segment de chromosome au fil des générations. Trois principaux types de marqueurs existent en génomique animale : les polymorphismes de longueur des fragments de restriction (RFLP), les microsatellites (séquence courtes, de 2 à 6 nucléotides, et répétées 10 à 20 fois) et les SNP (séquence avec une seule paire de base) (Yang et al., 2013).

La technique du RFLP utilise le principe que des mutations, des additions ou des délétions impactent souvent le génome et réorganisent ainsi les sites de restriction des enzymes. La taille des fragments de restriction est alors modifiée et il est possible d'observer un polymorphisme. Cette technique puissante est une des premières à avoir été largement utilisée pour déterminer des polymorphismes de l'ADN mais son inconvénient majeur réside dans le fait qu'elle est basée sur une approche par gel qui n'est pas pratique pour la détection à haut-débit (Beuzen et al., 2000).

Les séquences d'ADN dans lesquelles se trouvent les microsatellites sont amplifiées grâce à la technique PCR puis révélés par électrophorèse. L'intérêt de ces marqueurs réside dans leur polymorphisme important (répétition d'une séquence) mais leur fréquence d'apparition est limitée le

long du génome (1 microsatellite tous les 100 à 500 kb ; Primmer et al., 1997) et leur coût de génotypage est assez élevé.

Les SNP sont, individuellement, moins informatifs que les microsatellites puisqu'ils correspondent à la mutation d'un seul nucléotide, mais ils ont l'avantage d'être très abondants et typés à des coûts réduits grâce au développement de puces à SNP. Ces puces ont été créées dans le but d'avoir un grand nombre de marqueurs moléculaires pour obtenir des génotypages d'animaux de bonne qualité. Trois types de puces sont principalement utilisées actuellement : les puces contenant 50 000 marqueurs SNP (50k), dites de moyenne densité et qui sont les plus courantes ; les puces contenant 800 000 marqueurs SNP (800k), dites de haute densité et qui sont utilisées dans le but de détecter de nouveaux gènes d'intérêt par exemple ; les puces contenant 15 000 marqueurs SNP (15k), dites basse densité et qui permettent de génotyper un grand nombre d'animaux au vu de leur coût réduit.

Depuis quelques années, de nouvelles technologies de génotypage par séquençage voient le jour, elles sont connues sous le nom de « Next-Generation Sequencing » (**NGS**). Les NGS offrent une densité d'information très forte, ce qui peut permettre de se rapprocher plus facilement de la région causale associée à un phénotype d'intérêt. Ainsi, le génotypage par séquençage produit énormément d'informations de séquence à faible coût mais demande une forte capacité de calcul pour positionner correctement ces séquences sur le génome (Metzker, 2010 ; Zhou et al., 2010).

5.1.5. Locus à effet quantitatif et déséquilibre de liaison

L'étude du déterminisme génétique d'un caractère implique également la recherche de régions du génome associées à ce caractère. Un seul, plusieurs ou un grand nombre de gènes peuvent expliquer la composante génétique d'un caractère (Figure 25). Si le caractère est codé par un gène principal, celui-ci est dit à effet majeur, tels que le gène d'hypertrophie musculaire chez le bovin ou le gène de prolificité Booroola chez les ovins (Davis et al., 1982 ; Hanset et Michaux, 1985). Si le caractère est codé par plusieurs gènes mais en nombre limité avec de petits à moyens effets, ces gènes sont regroupés dans des régions chromosomiques appelées QTL. La détection des QTL (*Quantitative Trait Loci* ou Locus à effet quantitatif) est réalisée grâce à des tests statistiques qui estiment l'association entre des phénotypes et des marqueurs génétiques. Enfin, si le caractère est codé par un grand nombre de gènes et qu'ils ont chacun de petits effets, ces gènes sont alors appelés polygènes. Lorsque des caractères sont codés par plusieurs gènes et qu'ils ont donc une large gamme de valeur, mesurable, ces caractères sont dits quantitatifs.

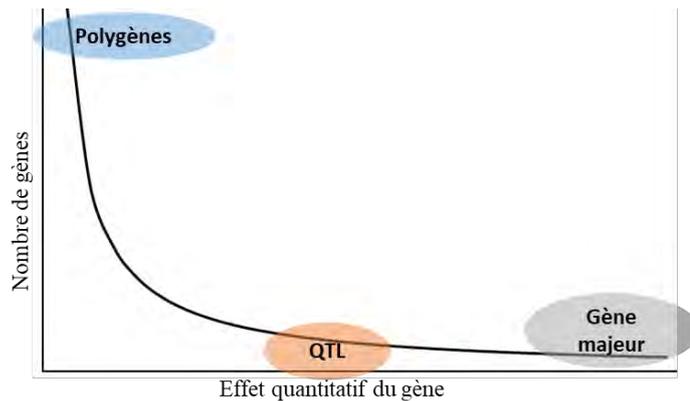


Figure 25. Répartition des gènes majeurs, QTL et polygènes en fonction de la part de la variance expliquée par chacun d'eux et le nombre de gènes qui les compose.

Le principe de détection des QTL repose sur l'existence d'une différence de performance moyenne en fonction de la transmission des allèles marqueurs (appelés M1 et M2). Cette différence est due à la ségrégation des allèles de QTL (appelés Q1 et Q2) qui sont en DL avec un marqueur (Figure 26). Ainsi, si un parent est homozygote M1Q1/M1Q1 et l'autre est hétérozygote M1Q1/M2Q2, le descendant pourra être Q1/Q1 lorsque les parents transmettent M1 et Q1/Q2 lorsqu'ils transmettent M1 et M2, s'il n'y a pas de recombinaison entre M et Q.

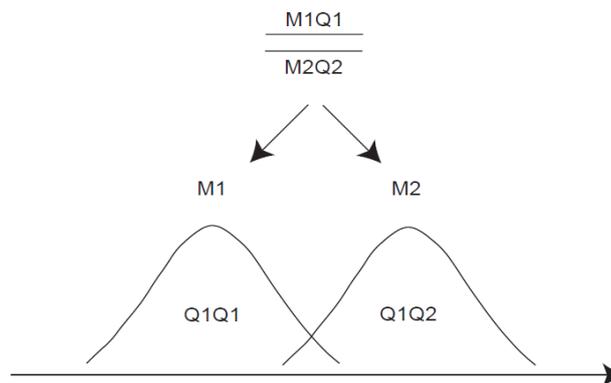


Figure 26. Principe général de la détection de QTL avec deux allèles Q1 et Q2 en ségrégation avec un marqueur à deux allèles, M1 et M2 (Le Roy et Elsen, 2000).

Il existe différentes méthodes de détection de QTL : l'analyse peut être réalisée à l'échelle de la population, c'est l'analyse d'association ou elle peut être réalisée au niveau familial, et dans ce cas, on parle d'analyse de liaison (Hu et al., 2019). L'analyse de liaison permet d'évaluer si deux *loci* se transmettent de manière indépendante au fur et à mesure des générations tandis que l'analyse d'association permet de savoir s'il existe un DL entre les allèles d'un marqueur et d'un QTL. Ces deux analyses prennent en compte la structure familiale grâce à l'utilisation du pedigree ou de la matrice de parenté.

Les SNP autour des régions QTL, couplés à la connaissance de la généalogie des animaux et de la mesure d'un phénotype des individus, vont permettre de déterminer l'effet des QTL sur ce

phénotype. En effet, si les SNP sont proches des gènes d'intérêt, il n'y aura pas ou très peu de recombinaison entre les deux, on parle alors de liaison génétique et le locus devient un marqueur du segment contenant les gènes d'intérêt. Le déséquilibre de liaison (**DL**) est défini lorsqu'il y a une association préférentielle entre un allèle d'un locus avec un autre locus. Si l'un des deux locus est un marqueur SNP et l'autre un allèle de QTL, cela crée une dépendance entre les deux locus qui est utilisée pour capter la présence du QTL. Des valeurs importantes pour le DL ont été trouvées jusqu'à 10 cM, en présence d'une liaison génétique, mais ce DL a aussi été fréquemment identifié entre des marqueurs non liés (McRae et al., 2002; Meadows et al., 2008).

Concernant les espèces d'élevage, peu de facteurs sont connus comme impactant le DL. Les forces qui agissent principalement sur le DL sont les différentes dynamiques de population dont la dérive génétique ou les croisements, la sélection avec l'effet d'entonnoir (cf. épisode de réduction sévère de la population avec baisse de la diversité génétique de l'espèce) et la taille de la population effective (Haley, 1999). Ainsi, des races anciennes, très grandes et donc diversifiées au niveau génétique, telles que les races ovines Merinos ou la Coopworth, présentent une distance pour le DL en fort déclin due à la grande taille de population effective et de nombreuses recombinaisons (McRae et al., 2002; Meadows et al., 2008). A l'inverse, une race plus locale et n'ayant pas subi de croisements ou de migrations au cours de son histoire et descendant donc d'un faible nombre d'ancêtres conserve un DL sur de plus larges distances génétiques. La brebis Romane, race plutôt récente et issue d'un croisement entre deux races différentes, devrait sans doute présenter une distance pour le DL assez restreinte du fait de nombreuses recombinaison. Sallé et al. (2012) ont ainsi identifié un r^2 de 0,13 pour la Romane pour une distance de marqueurs moyenne (cf. 57 kb).

5.1.6. Les QTL identifiés chez les ovins

De nombreux QTL ont été déterminés chez les ovins. La base de données QTLdb (Hu et al., 2019) recense, pour les ovins, plus de 3000 QTL sur 166 articles publiés représentant près de 260 caractères différents. De plus, quelques gènes majeurs ont été identifiés chez les ovins, par exemple pour la résistance aux maladies avec le gène Prn-p de la tremblante ou pour la prolificité avec les gènes Booroola, *BMP15* (Bone morphogenetic protein 15), *GDF9* (Growth/ differentiation factor 9) et Lacaune (Elsen et al., 1997; Bodensteiner et al., 1999; Bodin et al., 2007). Chez la race Texel Belge, un autre gène majeur, codant pour une hypertrophie musculaire a été identifié (Grasset et al. 2009). Cependant, aucun gène majeur n'a encore été détecté pour des caractères d'adiposité.

5.1.7. L'amélioration génétique

L'amélioration génétique s'appuie donc sur des concepts de génétique et de statistique pour optimiser les performances des individus sur un ensemble de caractères d'intérêts. Cette

amélioration est réalisée sur plusieurs générations en choisissant les animaux reproducteurs avec le meilleur potentiel génétique pour les caractères d'intérêt et en faisant attention à la gestion des accouplements entre ces individus. En France, pour les ovins allaitants, par exemple, les éleveurs-sélectionneurs se sont regroupés en fonction des races dès le début du 20^{ème} siècle et enregistraient les généalogies dans des livres généalogiques. Puis l'application de la loi d'orientation agricole en 2006, en remplacement de la loi sur l'élevage de 1966, a permis l'organisation des Organismes de sélection (**OS**) conduisant les schémas d'amélioration génétique (Sellier et al., 2019).

Ces schémas reposent sur l'élevage d'animaux qui sont phénotypés et évalués sur des caractères d'intérêt dépendant des objectifs de sélection. Ces schémas dépendent des races et peuvent être réalisés en croisement ou en race pure, et reposent sur la mise en place d'un contrôle des performances. Chez les ovins allaitants, ils sont généralement organisés de manière pyramidale avec un noyau de sélection proposant, à la lutte (artificielle ou naturelle), des mâles reproducteurs améliorateurs. La base se compose des élevages commerciaux qui utilisent la semence des mâles sélectionnés dans le noyau.

Ainsi, pour la race Romane, le schéma de sélection est réalisé en race pure. Il est basé sur un schéma sur ascendance avec contrôle individuel de performance en deux étapes. La première étape inclut la sélection des mâles à l'entrée du contrôle individuel, qui est basée sur les aptitudes maternelles telles que la prolificité, la fertilité et la valeur laitière, en utilisant l'index des parents. La seconde étape inclut la sélection des mâles à l'issue du contrôle individuel, basée cette fois sur des aptitudes bouchères et de croissance avec établissement d'un index individuel sur les caractères de croissance, de gras et de développement musculaire. En France, il existe deux stations de contrôle individuel qui peuvent évaluer de 500 à 600 agneaux par an (OS Romane, 2020).

Chez de plus en plus de races ovines et bovines, des caractères portant sur la santé de l'animal et sa robustesse face aux aléas sont aussi entrés dans le processus de sélection. Il peut s'agir de caractères tels que la résistance aux maladies et au parasitisme, la longévité, le comportement social et maternel ou encore l'adaptation des animaux à des environnements moins maîtrisés, dans le but d'avoir des systèmes plus proches des principes de l'agroécologie (Le Roy et al., 2019).

5.2. Génétique des réserves corporelles

5.2.1. Les variations inter-spécifiques et inter-races

La formation, le stockage, le niveau et la gestion des RC peuvent être impactées par des effets génétiques. Entre les caprins et les ovins, il a été montré que, généralement, c'est le dépôt de gras interne qui se développe plus vite que les autres, tandis que le dépôt de gras sous-cutané est beaucoup plus lent à se développer chez les caprins que chez les ovins (Warmington et Kirton, 1990).

Il a été démontré que la répartition des RC dans les dépôts et la quantité de gras globale peuvent varier fortement entre différentes races. Nielsen et al. (2003) ont déterminé un effet du PV pour des vaches de race Holstein Danoise, Danoise Rouge et Jersey, avec un PV plus élevé pour les races Danoise Rouge et Holstein Danoise que pour la Jersey (Figure 27).

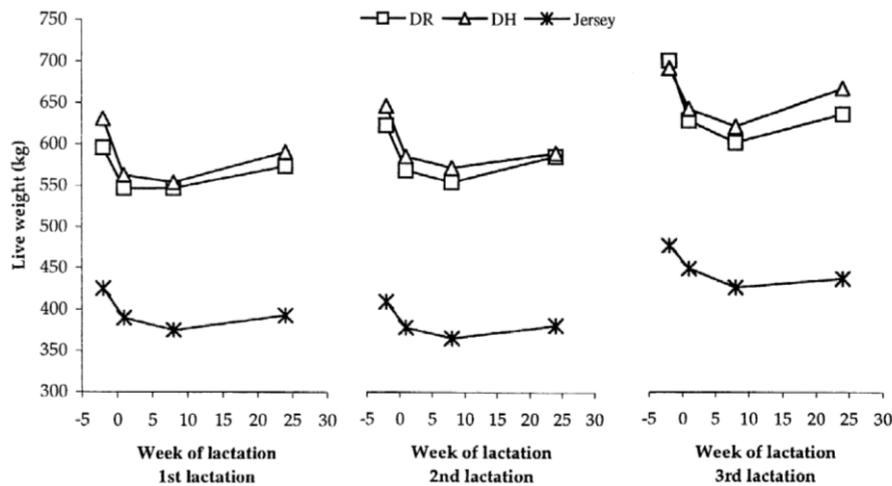


Figure 27. Poids moyen de trois races différentes au cours des trois premières lactations. DR : vache Holstein Danoise ; DH : vache Rouge Danoise (Nielsen et al., 2003).

De plus, des animaux de races différentes et ayant un PV ou PVV similaire ont montré avoir des quantités différentes de gras corporel (Mendizabal et al., 2011). En effet, les races bovines laitières déposent entre 1,2 à 1,5 fois plus de gras au niveau interne (dépôts omental et péri-néphrétique) tandis que les races allaitantes déposent préférentiellement du gras dans la région sous-cutanée (Koch et al., 1976). Des différences existent aussi au sein des races laitières, avec les races très productives qui mobilisent plus fortement leurs RC durant la lactation (Koenen et al., 2001) et qui ont une NEC plus faible, tout au long de la lactation, que des races laitières rustiques (comparaison de la Holstein et de la Jersey ou de la Ayrshire ; Schwager-Suter et al., 2000 ; Moro-Méndez et al., 2008). A l'inverse, Rastani et al. (2001) n'a observé aucune différence entre des vaches Holstein et Jersey au niveau de la NEC et donc des RC. Chez les caprins, Cameron et al. (2001), n'ont pas observé de différences dans l'épaisseur de gras dorsal entre des croisements Boer x Spanish, Boer x Angora et des Spanish de pure race, bien que les Boer sont particulièrement renommées pour leurs attributs de carcasse, ce qui aurait pu augmenter le taux de muscle chez les descendants (et donc diminuer le taux de gras), par rapport aux Spanish par exemple. De plus, chez les ovins, certaines races ont un dépôt de gras en plus au niveau de la queue, dont la masse peut varier de 1 à 4 kg, c'est par exemple le cas de la race Barbarine en Tunisie, ce qui leur permet de survivre à de très fortes contraintes alimentaire, au contraire de races moins robustes et plus productives (Atti et al., 2004).

5.2.2. Les paramètres génétiques des réserves corporelles

Plusieurs études ont estimé les paramètres génétiques du PV, de la NEC, une combinaison de ces deux caractères ou d'autres caractères en lien avec la quantité de gras chez les animaux ou chez les humains pour caractériser les RC.

Pour le PV, quelques études montrent que l'héritabilité est forte chez les bovins allaitants et chez les ovins (entre 0,30 et 0,66 en fonction des races considérées ; Arango et al., 2002 ; Safari et al., 2005 ; Shackell et al., 2011 ; Walkom et al., 2014a ; 2014b), ce qui est équivalent à l'héritabilité déterminée chez les lamas brésiliens (0,36 ; Wurzinger et al., 2005) et chez la caille (de 0,25 à 0,53 en fonction de l'âge ; Silva et al., 2013) et légèrement plus élevée que chez la souris (entre 0,23 et 0,43 entre 2 et 10 semaines d'âge ; Riska et al., 1984), chez les truies lors de la mise-bas (0,19 ; Grandinson et al., 2005) et chez les poissons tels que la Tilapia du Nil ou la truite arc-en-ciel (0,20 ; Kause et al., 2002 ; Rutten et al., 2005). Chez l'humain, l'héritabilité de l'indice de masse corporelle (IMC, utilisée pour approcher la composition corporelle) est aussi élevée, comprise entre 0,69 et 0,75 chez les hommes et chez les femmes respectivement (Allison et al., 1994). L'héritabilité pour le caractère poids ajusté pour la NEC est aussi forte, avec 0,54 chez des bovins allaitants (Arango et al., 2002).

Pour la NEC, l'héritabilité est estimée entre 0,08 et 0,45 (variation en fonction des races bovines ou ovines et du stade physiologique ; Koenen et al., 2001 ; Shackell et al., 2011 ; Walkom et al., 2014a ; 2014b ; 2016) tandis qu'elle est estimée à 0,10 chez les chevaux (Suontama et al., 2009). L'épaisseur de gras dorsal a été mesurée chez des bovins adultes de race Brangus où elle est estimée à 0,35 (Weng et al., 2016) alors que chez la truie, au moment de la mise-bas, cette héritabilité est estimée à 0,47 (Grandinson et al., 2005). Chez les ovins de races Suffolk, l'héritabilité de l'épaisseur de gras dorsal (mesurée par échographie) est estimée à 0,08 au moment du sevrage, tandis qu'elle est estimée à 0,26 pour la race Blackface au même stade (Conington et al., 1995 ; Maxa et al., 2007). En plus de l'effet espèce, la variation dans les valeurs d'héritabilité de l'épaisseur de gras dorsal peut aussi dépendre du stade physiologique auquel a été fait la mesure.

Une étude a comparé trois races de vaches allaitantes (Charolaise, Blonde d'Aquitaine et Limousine) pour des caractères mesurés post-abattage tels que la note de gras ou la quantité de gras interne des animaux (Renand et al., 2007). Ces auteurs ont ainsi montré que l'héritabilité de la note de gras variait entre 0,15 (pour la Blonde d'Aquitaine) et 0,35 (pour la Charolaise) et que l'héritabilité de la quantité de gras interne variait entre 0,31 (Charolaise) et 0,38 (Blonde d'Aquitaine). Ces estimations de l'héritabilité sont proches de celles estimées chez des ovins Blackface, comprises entre 0,21 et 0,68 pour la quantité de gras interne en fonction de la période à laquelle a été réalisée la mesure (méthode CT ; Lambe et al., 2004). Lambe et al. (2004) ont aussi estimé l'héritabilité de la masse

totale de gras de carcasse sur ces mêmes animaux avec la méthode CT et ont trouvé des valeurs comprises entre 0,31 et 0,90. Ces valeurs sont similaires à celles estimées par Jones et al. (2004), comprises entre 0,38 et 0,41, pour trois différentes races d'ovins (cf. Charollais, Suffolk et Texel) et avec la même méthode de mesure. Walkom et al. (2016) ont estimé l'héritabilité de la quantité de gras intramusculaire sur carcasse à $0,54 \pm 0,04$ chez des brebis adultes.

Des corrélations génétiques ont été estimées entre des mesures de PV réparties au cours de la croissance de l'animal ou de sa vie productive et il a été estimé que plus les moments de pesées sont proches, plus les corrélations sont fortes, que ce soit chez la caille, le poisson ou les ovins (estimations comprises entre 0,15 et 0,95 ; Gowane et al., 2010 ; Rutten et al., 2005 ; Silva et al., 2013). Des corrélations génétiques entre le PV et la NEC ont aussi été estimées comme moyennes, avec 0,43 chez les bovins allaitants (Arango et al., 2002) et de 0,58 à 0,75 chez les ovins allaitants (Shackell et al., 2011). Ces estimations dépendent principalement de la proximité temporelle des mesures (aux mêmes stades physiologiques ou non) et dépendent aussi à quel stade physiologique ces mesures ont été réalisées, avec des corrélations plus faibles lors de la mise-bas ($0,58 \pm 0,08$) que lors du sevrage ($0,75 \pm 0,03$) ou de la lutte ($0,62 \pm 0,03$). Le PV et la NEC sont aussi corrélés à d'autres caractères de production ou de reproduction. Généralement, une NEC ou un poids faible va induire une faible capacité reproductive de la brebis, le PV de la brebis étant corrélé positivement au nombre d'agneaux nés et sevrés (estimations des corrélations génétiques comprises entre 0,27 et 0,70 ; Safari et al., 2005). Dechow et al. (2002) ont montré qu'une augmentation du nombre de jours avant la première mise à la reproduction, et donc un retard de maturité sexuelle, était génétiquement liée à une plus grande perte de NEC en début de lactation.

Quelques études ont aussi été menées sur des gains ou des pertes de PV et de NEC, au cours de la vie des animaux, en fonction de leur stade physiologique. Ces variations reflètent la capacité biologique des animaux à utiliser leurs RC. Ces études ont montré que les variations de poids étaient faiblement hérissables (comprises entre 0,01 et 0,36 pour des ovins de race Merinos et des porcs ; Rose et al., 2013; 2014 ; Grandinson et al., 2005 ; Walkom et al.; 2014b), tout comme les variations de NEC chez les bovins laitiers et les ovins de race Merinos (comprises entre 0,00 et 0,09 ; Dechow et al., 2002; Pryce et al., 2001; Walkom et al., 2014b). Ces valeurs d'héritabilité varient en fonction du stade physiologique choisi pour représenter la perte ou le gain de PV et de NEC au cours du cycle de production.

De plus, Rose et al. (2014) ont montré qu'il existait une corrélation génétique forte entre la perte de PV pendant la période de lutte et le nombre d'agneaux sevrés (0,58) tandis que le gain de PV pendant la période de gestation est corrélée positivement avec le poids de la portée (0,33) et

négativement avec le nombre d'agneaux sevrés (-0,49), chez les brebis âgées de deux ans. Ceci signifie que plus la brebis perd de poids pendant la gestion, plus le poids des agneaux va diminuer mais plus elle aura d'agneaux sevrés. Ces résultats sont donc cohérents avec les besoins énergétiques des brebis lors des différents stades physiologiques.

De plus, des études ont été réalisées sur l'interaction génotype milieu pour les RC. Ces travaux prennent ainsi en compte la diversité des systèmes d'élevage. Bishop et al. (1996) ont estimé l'héritabilité de l'épaisseur de gras dorsal par échographie chez des ovins de race Blackface à 20 mois d'âge, à 0,20 et 0,39 dans un environnement extensif et intensif, respectivement. La corrélation génétique entre ces deux mesures est de $0,54 \pm 0,17$ et de $0,70 \pm 0,33$ entre ce même caractère mesuré en élevage extensif mais basse et haute montagne. Ces corrélations montrent qu'il existe bien une interaction génotype milieu pour ce caractère. Cependant, McLaren et al. (2012), pour le même caractère, n'ont pas trouvé d'interaction génotype milieu et ont trouvé des estimations d'héritabilité plus faibles, $0,09 \pm 0,01$ et $0,12 \pm 0,01$ dans un environnement stable et plus contrasté, respectivement. Il est possible que les deux environnements choisis pour l'étude ne diffèrent pas assez pour observer une différence. Maniatis et Pollott (2002) ont, quant à eux, estimé que l'interaction génotype milieu était une forte source de variation pour la croissance de l'agneau et pour des caractères de composition corporelle telle que la masse adipeuse totale.

5.2.3. Génomique des réserves corporelles

De nombreux QTL associés aux RC ont été identifiés dans les espèces d'élevage (Tableau 2) et plusieurs articles ont réalisé des synthèses sur les QTL connus en lien avec des caractères de croissance, de qualité de viande, de gras ou de production laitière (Ibeagha-Awemu et al., 2008; Georges et al., 2019; Hu et al., 2019). La base de données QTLdb (Hu et al., 2019) recense ainsi, chez les ovins, environ 350 QTL identifiés pour des caractères de croissance, 162 QTL identifiés pour des caractères de gras tels que la quantité de gras interne, le pourcentage de gras dans la carcasse, l'épaisseur de gras sous-cutané ou encore le dépôt de gras dans la queue pour certaines races de moutons à queue grasse, 69 QTL identifiés pour des caractères liés à la conformation et 63 QTL identifiés pour le PV. Les QTLs identifiés pour ces caractères ont principalement été réalisés avec des mesures sur carcasse ou dans le but d'estimer la qualité de la viande.

Gutierrez et al. (2012) ont pu identifier 6 QTL significatifs au niveau du génome chez le saumon pour le PV, en lien avec des gènes codant pour la croissance, tels que *MYF5*, *MYF6i* et *MYF6ii* pour les facteurs myogéniques 5 et 6 et *IGF1* pour le facteur de croissance analogue à l'insuline 1. Le gène *IGF1* se retrouve aussi chez le chien, codant pour la croissance, et le QTL est dû à de multiples mutations qui impliquent des tailles plus petites (les différences pouvant aller jusqu'à 20 kg ; Sutter

et al., 2007). Chez le porc, des QTL sont identifiés pour le gras intramusculaire et pour le PV dans une même région chromosomique. Deux gènes présents dans cette région sont considérés comme de bons gènes candidats : *H-FABP* et *LEPR* codant respectivement pour des protéines de liaison des acides gras dans le cœur et pour un récepteur à la leptine (Lee et al., 2006). Koning et al. (2000) ont, quant à eux, déterminé un QTL sur le chromosome SSC2, causé par une substitution (G en A) de l'intron 3 du gène candidat *IGF2*, et qui a un impact sur la composition corporelle et l'épaisseur de gras dorsal des porcs. Chez la souris, le gène *Slc35b4* est particulièrement reconnu pour avoir un lien avec la régulation de l'obésité, la résistance à l'insuline et la gluconéogenèse (Yazbek et al., 2011). Chez les bovins de la race Brangus, des QTL en lien avec le poids au sevrage, le PV adulte et le gras intramusculaire ont été déterminés et des gènes candidats identifiés : le gène *HMGA2*, qui est aussi associé à la taille humaine ; *SPRED1*, qui régule plusieurs facteurs de croissance et *MSRB3*, aussi associé à l'âge gestationnel à la naissance chez l'humain (Weng et al., 2016).

Chez les ovins, plusieurs QTL ont aussi été déterminés en lien avec le PV ou la proportion de gras. Parmi ces QTL, Johnson et al. (2005) ont identifié un QTL, dû à des mutations, affectant des caractères de gras tels que l'épaisseur de gras dorsal ou le développement de gras sur le chromosome 2, dans la région du gène *GDF8*, codant pour un facteur de différenciation de croissance (aussi connu sous le nom de myostatine). Ces mutations, lorsqu'elles sont présentes, augmentent le taux de croissance de l'animal. Ce gène candidat se retrouve aussi sur le chromosome 2 chez l'humain, codant pour le développement du gras et musculaire (Johnson et al., 2005). Zhang et al. (2013) ont identifié de nombreux gènes candidats en lien avec des caractères de croissance, de gras et de muscles. Ils ont par exemple trouvé les gènes *GRM1*, sur le chromosome 8, les gènes *RPL7* et *SMC2* sur le chromosome 2 et le gène *TRHDE* sur le chromosome 3 qui affecteraient le poids post-sevrage. Matika et al. (2016) et McRae et al. (2002) ont, quant à eux, identifiés des QTL associés à des caractères sur la proportion de muscle et de gras sur les chromosomes 1, 2, 3, 6 et 24.

Cependant, Hu et al. (2019) insistent sur le fait que les gènes candidats doivent être interprétés avec prudence en raison de DL qui pourrait créer de faux résultats ou de seuils de signification mal ajustés lors de la réalisation de tests avec plusieurs gènes candidats.

D'autres travaux utilisent une démarche différente pour mettre en lien un phénotype et des gènes. Ces travaux partent du principe que les enzymes ou les régulations du phénotype sont connus et réalisent alors une approche ciblée sur des gènes candidats pour mettre en évidence des différences d'expression de gènes en lien avec le phénotype étudié. Plusieurs de ces études chez les bovins ont ainsi porté sur l'expression de gènes en lien avec la lipogenèse tel que les gènes *DGAT1*, *DGAT2* ou *LPL* (Diacylglycérol O-acyltransférase 1, Diacylglycérol O-acyltransférase 2 et Lipoprotéine lipase,

respectivement) ou avec la lipolyse, tel que les gènes *LIPE* et *TG* (Lipase hormono-sensible et Thyroglobuline, respectivement) ou dans le métabolisme des lipides en général, tel que le gène *FABP4* (Protéine de liaison des acides gras 4 ; Casas et al., 2005; Michal et al., 2006 ; Khan et al., 2013 ; Dirandeh et al., 2020 ; Karis et al., 2020). Ainsi, ils ont montré que l'expression des gènes en lien avec la lipogenèse diminue en début de lactation chez les bovins, de même que pour l'expression des gènes en lien avec la lipolyse. Cependant, Karis et al. (2020) n'ont pas trouvé de variations dans l'expression du gène *LEPR* (Récepteur leptine) ni de corrélations avec la NEC durant la lactation, alors que la leptine est un des régulateurs de la lipolyse. Chez les ovins, Bahrami et al. (2012) ont travaillé sur le gène *GHSR* (Récepteur sécrétagogue d'hormone de croissance) présent sur le chromosome 1, en lien avec des caractères de carcasse, de gras abdominal et de PV. Neuf substitutions différentes ont été recensées au niveau de l'exon 2 du gène *GHSR* et un impact significatif ($P < 0.05$) de ce gène a bien été retrouvé pour les caractères de carcasse étudiés.

Tableau 2. Gènes candidats identifiés dans les régions QTL associées aux caractères de poids, de composition corporelle et de gras chez le saumon, le porc, la souris, l'ovin et le bovin.

| Espèce | Chromosome | Nom du gène | Symbole du gène | Caractère | Référence |
|--------|------------|--|-----------------|--|-------------------------|
| Saumon | Ssa17 | Facteur myogénique 5 | <i>MYF5</i> | PV et croissance | Gutierrez et al. (2012) |
| | SSa07 | Facteurs myogéniques 6 | <i>MYF6i</i> | | |
| | Ssa17 | | <i>MYF6ii</i> | | |
| | SSa07 | Facteur de croissance analogue à l'insuline 1 | <i>IGF1</i> | | |
| Porc | SSC6 | Protéine de liaison des acides gras dans le cœur | <i>H-FABP</i> | Gras intramusculaire et stockage de gras | Lee et al. (2006) |
| | | Récepteur à la leptine | <i>LEPR</i> | | |
| Porc | SSC2 | Facteur de croissance analogue à l'insuline 2 | <i>IGF2</i> | Epaisseur de gras dorsal et composition corporelle | Koning et al. (2000) |
| Souris | MMU6 | Transporteur du soluté Famille 35 Membre B4 | <i>Slc35b4</i> | Régulation de l'obésité, de la gluconéogenèse et résistance à l'insuline | Yazbek et al. (2011) |
| Bovin | BTA5 | Groupe protéine A2 à haute mobilité | <i>HMGA2</i> | Poids au sevrage, PV adulte et gras intramusculaire | Weng et al. (2016) |
| | BTA5 | Méthionine-S-sulphoxyde réductase | <i>MSRB3</i> | | |
| | BTA10 | « sprouty-related », EVH1 contenant le domaine 1 | <i>SPRED1</i> | | |
| Ovin | OAR2 | Facteur de différenciation de croissance | <i>GDF8</i> | Croissance | Johnson et al. (2005) |
| | OAR2 | Protéine ribosomale 60S L7 | <i>RPL7</i> | | |
| Ovin | OAR2 | Entretien structurel de la protéine 2 des chromosomes | <i>SMC2</i> | Poids post-sevrage | Zhang et al. (2013) |
| | OAR3 | Ectoenzyme hormone dégradante libération de thyrotropine | <i>TRHDE</i> | | |
| | OAR8 | Récepteur métabotrope glutamate 1 | <i>GRM1</i> | | |

Bovin

BTA1

Facteur de transcription spécifique pituitaire

Pit-1

Gras intramusculaire

Thomas et al. (2007)

6. Modélisation des réserves corporelles

6.1. Pourquoi modéliser ?

Avec l'essor du phénotypage haut débit depuis quelques années, le nombre de données à analyser a fortement augmenté. Les modèles mathématiques se sont alors développés pour répondre à la demande sans cesse croissante d'analyse et d'intégration de ces données.

En effet, un modèle permet de formaliser le fonctionnement d'un système tout en simplifiant la réalité pour se concentrer uniquement sur la problématique posée. Autrement dit, la modélisation permet de chercher à comprendre les différentes lois du vivant en les représentant par des équations mathématiques (Taghipoor, 2012). La modélisation peut ainsi aider à analyser quantitativement le comportement et la complexité de différents systèmes biologiques, à mettre en lien les réponses d'un système à différentes échelles (au niveau de la cellule, des tissus, des organes, d'un animal, d'un troupeau... ; Dijkstra, 2016), à améliorer les mesures effectuées *in situ* (de par sa capacité à résumer une information longitudinale en un nombre restreint de paramètres), voire même à prédire des dynamiques.

Les modèles mathématiques sont aussi reconnus comme pouvant limiter le recours à l'expérimentation animale et donc contribuer à l'application de la règle des 3R (réduire, raffiner, remplacer), ce qui en fait un outil particulièrement adapté pour la recherche animale. L'une des limites de ces modèles mathématiques est le nombre de paramètres nécessaire pour qu'ils soient fonctionnels. Ces paramètres peuvent à la fois être difficiles à obtenir, en fonction de la disponibilité des données expérimentales ou des mesures, existantes ou non (Taghipoor, 2012).

Il existe différents types de modèle :

Mécanistiques vs. Empiriques. Les modèles empiriques se basent sur des observations. Ils sont principalement utilisés lorsque le fonctionnement du système n'est pas intégré. Dans les modèles mécanistiques, les concepts et les mécanismes sous-jacents à la réponse de l'animal sont considérés. Le but est de modéliser le fonctionnement du système. Ces modèles peuvent même incorporer une description du génotype, par une spécification du potentiel génétique de l'animal pour une performance et ce, indépendamment des facteurs environnementaux captés par le modèle (Doeschl-Wilson et al., 2007).

Déterministes vs. Stochastiques. Les paramètres des modèles déterministes sont fixés, il y a un état initial connu et un seul état final. A l'inverse, les paramètres des modèles stochastiques peuvent varier de manière aléatoire, ce qui peut mener à plusieurs états finaux différents.

Modèle conceptuel. Ils se basent sur une description qualitative du système et sont utilisés par les modèles mathématiques lorsque le système est biologique par exemple. Le développement du modèle conceptuel est souvent considéré comme la première étape de travail de modélisation, indépendamment du type du modèle.

6.2. Modélisations existantes des réserves corporelles intégrant des phénotypes utilisés en ferme

Plusieurs modèles ont été développés pour étudier la progression et les facteurs liés à l'état corporel des animaux. Ainsi, Puillet et Martin (2017) ont conçu un modèle dynamique, mécanistique et déterministe, illustré par des données en caprin laitier, nommé GRUM (abréviation de « Growth, Reserves balance, Uterus load and Maternal investment » ; Figure 28) et basé sur des équations différentielles, pour décrire les trajectoires de PV chez des femelles en production et réduire l'information longitudinale à un pool de paramètres.

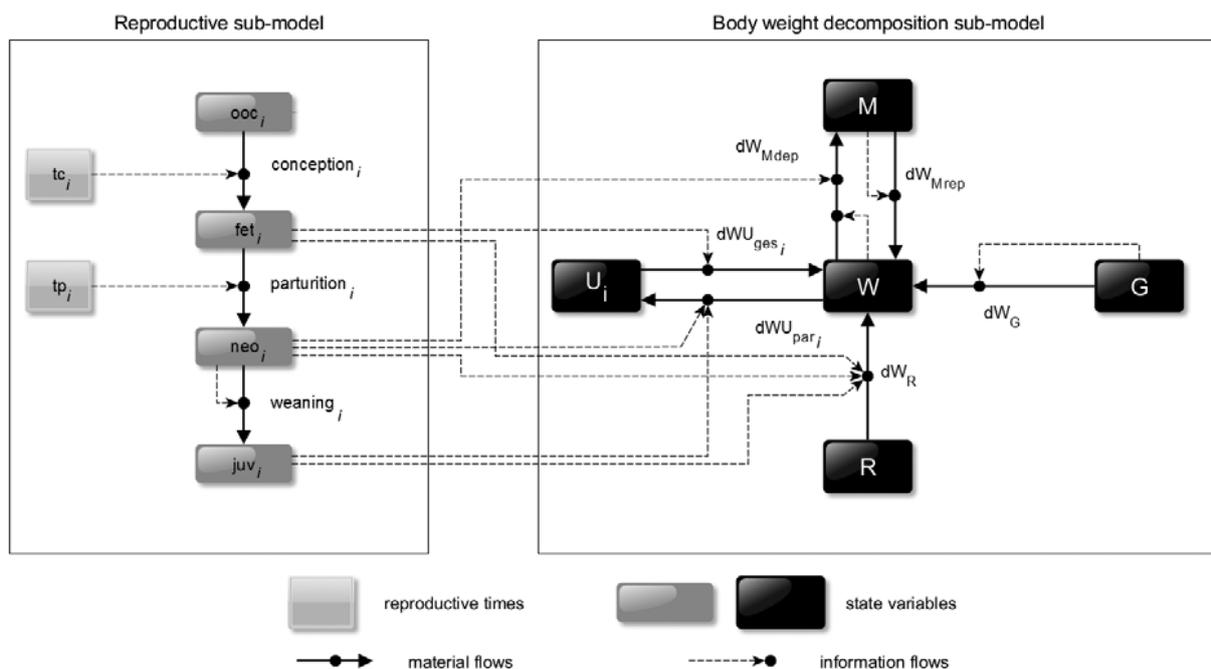


Figure 28. Modèle GRUM représentant la dynamique de masse corporelle durant la vie de femelles productives ; G , croissance ; R , équilibre des réserves corporelles ; U , croissance de l'utérus gravide ; M , investissement maternel durant une lactation ; W , Poids ; dW_{Mdep} , Variation de poids due à la réduction des réserves en début de lactation ; dW_{Mrep} , Variation de poids due à la réduction des réserves en fin de lactation ; dW_{Uges_i} , augmentation du poids due à la croissance de l'utérus gravide durant la gestation i ; dW_{Upar_i} perte de poids due à la portée et à l'expulsion du placenta lors de la mise-bas ; dW_G , variation de poids due à la croissance ; dW_R , variation de poids due à l'équilibre des réserves corporelles en fonction des conditions environnementales durant un cycle de production ; ooc_i , stade de l'ovocyte ; fet_i , stade du fœtus ; neo_i , stade nouveau-né ; juv_i , stade juvénile (Puillet et Martin, 2017).

Pour faire fonctionner ce modèle, de nombreuses données doivent être disponibles puisque le PV de l'animal est mesuré toutes les semaines de la naissance à la mort de l'animal. Ce modèle est déterminé par plusieurs variables d'état tel que le potentiel génétique de l'animal pour sa croissance, l'équilibre des RC, la croissance de l'utérus gravide et l'investissement maternel durant une lactation. Ce modèle semble être performant pour quantifier la variabilité interindividuelle des trajectoires de poids des animaux au sein d'un troupeau. Un autre modèle dynamique, mécanistique et déterministe, se basant aussi sur des mesures de PV au cours de la vie d'une vache laitière, associé à des mesures de composition corporelle, de production de lait, de croissance fœtale et de consommation alimentaire a pour but de décrire les performances d'un animal au cours de sa vie (croissance et vie reproductive ; Martin et Sauvant, 2010). Ce modèle, nommé GARUNS (abréviation de « Growth, Ageing, Balance of body reserves, Nutrient supply of the unborn, newborn, suckling calf » ; Figure 29), décrit la répartition dynamique de l'énergie d'un animal au cours de sa vie sur différentes fonctions et facteurs biologiques telles que la croissance, l'âge, l'équilibre des RC, la survie de la portée et l'allaitement.

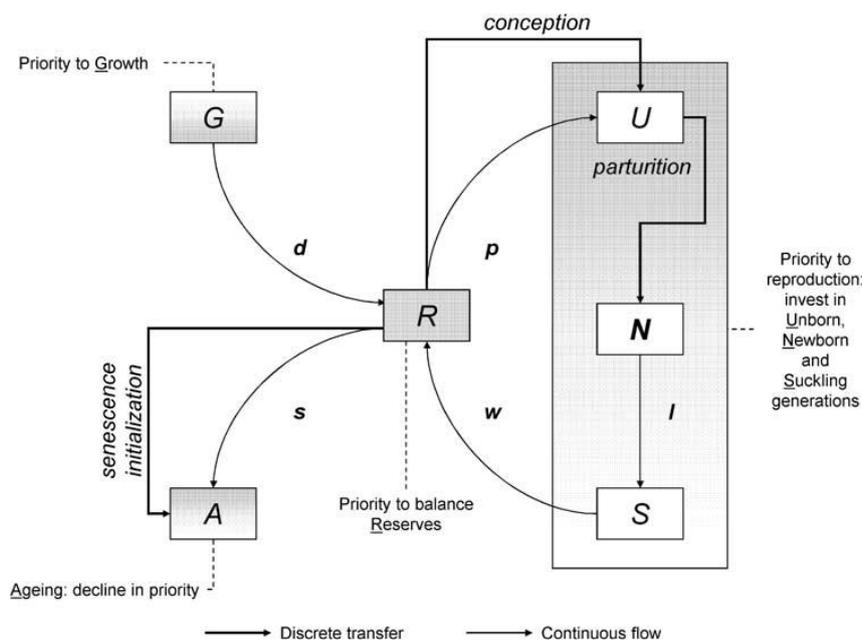


Figure 29. Modèle GARUNS : Illustration des différents compartiments référant aux priorités de la vache laitière ; G, croissance ; A, vieillissement ; R, équilibre des réserves corporelles ; U, assurer la survie du veau à naître ; N, assurer la survie du veau nouveau-né ; S, assurer la survie du veau allaitant ; d, p, s, w, l, Flux pour passer d'un compartiment à un autre (Martin et Sauvant, 2010).

Tedeschi et al. (2013) ont, quant à eux, réalisé un modèle déterministe et mécanistique, nommé DRM (« Dynamic Reserves Model » ; Figure WW), pour simuler les variations de la matière sèche ingérée et les flux de gras et de protéines dans les RC, chez les bovins, grâce à plusieurs mesures de NEC au cours d'un cycle de production. Ce modèle permet de simuler correctement les variations de la matière sèche ingérée après la mise-bas mais pas de prédire celles avant la mise-bas.

Une autre équipe a aussi utilisé des données de NEC pour développer un modèle (empirique et déterministe), mais cette fois-ci, dans l'optique de décrire les profils de NEC entre deux mises-bas chez les bovins qui soit à la fois robuste et applicable à différents groupes d'animaux (Roche et al. 2007). Pour ce modèle, les enregistrements de NEC sont réalisés toutes les semaines durant la période de gestation et toutes les deux semaines sinon et un algorithme permet de prédire les valeurs des paramètres de manière répétable. Ce modèle permet ainsi de décrire de manière précise les périodes de mobilisation et de récupération des RC des animaux au cours d'un cycle de production.

D'autres modèles peuvent aussi permettre de prédire les variations de la teneur corporelle en lipides au cours du temps, par exemple chez les vaches laitières (Friggens et al., 2004). De nombreuses hypothèses, en lien avec la composition corporelle, la quantité de lipides que l'animal est supposé avoir à un instant donné, sont nécessaires pour que le modèle fonctionne. Par contre, le modèle (déterministe et mécanistique) requiert peu de paramètres pour fonctionner correctement.

Ainsi de nombreux modèles existent pour décrire les RC en utilisant des mesures réalisées en ferme, mais ils nécessitent la plupart du temps un nombre important de données ainsi que de nombreuses informations complémentaires sur l'état de l'animal. Cependant, il n'est pas toujours facile d'obtenir des mesures rapprochées dans le temps en élevage, ni d'avoir toutes les informations nécessaires pour élaborer un modèle complexe et il manque des modèles capables de décrire la dynamique des RC avec peu de points de mesure sur un large pas de temps (cf. cycle de production, vie productive...).

Objectifs de la thèse, hypothèses et démarche expérimentale

Face aux changements climatiques et à la volonté d'assurer la durabilité des élevages dans les contextes actuel et futur, l'amélioration génétique incluant la robustesse des animaux d'élevage semble apparaître comme une stratégie intéressante. La robustesse étant définie par de nombreux et différents caractères, une seule de ses composantes a été retenue dans mes travaux de thèse : la dynamique des RC. Cette dynamique des RC est composée d'une période de mobilisation et d'une période de reconstitution des RC au cours d'un ou plusieurs cycles de production. Ces RC sont reconnues pour avoir un impact important sur plusieurs fonctions biologiques telles que la survie de l'animal, sa productivité, sa capacité à la reproduction ainsi que sa santé.

Ces RC sont stockées dans le tissu adipeux lorsque le ratio entre ressources disponibles par rapport aux besoins énergétiques de maintenance et de production est positif. Elles sont mobilisées lorsque ce ratio devient négatif, ce qui peut être dû à une période de restriction alimentaire, à un challenge

physiologique, à des aléas climatiques ou à une combinaison de ces trois facteurs (Chilliard et al., 1998 ; Atti et Bocquier, 1999).

Les enjeux sont donc d'augmenter les capacités adaptatives des animaux pour leur permettre de répondre à ces différents challenges. Pour cela, il est nécessaire d'améliorer les connaissances physiologiques et génétiques de la dynamique des RC.

Pour répondre à ces enjeux, l'**objectif principal** de ma thèse est de caractériser la dynamique des RC au cours de plusieurs cycles de production et d'étudier le déterminisme génétique de cette dynamique chez les ovins allaitants. Les sous-objectifs sont ainsi i) d'analyser la variabilité des trajectoires de la dynamique des RC sur plusieurs cycles de production au sein d'un troupeau ; pour ce faire, il faut caractériser les trajectoires de la dynamique des RC individuelles, évaluer les relations entre ces trajectoires et les performances de production des brebis (**PPB**) et modéliser les trajectoires pour pouvoir estimer quelques paramètres synthétiques de la dynamique des RC, et ii) d'analyser le déterminisme génétique de la dynamique des RC ; pour ce faire, il faut estimer les paramètres génétiques de différents caractères de la DRC et rechercher ensuite si des QTL peuvent être associés à cette dynamique des RC.

Ainsi, plusieurs questions se posent :

- Existe-t-il une variabilité dans les trajectoires de la dynamique des RC au sein d'un troupeau d'une race stabilisée ?
- Ces différentes trajectoires entre individus sont-elles associées aux PPB ?
- Les caractères de la dynamique des RC sont-ils héréditaires et corrélés entre eux ?
- Est-il possible d'identifier des QTL ou gènes contrôlant la dynamique des RC ?

Les différentes questions ont été traitées avec des données provenant de brebis allaitantes de race Romane pâturant sur parcours toute l'année dans les Causses du Larzac, à l'unité expérimentale de la Fage. Ce système d'élevage en plein air est particulièrement adapté à l'analyse de la dynamique des RC puisque les brebis doivent faire face à des aléas climatiques (sécheresse estivale, hiver humide et froid) qui vont impacter leur ressource alimentaire, à la fois au niveau de la quantité et de la qualité.

L'hypothèse associée à la première question abordée est qu'il existe effectivement une variabilité interindividuelle dans les trajectoires de la dynamique des RC. Celle-ci sera étudiée grâce à deux analyses différentes. La première correspond à une analyse de cluster sur un ou plusieurs cycles productifs sans a priori sur les facteurs de variation qui pourraient impacter ces trajectoires. La seconde correspond au développement d'un modèle permettant d'étudier les données d'état corporel de manière longitudinale et d'estimer des paramètres synthétiques, pour chaque cycle

productif de la brebis, qui seront représentatifs des capacités de la brebis à mobiliser ou reconstituer ses RC.

La deuxième hypothèse est que ces différentes trajectoires sont associées PPB (cf. poids de la portée à la naissance et au sevrage, poids moyen de l'agneau à la naissance et au sevrage, gains moyens quotidiens des agneaux lors du premier, deuxième et troisième mois et la survie de la portée). Cette hypothèse a été testée de deux façons différentes, la première en comparant les PPB entre les trajectoires (taille de sa portée, son âge à la première mise-bas et la taille de sa portée lors de son cycle précédent); la seconde en estimant les corrélations génétiques entre les variations d'état corporel et les PPB.

Enfin, la dernière hypothèse est qu'il existe un déterminisme génétique de la dynamique des RC. Cette hypothèse est étudiée en estimant les paramètres génétiques des RC (NEC, PV, variations de NEC et PV), puis en recherchant des QTL associés à ces caractères.

Chapitre 1 : Caractérisation de la dynamique des réserves corporelles des brebis

PARTIE A : VARIABILITE DE LA DYNAMIQUE DES RESERVES CORPORELLES

Depuis plusieurs années, les éleveurs cherchent à sélectionner des animaux plus robustes pour qu'ils puissent s'adapter aux aléas induits par le CC. En effet, les ruminants vont de plus en plus dépendre de pâturages dans des environnements variables et difficiles, impliquant une plus grande variation des ressources alimentaires, que ce soit au niveau qualitatif ou quantitatif. Dans ce contexte, optimiser l'utilisation des RC paraît nécessaire.

Cette étude avait ainsi pour objectif, d'une part de caractériser l'existence de différents profils de la dynamique des RC chez les brebis au cours d'un ou plusieurs cycles de production et d'autre part de d'évaluer la variabilité intra-troupeau de cette dynamique.

Les analyses ont été réalisées à partir d'un jeu de données de 1146 brebis gestantes et allaitantes comprenant :

- jusqu'à sept mesures de PV par cycle aux stades clés du cycle de production ;
- jusqu'à huit mesures de NEC par cycle aux stades clés du cycle de production ;
- des informations spécifiques à chaque brebis lors de chaque cycle de production (taille de sa portée, son âge, sa parité, par exemple).

De deux à quatre trajectoires différentes ont été observées pour le PV en fonction du cycle de production, tandis que trois trajectoires ont été observées pour la NEC quelque ce soit le cycle de production. C'est généralement une variation de niveau qui est observée entre les différentes trajectoires, cependant, certaines de ces trajectoires varient aussi par la forme. En plus de la variabilité inter-individuelle, l'âge de la brebis lors de sa première mise-bas et la taille de sa portée, contribuent à la répartition des brebis entre les différents clusters. Que ce soit pour le PV ou la NEC, des alternances similaires de gains puis de pertes sont observées quel que soit le cycle de production, suggérant que la dynamique des RC est un caractère répétable au cours du temps.

Pour conclure, ces résultats démontrent l'intérêt d'utiliser les variations de PV et de NEC plutôt que le PV et la NEC à un stade donné du cycle pour caractériser au mieux la diversité des profils de mobilisation et de reconstitution des RC chez les ovins.

Intra-flock variability in the body reserve dynamics of meat sheep by analyzing BW and body condition score variations over multiple production cycles

T. Macé^{1†}, E. González-García^{2a}, F. Carrière³, S. Douls³, D. Foulquié³, C. Robert-Granié¹ and D. Hazard^{1a}

¹GENPHYSE UMR1388, Université de Toulouse, INRA, ENVT, 31326 Castanet-Tolosan, France; ²SELMET, INRA, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, Montpellier, France; ³INRA La Fage UE321, 12250 Roquefort-sur-Soulzon, France

(Received 15 February 2018; Accepted 29 November 2018)

Breeding for resilience requires a better understanding of intra-flock variability and the related mechanisms responsible for robustness traits. Among such traits, the animals' ability to cope with feed fluctuations by mobilizing or restoring body reserves (BR) is a key mechanism in ruminants. The objective of this work was to characterize individual variability in BR dynamics in productive Romane ewes reared in extensive conditions. The BR dynamics profiles were characterized by combining individual longitudinal measurements of BW and body condition scores (BCS) over several production cycles. Historical data, including up to 2628 records per trait distributed in 1146 ewes, underwent cluster analysis. Two to four trajectories were observed for BW depending on the cycle, while three trajectories were found for BCS, whatever the cycle. Most trajectories suggested that BR dynamics were similar but the level of BR may differ between ewes. Nevertheless, some trajectories suggested that both BR dynamics and levels were different for a proportion of ewes. Clustering on BW and BCS profiles adjusted for individual level trends, resulted in differences only in the level of BW or BCS, rather than differences in trajectories. Thus, the overall shape of trajectories was not changed considering or not the individual level trend across cycles. In addition to individual variability, the ewe's age at first lambing and litter size contributed to the distribution of the ewes between the trajectories. Regarding the entire productive life, three trajectories were observed for BW and BCS changes over three productive cycles. Increase in BW at each cycle suggested that ewes kept growing up until 3 to 4 years old in our conditions. Similar alternation of BCS gains and losses across cycles suggested BR dynamics might be repeatable. Many individual trajectories remained the same throughout a ewe's life, whatever the age at first lambing, parity or litter size. Our results demonstrate the relevance of using BW and BCS changes for characterizing the diversity of BR mobilization–accretion profiles in sheep in a long timespan perspective.

Keywords: body reserves, cluster analysis, longitudinal trajectories, ewe, Romane

Implications

We have demonstrated the existence of intra-flock variability in the dynamics of body reserves (BR) in extensively reared meat ewes over several production cycles. Our ultimate goal is to provide the basis for a future genetic improvement program for this character in sheep. These findings confirm our interest in such traits and represent a novel and significant step forward in improving sheep robustness.

Introduction

Current global livestock challenges require a shift toward more sustainable farming systems that meet economic, ecological and social demands while being able to overcome the unpredictable situations caused by climate change, financial crises or fluctuating market prices (Bocquier and González-García, 2010; Dumont *et al.*, 2014; Rojas-Downing *et al.*, 2017). Future production systems must thus change both their vision of farming and their implicit set of management practices, which includes working with resilient flocks (i.e. robust animals that combine productivity and adaptive capacity).

In this context, ruminant farming systems should rely in particular on the efficient use of natural resources by these animals, including in regions where weather conditions are

^a These are co-senior authors as they contributed equally to the design and development of the study and to manuscript preparation.

[†] E-mail: tiphaine.mace@inra.fr

less predictable. The dynamics of BR (i.e. lipid mobilization and accretion processes) could be considered a relevant trait. This trait characterizes the capacity of ruminants to efficiently overcome negative energy balance periods caused by feed shortages, forage seasonality (e.g. dry periods) or the requirements of specific physiological stages (e.g. late pregnancy, early lactation or suckling; Bauman and Currie, 1980; Nielsen *et al.*, 2003; González-García *et al.*, 2014). Such BR dynamics are linked in some extent to the BW and body condition score (BCS), which are typical and relatively easily monitored parameters (Molina *et al.*, 1994; Álvarez-Rodríguez *et al.*, 2012; PUILLET and Martin, 2017). In sheep, numerous biotic and abiotic factors play significant roles in the BR dynamics of females, including feed availability, age, parity and litter size (Mendizabal *et al.*, 2011; González-García *et al.*, 2014 and 2015).

To our knowledge, no studies have investigated the different types of BW and BCS profiles in sheep longitudinally (i.e. covering several full production cycles throughout the ewes' lives). Furthermore, the accepted concept of 'breeding for robustness' justifies the necessity of gathering new insights into BR dynamics in order to characterize the degree of robustness at the individual level and the underlying determinant mechanisms (De La Torre *et al.*, 2015; Friggens *et al.*, 2017).

Considering the current lack of reports for grazing ruminants on this subject, and more specifically for sheep, our objective was to characterize the existing profiles of BR dynamics of ewes over successive production cycles and to evaluate the occurrence of intra-flock variability. For this, we used historical data (2002–2015) for BW and BCS that were recorded longitudinally in Romane meat ewes reared under extensive rangeland conditions. We hypothesized the existence of different BR dynamics subgroups within the same flock, whatever the production cycle and although managed in the same way. Such intra-flock variability would be affected both by the individual effect and to some extent by other biological factors such as the age at first lambing, parity, litter size or year of measurement.

Material and methods

Animals and experimental farming system

The BW (kg) and BCS measurements were collected from the Romane sheep flock at the INRA Experimental Farm La Fage (Causse du Larzac 43°54'54.52" N; 3°05'38.11" E; altitude approx. 800 m; Roquefort-sur-Soulzon, Aveyron), in the south of France. This flock consists of approximately 250 ewes with an annual renewal rate of 30%. The ewes are involved in a large number of genetic protocols and therefore rarely remain in the flock for more than three or four production cycles. The Romane breed is a hardy, prolific breed (Molénat *et al.*, 2005) obtained from an ancestral crossbred of the Romanov and the Berrichon-du-Cher (Ricordeau *et al.*, 1992). Before 2010, first mating of females occurred at 7 months of age for heavier ewe lambs (70%) and 19 months for slighter ewes (30%). After 2010, the reproduction system was changed and all females were aged 19 months at first mating (González-García and

Hazard, 2016). Mating took place in the autumn to obtain a peak of lambing at the beginning of the spring (usually mid-April). Weaning occurred at ~75 days.

Ewes were reared exclusively outdoors on about 280 ha of rangelands, a limestone plateau with thin soil covered by vegetation composed of about 25% of shrubs and 75% of grass. The rangelands included fertilized paddocks (15 ha) that were used during the suckling period (Molénat *et al.*, 2005). Further details on the climatic conditions and overall management practices used in this system were reported by Molénat *et al.* (2005), González-García *et al.* (2014) and González-García and Hazard (2016).

Historical database and variables

Individual BW and BCS measurements were recorded every year for the totality of the flock between 2002 and 2015. Data were entered in the INRA national database GEEDOC (<https://germinal.toulouse.inra.fr/~mcbatut/GEEDOC/>). Individual BWs were measured using a conventional fixed scale balance. The BCS measurements were always performed by the same two trained observers and recorded giving a score on a scale from 1 to 5 with 0.1 increments, adapted from the original six-point scale described by Russel *et al.* (1969). Only ewes suckling at least one lamb over the entire suckling period were kept in the analyses. None of the data processed in the current study were deposited in an official repository.

During each production cycle, seven BW and eight BCS records were collected at regular intervals depending on the physiological stage. The BW records were as follows: (1) at mating (15 days before, November; BW-M), (2) during early pregnancy (40 ± 15 days after mating (DAM), December; BW-Pa), (3) at mid-pregnancy (80 ± 14 DAM, January; BW-Pb), (4) at lambing (160 ± 16 DAM, April; BW-L), (5) at the beginning of suckling (190 ± 14 DAM, April; BW-Sa), (6) at weaning (250 ± 16 DAM, June; BW-W) and (7) at the end of the dry-off period (310 ± 12 DAM, August; BW-D). Similarly, eight BCS records were collected from mating to the dry-off stage as follows: (1) at mating (15 days before, November; BCS-M), (2) during early pregnancy (40 ± 15 DAM, December; BCS-Pa), (3) at mid-pregnancy (80 ± 14 DAM, January; BCS-Pb), (4) at lambing (160 ± 16 DAM, April; BCS-L), (5) at the beginning of suckling (190 ± 14 DAM, April; BCS-Sa), (6) at the end of suckling (230 ± 15 DAM, June; BCS-Sb), (7) at weaning (250 ± 16 DAM, June; BCS-W) and (8) at the end of the dry-off period (310 ± 12 DAM, August; BCS-D). Hence, up to 2628 records were recorded for each trait over this period, distributed in 1146 ewes. All these ewes were recorded during their first production cycle, among them 1068 were also recorded during their second production cycle and 414 were recorded during their third production cycle.

An adjusted trait was also calculated for BW and BCS in order to take into account the average individual level of the trait across cycles, as follow:

$$y'_{ijk} = y_{ijk} - \left[\frac{1}{mn} \sum_{(j=1)}^m \sum_{(k=1)}^n y_{ijk} \right] \quad (1)$$

where y'_{ijk} was the adjusted trait of ewe i at physiological

stage j and cycle k , y_{ijk} was the raw value of the trait of ewe i at physiological stage j and cycle k , j is the physiological stage and k is the number of the cycle, m was the total number of measurements within cycle and n the total number of cycles for a given ewe.

Descriptive statistics

Deviations from normality were tested using the Kolmogorov–Smirnov test (Univariate procedure of SAS; SAS Institute Inc., Cary, NC, USA). None of the raw variables were transformed. All biologically and environmentally relevant effects and interactions were tested using analyses of variance taking into account the repeated measures (MIXED procedure of SAS software, version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) to identify factors of variation on BW and BCS. Four fixed effects were tested in the study: the Age at first lambing and the Parity or production cycle of the ewe, the Litter size and the Year of measurement. The Age at first lambing effect took into account the age at which ewes lambed for the first time, which was related to the age at their first mating (i.e. 7 or 19 months old; González-García and Hazard, 2016): 1 or 2 years of age (classes 1 and 2, respectively). The Parity effect took into account first, second and third lambing (classes 1, 2 and 3, respectively). The Litter effect depended on the number of lambs born and kept with the dam during the suckling stage (i.e. class 1, singletons from lambing until weaning; class 2, ewes lambing twins and suckling one; class 3, ewes lambing and suckling twins; class 4, ewes lambing and suckling more than two lambs). The litter effect considered only the litter size of the corresponding cycle and not of the previous cycle, which means that, for a given ewe, Litter can vary between cycles. Finally, 14 Years were analyzed. The first-order interactions between Age \times Litter and Parity \times Litter were tested. An effect was considered significant if $P < 0.05$.

Clustering of individual profiles

Cluster analysis was performed in order to investigate the variability of individual BW and BCS profiles for each cycle without any assumptions as to factors of variation. Clustering could also create additional profiles for BW and BCS different from those described for the factors of variation. A first analysis was done within cycle with all the ewes present at the considered cycle. A second analysis was performed over the entire productive life (i.e. three cycles in our conditions) with all the ewes that completed three cycles. A third analysis was carried out with only ewes lambing and suckling twins in order to investigate clusters without the potential influence of the litter size. We choose ewes suckling twins because it was the group of ewes the best distributed across the three cycles.

A principal component (PC) analysis was performed on the BW and BCS data set, for each production cycle and for the entire lifetime, using the R package *fdapace* (Dai *et al.*, 2017). Individual profiles were smoothed on a defined number of nodes from the seven BW or eight BCS measurements recorded for each individual. This smoothed mean curve was calculated with *fdapace*, by using a local linear

Gaussian kernel regression between the seven or eight equidistant nodes that aggregate all the measurements together. The smoothed covariance matrix was used to perform eigen analyses in order to obtain the estimated PC scores (Yao *et al.*, 2005). Then, using these PC scores, an unsupervised classification (i.e. a cluster analysis) was performed with the R package *Rmixmod* (Langrognet *et al.*, 2016). This package allows to fit a mixture model of multivariate components to a data set, here the PC scores of the previous functional principal component analysis (FPCA). Each variance matrix of a cluster was decomposed in three types of parameters: one determining the orientation of the cluster, one determining its volume and the last one determining its shape (Lebet *et al.*, 2014). The mixture parameter was obtained through the maximization of the log-likelihood by using the Expectation–Maximization (EM) algorithm. It provides iterative computation of the maximum likelihood estimation when the observed data are incomplete. Two to seven clusters were tested and the number of clusters selected was determined using Akaike information criteria (AIC) and Bayesian information criteria (BIC). The AIC (Akaike, 1974) is calculated as $AIC = 2k - 2 \times \ln(L)$ with k the number of parameters to estimate and L the maximum likelihood of the model. The BIC (Schwarz, 1978) is defined as $BIC = \ln(n) \times (k - 2) \times \ln(L)$ with k the number of parameters and n the number of observations in the sample. The best model is the one with the lowest criteria value, but they do not determine the absolute adjustment quality of the model. The repeatability and stability of the clusters were also tested by repeating the EM algorithm three to four times. If the distribution of ewes between the clusters did not vary (i.e. within cycle for the first and second analyses), then the clusters were validated.

Once the optimal number of clusters was determined, each cluster was characterized depending on known biological and environmental effects. The best fitting GLM to explain the distribution of ewes between clusters within cycle was analyzed with:

$$Y = \text{age at first lambing} + \text{litter} + \text{year} \\ + \text{litter at previous cycle}$$

where Y is the number of the ewes' cluster, *age at first lambing* the effect of the ewe's age at first lambing, *litter* the effect of the litter size and *year* the effect of the year of measurement as above described. The *litter at previous cycle* is the litter size of the ewe at cycle $n - 1$. This effect was not included in the model at cycle 1. The contribution of the effects to the model was estimated by comparing AIC and BIC criteria reach when the effect was removed from the model to those reach with the complete model.

The number of animals present in each cluster was expressed as the percentage of ewes for each cycle. The repeatability of cluster classes for production cycle n was given by indicating the proportion of animals from the clusters observed for the previous cycle $n - 1$.

Results

Preliminary results of the current work have been published in an abstract form (Macé *et al.*, 2018a). The BW and BCS values measured in ewes at different physiological stages of the production cycle were significantly affected by the main fixed effects evaluated here (i.e. parity, age at first lambing, litter and year; Table 1). Globally, a significant increase in BW and BCS was observed as parity increased. On the contrary, an overall decrease in BCS was observed between mating and mid-pregnancy when comparing parity 1 and parity 2. The litter size effect on BW varied according to the physiological stage and type of litter (i.e. singletons or multiple lambs). The BCS, however, clearly decreased as the litter size increased (Table 1) except between mating (BCS-M) and early pregnancy (BCS-Pa). The age at first lambing had no significant effect on BW at BW-L, BW-Sa and BW-D and on BCS at BCS-M, BCS-Sa, BCS-Sb and BCS-W. Otherwise, BW and BCS increased as the age at first lambing increased. The year of measurement was always significant ($P < 0.001$) whatever the trait and the physiological stage. The interactions between fixed effects were not significant. When analyzing whole production cycles (i.e. from mating to dry-off), ewes seemed to gain weight from mating (BW-M, 51.76 ± 8.93) to mid-pregnancy (BW-Pb, 60.65 ± 9.40), then to decline and lose BW until the dry-off (BW-D, 54.75 ± 6.68), even if there is no significant effect of the overall physiological stage effect. Concerning BCS, ewes seemed to gain body condition from mating (BCS-M, 2.82 ± 0.24) to early pregnancy (BCS-Pa, 2.93 ± 0.25), and then to lose body condition until the end of suckling (BCS-Sb, 2.47 ± 0.22). Finally, ewes seemed to gain body condition after weaning (BCS-Sb, 2.50 ± 0.21 ; BCS-D, 2.59 ± 0.22).

Cluster analysis for BW and body condition score

Cluster analysis highlighted four clusters for production cycles 1 and 2 for BW whereas three clusters were found for adjusted BW. Two clusters were observed for BW and adjusted BW at cycle 3 (Figure 1) with 95% to 100% of variances explained by the two or three first PC of FPCA, for adjusted BW and BW, respectively (data not shown).

For BW at production cycles 1 and 2, the two major clusters for each cycle together included 85% and 91% of the ewes, respectively (clusters BW1, BW2 and BW5 and BW6). For adjusted BW at cycles 1 and 2, the two major clusters included 88% of the ewes (clusters BW11 and BW12) and 79% of the ewes (clusters BW14 and BW14), respectively. Cluster BW1 showed a BW gain from BW-M to BW-Sa and a stabilized BW from BW-Sa to the end of cycle 1. Clusters BW2 and BW3 showed similar profiles but ewes in cluster BW3 were heavier than ewes in cluster BW2. The BW2 and BW3 profiles were similar to BW1 from BW-M to BW-Pb, and were characterized by a decrease in BW from the end of pregnancy to BW-W and then an increase until the end of cycle 1. Ewes in BW2 were heavier than ewes in cluster BW1 until BW-Sa and then had the same BW until BW-W. Cluster BW11 showed a similar profile to BW2 and BW3. Cluster BW12

showed a combination of BW1 and BW4 profiles characterized by a progressive increase in BW from mating to beginning of suckling and a slight decrease thereafter. Cluster BW13 showed a similar profile to BW11 but with a greater increase of BW between BW-W and BW-D. For cycle 2, clusters BW5 and BW7 showed parallel profiles and were similar to cluster BW3 in cycle 1 except for a slight increase in BW from BW-L to BW-Sa and a slight decrease from BW-Sa to BW-D. Cluster BW6 showed a similar profile to cluster BW3 in cycle 1 but a marked decrease in BW between BW-Pb and BW-W. Ewes in cluster BW5 were heavier than in cluster BW7, as were the ewes in BW6 compared to those in cluster BW7, except at BW-W when the ewes had a similar BW value. Cluster BW14 had a similar profile to BW6 with a slighter increase at the end of the cycle. Cluster BW15 showed a similar profile to BW5 but with a higher decrease at the end of the cycle. Cluster BW16 had a similar profile to BW7 but showed a more stable profile between BW-Sa and BW-D. Clusters BW9 and BW17 included 97% of the ewes measured for cycle 3 and showed a similar profile to clusters BW5, BW7 and BW14 in cycle 2 but with either lower BW values than BW5 (i.e. BW) or similar range of variation than BW14 (i.e. adjusted BW). Clusters BW4, BW8, BW10 and BW18 for cycles 1, 2 and 3, respectively, were different from the other clusters with a marked increase of BW at BW-Sa, with a gain of 10, 16, 18 and 23 kg, respectively, to finally reach higher levels than those measured in the other clusters. This increase was followed by a marked decrease between BW-Sa and BW-W with a final BW close to that of the other clusters.

Generally, the ewes in each cluster originated from different clusters in the previous cycle but some constancy was observed. For example, the ewes in the BW5 cluster of cycle 2 originated mostly from clusters BW1 (52%) and BW2 (28%) of cycle 1. The ewes belonging to BW2 and BW5 also belonged to BW9 and exhibited almost the same profiles at cycles 1, 2 and 3. The majority of the ewes in cluster BW6 originated from clusters BW2 (42%) and BW3 (30%) of cycle 1 (Figure 1). These ewes also belonged to BW9 and exhibited almost the same profiles at cycles 1, 2 and 3. The majority of the ewes in cluster BW14 originated mostly from cluster BW11 (60%), whereas ewes in cluster BW15 originated from cluster BW12 (63%). Most of the ewes that belonged to BW11 and BW14 also belonged to BW17 at cycle 3 and showed similar profile along the three production cycles.

Cluster analysis of BCS in the whole population highlighted three clusters for each production cycle (Figure 2) with 98% to 100% of variances explained by the two or three first PC of FPCA, for adjusted BCS and BCS, respectively (data not shown). Cluster analysis of adjusted BCS highlighted two clusters for each production cycle (Figure 2) with 86% to 90% of variances explained by the two first PC of FPCA. During production cycles 1 and 2 for BCS, the two major clusters for each cycle included 99% and 85% of the ewes, respectively (clusters BC1, BC2 and BC4, BC5, respectively). In production cycle 3, the major cluster (BC7) included 76% of ewes. For adjusted BCS at cycles 1 and 2, the major cluster

Table 1 Summary of least-squares means for BW and body condition score (BCS) variables (\pm standard error) at each physiological stage according to the parity, the litter size and the age of the ewe at first lambing

| Variables | n | Parity | | | Litter size | | | Age at first lambing | | | Year | |
|-----------|------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|----------------------|-------------|-------------|------|-----|
| | | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | | 3 |
| n (%) | | 43.6 | 40.6 | 15.8 | 21.3 | 46.4 | 26.1 | 6.2 | 52.8 | 47.2 | | |
| BW-M | 2627 | 45.8 (0.6) | 54.9 (0.6) | 60.7 (0.9) | 53.5 (1.1) | 52.6 (1.0) | 54.1 (0.9) | 55.0 (1.0) | 51.8 (2.5) | 55.8 (2.7) | *** | *** |
| BW-Pa | 2385 | 48.5 (0.6) | 57.0 (0.6) | 62.9 (0.9) | 55.9 (0.9) | 55.1 (0.8) | 56.4 (0.8) | 57.1 (0.8) | 54.6 (2.1) | 57.6 (1.9) | *** | *** |
| BW-Pb | 2378 | 53.7 (0.7) | 63.2 (0.6) | 69.6 (1.0) | 60.9 (1.5) | 61.4 (1.4) | 62.3 (1.3) | 64.2 (1.3) | 60.7 (2.1) | 63.7 (1.9) | *** | *** |
| BW-L | 2573 | 52.1 (0.5) | 59.6 (0.5) | 64.2 (0.8) | 59.9 (1.3) | 57.4 (1.2) | 59.2 (1.1) | 58.0 (1.2) | 58.4 (0.2) | 58.8 (0.3) | NS | NS |
| BW-Sa | 2492 | 52.2 (0.5) | 59.6 (0.5) | 64.2 (0.8) | 60.3 (1.4) | 57.6 (1.2) | 58.7 (1.2) | 57.9 (1.2) | 58.8 (0.2) | 58.5 (0.2) | NS | NS |
| BW-W | 2594 | 50.1 (0.4) | 57.1 (0.4) | 61.1 (0.7) | 57.8 (1.3) | 56.0 (1.2) | 55.2 (1.1) | 55.2 (1.2) | 56.3 (0.3) | 55.8 (0.4) | * | NS |
| BW-D | 1883 | 51.9 (0.3) | 58.4 (0.4) | 60.7 (0.6) | 58.1 (0.9) | 56.7 (0.8) | 56.4 (0.8) | 56.8 (0.8) | 57.0 (0.1) | 57.0 (0.1) | NS | NS |
| BCS-M | 2448 | 2.92 (0.08) | 2.75 (0.08) | 2.79 (0.14) | 2.83 (0.03) | 2.85 (0.02) | 2.80 (0.02) | 2.80 (0.02) | 2.81 (0.01) | 2.83 (0.01) | NS | NS |
| BCS-Pa | 2627 | 2.97 (0.04) | 2.89 (0.04) | 2.93 (0.06) | 2.94 (0.02) | 2.95 (0.02) | 2.92 (0.01) | 2.92 (0.02) | 2.90 (0.04) | 2.96 (0.04) | * | NS |
| BCS-Pb | 2628 | 2.78 (0.04) | 2.77 (0.04) | 2.87 (0.06) | 2.85 (0.04) | 2.82 (0.03) | 2.79 (0.03) | 2.76 (0.03) | 2.78 (0.04) | 2.84 (0.04) | *** | *** |
| BCS-L | 2628 | 2.56 (0.05) | 2.62 (0.05) | 2.69 (0.08) | 2.74 (0.09) | 2.61 (0.08) | 2.63 (0.08) | 2.52 (0.08) | 2.61 (0.02) | 2.64 (0.03) | *** | *** |
| BCS-Sa | 2520 | 2.47 (0.03) | 2.51 (0.03) | 2.56 (0.05) | 2.66 (0.12) | 2.54 (0.10) | 2.46 (0.10) | 2.40 (0.10) | 2.51 (0.01) | 2.52 (0.01) | NS | NS |
| BCS-Sb | 857 | 2.56 (0.12) | 2.64 (0.15) | 2.66 (0.13) | 2.74 (0.21) | 2.66 (0.21) | 2.56 (0.20) | 2.52 (0.21) | 2.61 (0.04) | 2.63 (0.04) | NS | NS |
| BCS-W | 2434 | 2.44 (0.04) | 2.50 (0.04) | 2.52 (0.06) | 2.59 (0.09) | 2.54 (0.08) | 2.43 (0.08) | 2.40 (0.08) | 2.48 (0.01) | 2.49 (0.01) | NS | NS |
| BCS-D | 1717 | 2.53 (0.05) | 2.63 (0.06) | 2.63 (0.09) | 2.67 (0.07) | 2.64 (0.07) | 2.55 (0.07) | 2.52 (0.07) | 2.55 (0.06) | 2.64 (0.06) | *** | *** |

The significance probabilities for each fixed effect are provided.
n = number of records; n (%) = proportion of ewes in each class of fixed effect; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid-pregnancy; L = lambing; Sa = beginning of suckling; Sb = end of suckling; W = weaning; D = dry-off.
Sign. = significance probabilities.
* P < 0.05; *** P < 0.001.

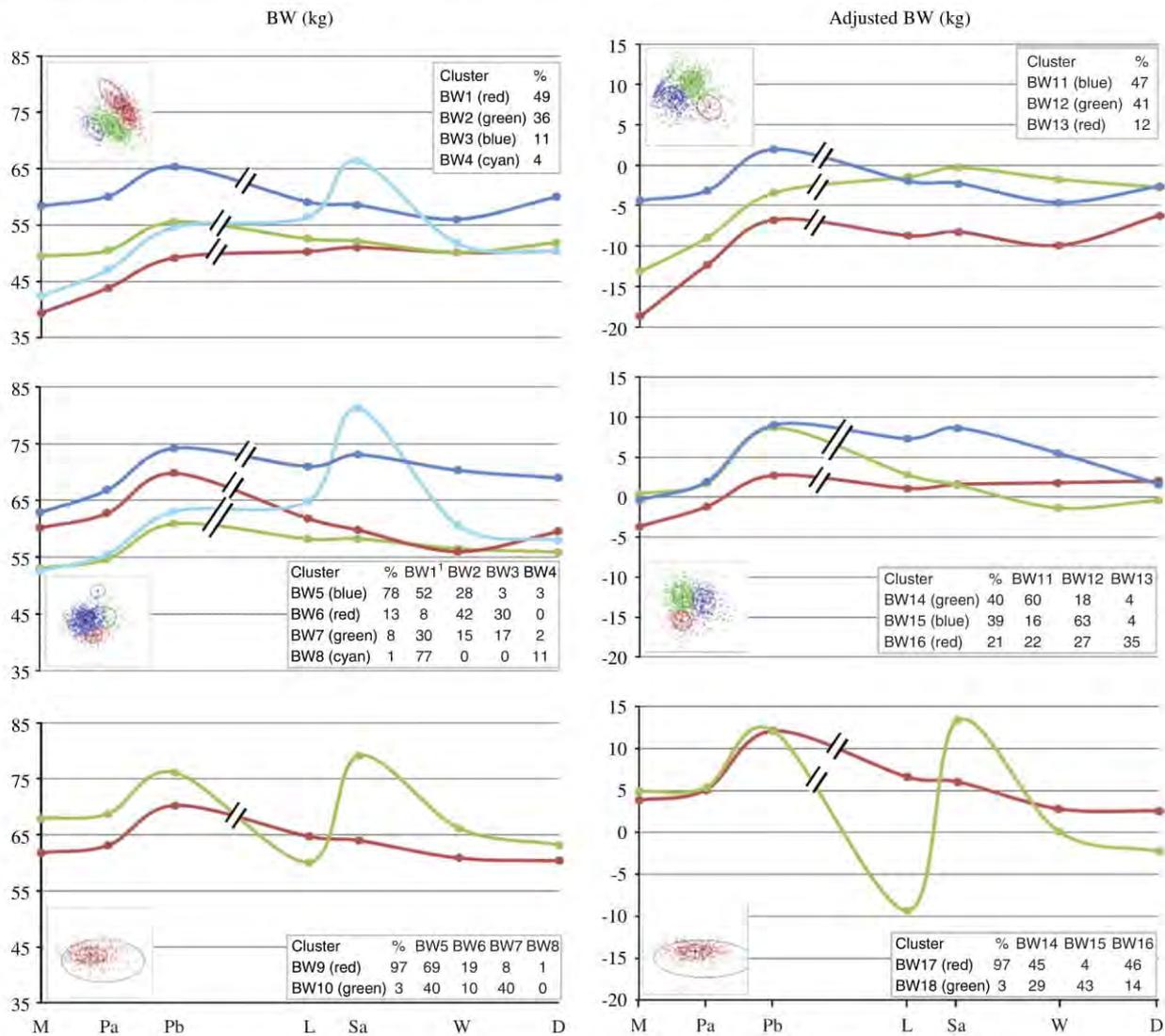


Figure 1 Cluster profiles for BW (on the left) and adjusted BW (on the right) in Romane ewes over their over the production cycles 1 (at the top), 2 (in the middle) and 3 (at the bottom). The scatter plots appearing on the left of each graph represents the individual coordinates on the two first principal components of the functional principal component analysis. The textbox on the right of each graph indicates the proportion of animals present in each cluster, and is given in percentage (%). The composition of each cluster at productive cycle n is given by indicating the proportion (%) of animals from clusters found at previous cycle $n-1$. M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid-pregnancy; L = lambing; Sa = beginning of suckling; W = weaning; D = dry-off; Adjusted BW = BW taking into account average individual BW levels across cycles.

included 75% and 62% of the ewes (BC10 and BC12, respectively) and for cycle 3, ewes were distributed equally in the two clusters. Clusters BC1, BC2, BC4, BC5, BC6, BC7 and BC9 showed parallel within- and between-cycle profiles but different levels of BCS. The profiles for these clusters were characterized by an increase in BCS from BCS-M to BCS-Pa, a constant decrease from BCS-Pa to BCS-Sb and a progressive increase from BCS-Sb to the end of the production cycle. In cycle 3, cluster BC8 differed from clusters BC7 and BC9 by a very slight decrease of BCS between BCS-Pa and BCS-W and the highest BCS levels. Clusters for adjusted BCS showed very close ranges of variation within- and between-cycle and similar profiles to the main clusters found for BCS.

Ewes in cluster BC4 of cycle 2 originated mostly from clusters BC1 and BC2 (56% and 26%, respectively) of cycle 1. Ewes included in BC5 originated mainly from BC2 (53%) and

BC1 (36%) of cycle 1. Ewes in BC6 originated mostly from BC1 (64%) of cycle 1, and ewes in BC7 from BC4 (56%) and BC5 (28%) of the previous cycle. Ewes in clusters BC12 and BC13 originated mostly from BC10 (76% and 75%, respectively). Ewes in cluster BC8 originated mainly from BC4 (47%) and BC6 (33%) of cycle 2 and those in cluster BC9 mainly from BC5 (74%) of cycle 2. Ewes in clusters BC14 and BC15 originated mostly from BC12 (74% and 66%, respectively). In general, these ewes exhibited the same profiles at cycles 1, 2 and 3.

Figure 3 displays clusters observed considering ewes' BW and BCS over their first three productive cycles. Three clusters were found for each trait. Considering BW clusters, the three profiles showed similar and parallel profiles over the three cycles. The main cluster included 87% of ewes and indicated that majority of ewes were globally gaining weight until the

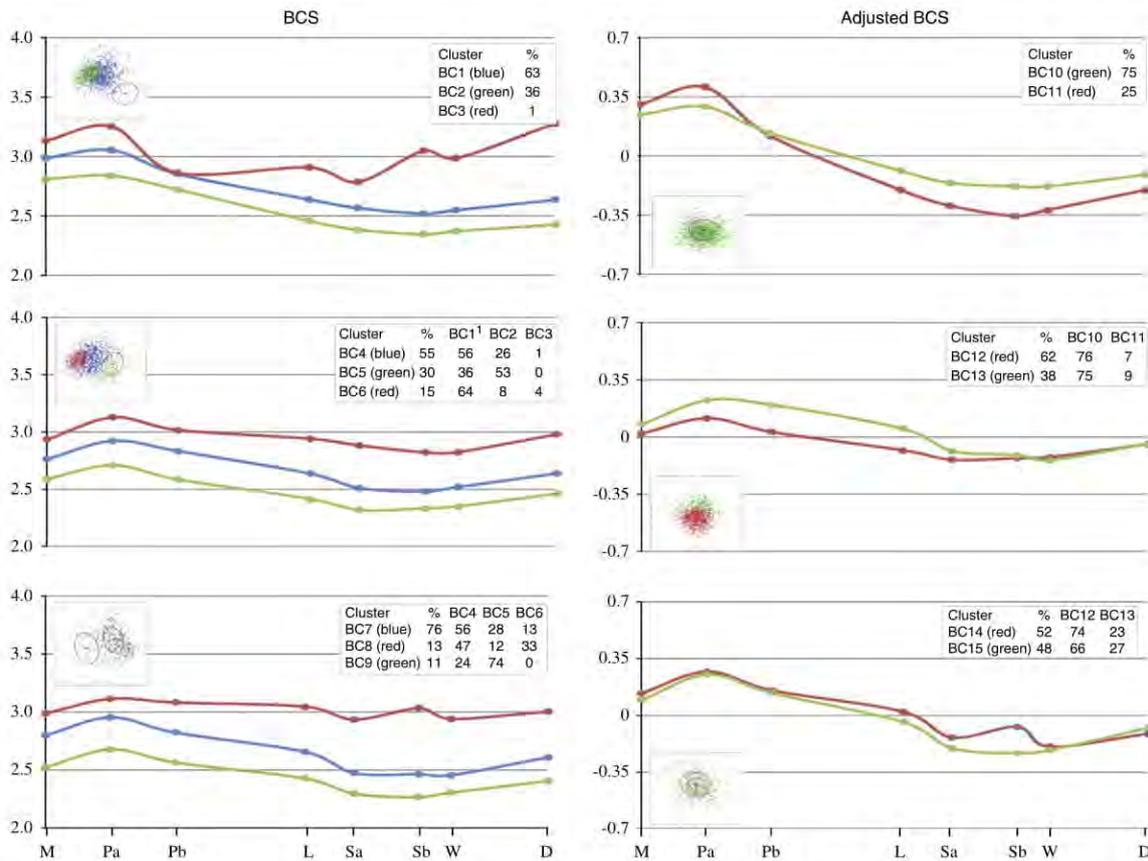


Figure 2 Cluster profiles for body condition score (BCS) (on the left) and adjusted BCS (on the right) in Romane ewes over their production cycles 1 (at the top), 2 (in the middle) and 3 (at the bottom). The scatter plot on the left of each graph represents the individual coordinates on the two first principal components of the functional principal component analysis. The textbox on the right of each graph indicates the proportion of animals in each cluster, which is given in percentage (%). The composition of each cluster at productive cycle n is given by indicating the proportion (%) of animals from clusters found at previous cycle $n - 1$. BC = body condition; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid-pregnancy; L = lambing; Sa = beginning of suckling; Sb = end of suckling; W = weaning; D = dry-off; Adjusted BCS = BCS taking into account average individual BCS levels across cycles.

end of cycle 3 concomitantly with the observed alternation of weight gain and loss through each cycle. The two other clusters differed from the major one mainly at cycle 3 by higher or lower BW levels. Considering adjusted BW clusters, two of them (i.e. BW22 and BW24) showed similar and parallel profiles over the three cycles but with a crossing point between both trajectories during the second suckling period. The third cluster (i.e. BW23) differed from the two others in the alternation of weight gain and loss within- and between cycles. Considering BCS clusters, the main cluster (i.e. BC16, 76% of ewes) showed repeatable BCS gains and losses across the three first cycles while the two other clusters exhibited BCS gains and losses changing between cycles. Concerning adjusted BCS, the three clusters showed very close or overlapping trajectories and repeatable over the three cycles.

Figure 4 displays the BCS clusters observed considering only ewes lambing and suckling twins (no difference in the average age at first lambing between clusters within a cycle). Three clusters were identified for each production cycle. The two main profiles for each production cycle showed similar, parallel profiles, both within and between the cycles. The profiles were similar to those described for BCS clusters for

the whole population. The two main clusters in cycles 1, 2 and 3 included 94.4%, 86.5% and 87.2% of ewes, respectively. There was 12% of the multiparous ewes that remained in clusters showing the highest BCS levels between cycles 2 and 3 (BC26 and BC29, respectively). Concerning the adjusted BCS for ewes lambing and suckling twins, only one trajectory was observed at cycles 1 and 3 and two trajectories at cycle 2 (data not shown), that presented the same profiles as the trajectories of the adjusted BCS (Figure 2).

Biological factors

The main biological factors were tested to explain the distribution of the ewes between the clusters at each cycle (Tables 2 and 3). The Litter effect was the most significant effect for BCS clusters in the three production cycles. Ewes with the smallest average litter size were mostly included in clusters BC3, BC6 and BC8 that showed the highest BCS levels (Table 2). Ewes with larger litter sizes were included in clusters BC2, BC5 and BC9 that showed the lowest BCS in cycles 1, 2 and 3. When considering the adjusted BCS, all the variation factors (i.e. litter size, litter at previous cycle, age at first lambing and year) had similar effects on the trait. Ewes with larger litter sizes were included in clusters BC11, BC12

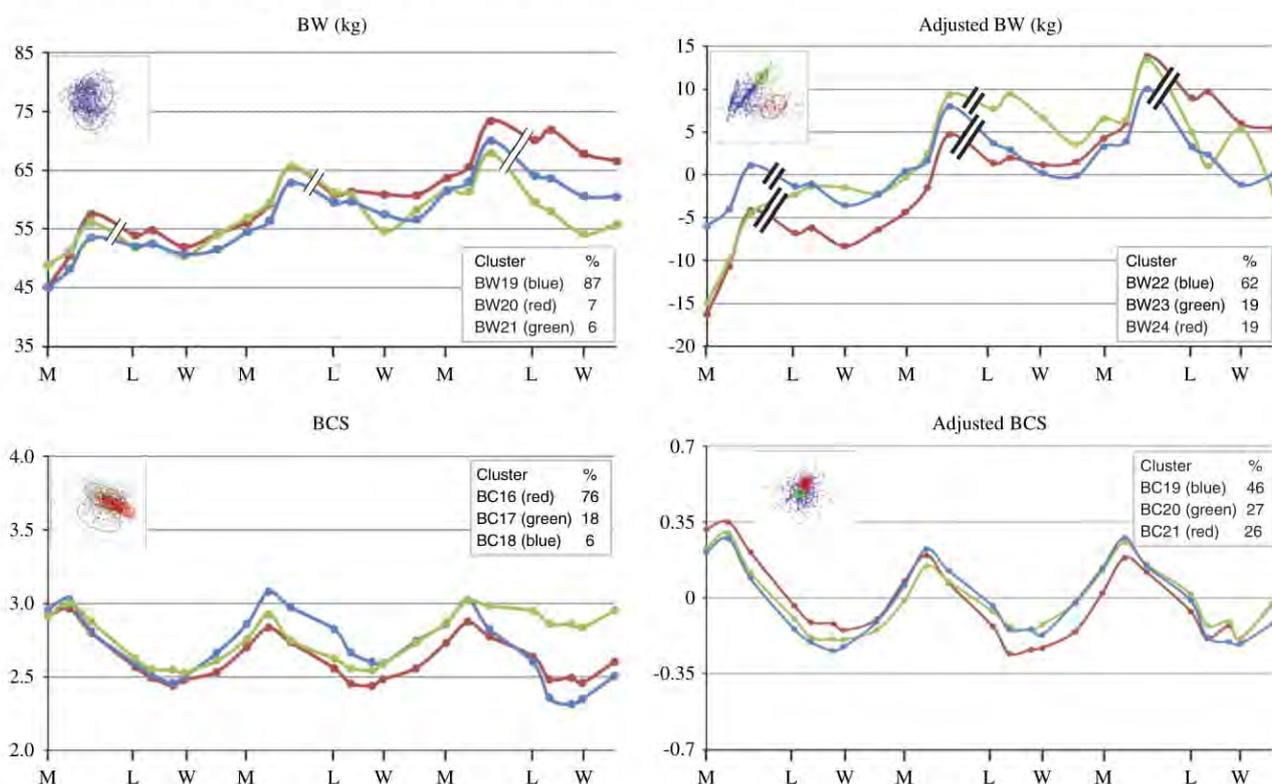


Figure 3 Cluster profiles for BW (at the top left), adjusted BW (at the top right), body condition score (BCS) (at the bottom left) and adjusted BCS (at the bottom right) over the entire productive life of Romane ewes. The scatter plot on the left of each graph represents the individual coordinates on the two first principal components of the functional principal component analysis. The textbox on the right of each graph indicates the proportion of animals in each cluster, which is given in percentage. BC = body condition; M = mating; L = lambing; W = weaning; Adjusted BW = BW taking into account average individual BW levels across cycles; Adjusted BCS = BCS taking into account average individual BCS levels across cycles.

and BC14 that showed lowest BCS levels. Concerning BW and adjusted BW, ewes with the smallest average litter size were included in clusters BW1 and BW12 for cycle 1, BW5, BW7 and BW16 for cycle 2 and BW10 and BW18 for cycle 3 (Table 3).

Litter size at previous cycle had significant effect on ewes' distribution in adjusted BCS clusters at cycle 2. Ewes that had a bigger litter size at cycle 1 were included in cluster BC12 showing lower BCS level. Considering BCS, litter size at previous cycle had very little effect at cycles 2 and 3 (Table 2). For adjusted BW, the ewes with the biggest litter size at previous cycle were included in clusters BW14 and BW17 showing progressive decrease in BW between mid-pregnancy and weaning. Considering BW, litter size at previous cycle had a significant and important effect. Ewes with bigger litter size at the previous cycle were included in clusters BW6 and BW9 at cycles 2 and 3, respectively, showing progressive decrease in BW between mid-pregnancy and weaning (Table 3).

The age of the ewe was the most significant effect for BW clusters at cycle 1, ranked second for BCS clusters at cycles 2 and 3 and was observed to be the less significant effect for BCS clusters at cycle 1 and BW clusters at cycles 2 and 3. For BCS at cycle 1, ewes that lambed at 1 year of age were included in clusters BC1 and BC2 and there were no differences in the age at first lambing for adjusted BCS at cycle 1.

For the two other production cycles, the age at first lambing did not discriminate the clusters for BCS whereas, for adjusted BCS at cycle 2, ewes that lambed at 1 year of age were mostly included in BC12 (Table 2). For BW and adjusted BW at cycle 1, ewes that lambed at 1 year of age were included in clusters BW1, BW4, BW12 and BW13. For cycle 2, ewes that lambed at 1 year of age were included in BW8, BW15 and BW16 and the age at first lambing was not discriminating at cycle 3 (Table 3).

Discussion

The dynamics of body reserves as a trait for robustness in the current context

The accepted concept of 'breeding for robustness' (Kitano, 2004; Klopčič *et al.*, 2009; Molotsi *et al.*, 2017) justifies the necessity for gathering new insights into such traits in order to reveal the degree of individual robustness and the underlying determinant mechanisms (De La Torre *et al.*, 2015; Friggens *et al.*, 2017). The BR dynamics have been shown to be a relevant trait for studying the capacity to overcome negative energy balance periods (Bauman and Currie, 1980; Nielsen *et al.*, 2003; González-García *et al.*, 2014). This trait is being considered as an interesting biological component in the design of future livestock systems (Dumont *et al.*, 2014; Phocas *et al.*, 2016).

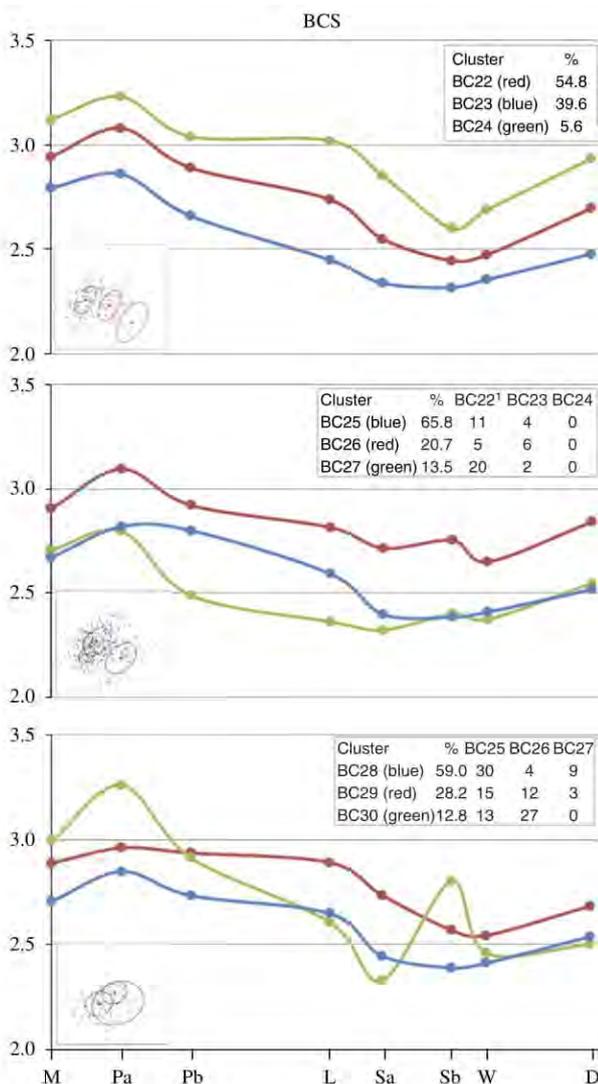


Figure 4 Cluster profiles for body condition score (BCS) of Romane ewes lambing and suckling twins (Litter 3) over their production cycles 1 (at the top), 2 (in the middle) and 3 (at the bottom). The scatter plot on the left of each graph represents the individual coordinates on the two first principal components of the functional principal component analysis. The textbox on the right of each graph indicates the proportion of animals in each cluster, which is given in percentage (%). The composition of each cluster at productive cycle n is given by indicating the proportion (%) of animals from clusters found at previous cycle $n-1$. BC=body condition; M=mating; Pa=early pregnancy; Pb=mid-pregnancy; L=lambing; Sa=beginning of suckling; Sb=end of suckling; W=weaning; D=dry-off.

Relevance of BW and body condition score for interpreting body reserves dynamics

The BW and BCS are considered to be typical and relatively easily monitored parameters (Brown *et al.*, 2015), and are usually analyzed to describe BR dynamics (Thorup *et al.*, 2012; Morel *et al.*, 2016; Puillet and Martin, 2017). Nevertheless, there is a consensus about the subjectivity of BCS due to disagreements about the methods used and inconsistent intra- and inter-operator assessment skills (Russel *et al.*, 1969; Edmonson *et al.*, 1989; Kenyon *et al.*, 2014). One advantage of this study is the consistent assessment by the same two operators over the whole study period,

with operators regularly attending training sessions to homogenize their scoring technique.

The main originality of our study was that we characterized the variability of existing BR dynamics profiles and described sequential and temporal BR changes, using longitudinal data covering up to three production cycles in a flock of ewes reared in extensive conditions. To our knowledge, this is the first report of longitudinal BR dynamics in several production cycles using real data, at least in grazing sheep.

Overall body reserves mobilization and accretion profiles

Both BW and BCS vary as an ewe progresses through the different physiological stages of the production cycle. The BRs are mobilized from mid-pregnancy until the end of the suckling period and this is reflected by a decrease in the BCS. After weaning, an increase in the BCS is observed (i.e. BR accretion) and lasts until the beginning of the next pregnancy. The BW and BCS profiles observed in our study population and conditions are consistent with the previously described overall dynamics (González-García *et al.*, 2014). The simultaneous increase in BW and decrease in BCS observed between early to mid-pregnancy are likely to be due to the start of the fetus growth and development and the related increasing demand in energy (Bauman and Currie, 1980). The BW probably continued to increase during the second half of pregnancy but a BW measurement before lambing was missing in the present study to show the expected BW increase (González-García *et al.*, 2014). This biased the tendency observed for BW between mid-pregnancy and lambing (Figure 1; missing point between mid-pregnancy – Pb- and lambing – L-).

During the 1st month of suckling, the decrease in BCS was probably due to an imbalance between energy intake and expenditure caused by the peak of milk production, a high priority given to the new-born lambs and the incapacity of the female to take in enough feed to meet energy requirements (Nielsen *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2017). The decreases in BCS and BW were observed despite the use of fertilized paddocks with enough quality biomass available to ensure the nutritional balance during the suckling period (Molénat *et al.*, 2005). An additional BCS measurement during the 2nd month of suckling could perhaps help to identify the exact endpoint of BR mobilization during this period.

The BW and BCS gains started again before the end of suckling. The stabilization or increase in BCS at this point could be related to a decrease in the ewes' energy requirements and dietary diversification in lambs. This is consistent with the findings of another study (Kharrat and Bocquier, 2010) that reported that BR replenishment was prioritized at the end of suckling in goats. Accretion continued during the autumn when ewes grazed the new herbage regrowth available in the native paddocks. It lasted during the dry-off period and until the beginning of the next pregnancy, including feed supplementation at mid-pregnancy (González-García *et al.*, 2014).

In addition to the physiological stages of the production cycle, various biological factors such as parity, age at first

Table 2 Least-square (LS) means (\pm standard error) for litter size, age at first lambing and litter size at previous cycle for ewes present in each cluster of body condition score (BCS) at each production cycle

| Cycle | Cluster number | n | Litter size | | Age at first lambing | | Litter size at previous cycle | |
|-------|----------------|------|-------------|--------|----------------------|--------|-------------------------------|--------|
| | | | LSMeans | Contr. | LSMeans | Contr. | LSMeans | Contr. |
| 1 | BC1 | 703 | 2.03 (0.88) | ** | 1.52 (0.50) | ~ | ND | ND |
| | BC2 | 434 | 2.31 (0.95) | | 1.47 (0.50) | | ND | |
| | BC3 | 9 | 2.00 (1.00) | | 2.00 (0.00) | | ND | |
| 2 | BC4 | 593 | 2.76 (1.06) | * | 1.44 (0.50) | * | 1.81 (1.06) | * |
| | BC5 | 329 | 3.03 (0.87) | | 1.36 (0.48) | | 1.98 (1.09) | |
| | BC6 | 146 | 2.02 (1.07) | | 1.55 (0.50) | | 1.76 (1.14) | |
| 3 | BC7 | 319 | 3.15 (1.00) | *** | 1.49 (0.50) | ~ | 2.80 (1.11) | ** |
| | BC8 | 49 | 2.04 (1.04) | | 1.43 (0.50) | | 2.33 (1.26) | |
| | BC9 | 46 | 3.46 (0.75) | | 1.39 (0.49) | | 2.83 (1.14) | |
| 1 | BC10 | 1041 | 2.11 (0.91) | * | 1.50 (0.50) | * | ND | ND |
| | BC11 | 105 | 2.31 (0.96) | | 1.57 (0.50) | | ND | |
| 2 | BC12 | 824 | 2.78 (1.02) | * | 1.33 (0.47) | *** | 1.77 (1.03) | ** |
| | BC13 | 248 | 2.63 (1.14) | | 1.79 (0.41) | | 2.12 (1.20) | |
| 3 | BC14 | 235 | 3.26 (0.95) | ** | 1.43 (0.50) | * | 2.77 (1.11) | *** |
| | BC15 | 186 | 2.81 (1.13) | | 1.54 (0.50) | | 2.72 (1.18) | |
| 1 | BC22 | 113 | 2.00 (0.00) | ND | 1.96 (0.21) | ~ | ND | ND |
| | BC23 | 83 | 2.00 (0.00) | | 1.98 (0.15) | | ND | |
| | BC24 | 10 | 2.00 (0.00) | | 2.00 (0.00) | | ND | |
| 2 | BC25 | 248 | 2.00 (0.00) | ND | 1.42 (0.49) | ~ | 1.86 (1.04) | ** |
| | BC26 | 78 | 2.00 (0.00) | | 1.45 (0.50) | | 1.75 (1.04) | |
| | BC27 | 51 | 2.00 (0.00) | | 1.39 (0.49) | | 2.00 (1.12) | |
| 3 | BC28 | 69 | 2.00 (0.00) | ND | 1.36 (0.48) | * | 2.68 (1.04) | ** |
| | BC29 | 33 | 2.00 (0.00) | | 1.48 (0.51) | | 2.76 (1.06) | |
| | BC30 | 15 | 2.00 (0.00) | | 1.80 (0.41) | | 2.43 (1.16) | |

n = number of ewes; ND = non-determined; Contr. = contribution of the effect to the model based on Akaike information criteria and Bayesian information criteria: ~, *, **, *** indicate no, low, medium and high significant contribution of the effect to the model; BC1 to BC9 = BCS clusters; BC10 to BC15 = adjusted BCS clusters (i.e. BCS taking into account average individual BCS levels across cycles); BC22 to BC30 = BCS clusters for the subgroup of ewes lambing and suckling twins.

parity, litter size or litter size at previous cycle had a significant impact on the BW and BCS levels of the females included in this study, as previously reported (María and Ascaso, 1999; González-García *et al.*, 2014 and 2015). A strong effect of litter size on BW loss was observed with the biggest litter sizes, since litter sizes were highly correlated between cycles, the BW loss may be related to two consecutive big litter sizes. The year/season also affected BR levels in our grazing system because the nutritional and energy balance are dependent on the weather and amount of biomass available.

Diversity of body reserves and body condition score profiles (cluster analysis)

In this study, we confirmed our hypothesis regarding the existence of different BW and BCS trajectories within a flock of Romane sheep reared in extensive conditions. Indeed, the characterization of variability in BCS profiles highlighted three separate trajectories for each production cycle. Most trajectories exhibited similar shapes (i.e. similar sequences of BCS gains and losses) but differed in terms of BW and BCS levels. This is confirmed by the two close trajectories observed with BCS taking into account average individual BCS levels across cycles (i.e. adjusted BCS). Indeed, trajectories found for adjusted BCS did

not differ in the levels within cycle but slightly in the shape. Consideration of the average individual level across cycles did not highlight strong differences of trajectory. Some trajectories, essentially those showing the highest BCS levels, displayed different dynamics in addition to different BCS levels. The latter trajectories represented generally clusters including a lower number of animals. In addition, all BCS and adjusted BCS trajectories, whatever the production cycle, also suggested that BR accretion occurred from weaning to the next early pregnancy as described for overall BR profiles. The BR accretion during the dry-off period was associated with a stabilization or slight increase in BW depending on the various trajectories and production cycle. Consistently with the increase of BCS observed during early pregnancy, all BW and adjusted BW trajectories showed an increase in BW at this phase and later during pregnancy as hypothesized for the overall profile. While some BW trajectories differed only in the levels and not in the shape, these trajectories were not found for BW taking into account average individual BW level across cycles (i.e. adjusted BW). Thus, differences in the shape of adjusted BW profiles suggested that various BW trajectories existed within flock. In addition, BCS trajectories showing similar shape exhibited higher amplitude of BCS variation in primiparous ewes than in multiparous ewes. This suggest that improved efficiency in the

Table 3 Least-square (LS) means (\pm standard error) for litter size, age at first lambing and litter size at previous cycle for ewes present in each cluster of BW at each production cycle

| Cycle | Cluster number | n | Litter size | | Age at first lambing | | Litter size at previous cycle | |
|-------|----------------|-----|-------------|--------|----------------------|--------|-------------------------------|--------|
| | | | LSMeans | Contr. | LSMeans | Contr. | LSMeans | Contr. |
| 1 | BW1 | 569 | 1.72 (0.59) | * | 1.10 (0.30) | *** | ND | ND |
| | BW2 | 429 | 2.51 (0.99) | | 1.93 (0.26) | | ND | |
| | BW3 | 116 | 2.75 (1.07) | | 2.00 (0.00) | | ND | |
| | BW4 | 32 | 2.16 (0.81) | | 1.28 (0.46) | | ND | |
| 2 | BW5 | 830 | 2.67 (1.04) | ** | 1.37 (0.48) | * | 1.84 (1.02) | *** |
| | BW6 | 143 | 3.30 (0.88) | | 1.90 (0.31) | | 2.14 (1.30) | |
| | BW7 | 86 | 2.51 (1.18) | | 1.31 (0.47) | | 1.55 (1.26) | |
| | BW8 | 9 | 3.00 (1.00) | | 1.00 (0.00) | | 1.22 (0.67) | |
| 3 | BW9 | 404 | 3.07 (1.05) | ** | 1.48 (0.50) | * | 2.76 (1.13) | ** |
| | BW10 | 10 | 2.40 (1.17) | | 1.30 (0.48) | | 2.40 (1.51) | |
| 1 | BW11 | 546 | 2.55 (0.99) | * | 1.92 (0.28) | *** | ND | ND |
| | BW12 | 477 | 1.71 (0.63) | | 1.14 (0.35) | | ND | |
| | BW13 | 123 | 1.86 (0.66) | | 1.07 (0.26) | | ND | |
| 2 | BW14 | 430 | 3.07 (0.93) | * | 1.79 (0.41) | ** | 2.07 (1.27) | *** |
| | BW15 | 408 | 2.61 (1.06) | | 1.15 (0.36) | | 1.60 (0.90) | |
| | BW16 | 234 | 2.39 (1.08) | | 1.26 (0.45) | | 1.90 (0.91) | |
| 3 | BW17 | 414 | 3.07 (1.05) | * | 1.48 (0.50) | *** | 2.76 (1.13) | ** |
| | BW18 | 7 | 2.29 (1.11) | | 1.43 (0.53) | | 2.14 (1.46) | |

n = number of ewes; LSMeans = Least-square means; ND = non-determined; Contr. = contribution of the effect to the model based on Akaike information criteria and Bayesian information criteria: *, **, *** indicate no, low, medium and high significant contribution of the effect to the model; BW1 to BW10 = BW clusters; BW11 to BW18 = adjusted BW clusters (i.e. BW taking into account average individual BW levels across cycles).

use of BR could occur with time as the animal gains in 'biological experience'.

The distribution of individual ewes between BCS and BW trajectories from one cycle to another was partially maintained. Between one-third and half of the ewes included in the biggest clusters remained in the same trajectory at the next cycle or even during the three cycles for BW, adjusted BW, BCS and adjusted BCS. Changes in the distribution of ewes between BCS trajectories in successive cycles are also probably related to changes in litter sizes. Indeed, the trajectory showing the highest BCS for each cycle included ewes with the smallest litter size, and conversely the trajectories with the low BCS levels included ewes with the largest average litter sizes. Nevertheless, ewes with similar litter size were also distributed in clusters showing different trajectories. This suggests that litter size, even if it was one of the most significant effect, was not the only factor explaining the distribution of ewes' trajectories in this study. In addition, individual variability in BCS management may contribute to how ewes are distributed between the trajectories. Indeed, considering cluster analysis for BCS specifically in ewes lambing and suckling twins, three well-defined trajectories were also described for primiparous or multiparous ewes. Those trajectories differed by the level of BCS and/or the shape while clusters did not differ in litter size and age at first lambing. This was in accordance with the trajectories of ewes lambing and suckling twins obtained with the adjusted BCS (data not shown), which differed mainly in the shape. These results support the hypothesis of individual variability that contributes to BR dynamics whatever the litter size, parity or

age at first lambing. Recent genetic studies considering BW and BCS changes over time supported the hypothesis of genetic determinism for weight and fat changes across production cycle (Macé *et al.*, 2018b; Walkom *et al.*, 2014).

Depending on trajectories and cycle, ewes recovered or increased their initial BW (i.e. at the beginning of cycle) at the end of the cycle. The variations in BW observed during the cycle resulted in few overall changes in BW between the beginning and the end of the cycle. Nevertheless, two BW trajectories and adjusted BW trajectories for production cycle 1 showed overall higher BW gain and represented 53% of the primiparous ewes, either considering BW or adjusted BW. The females included in these trajectories were the youngest ewes, so we hypothesized that these females were still growing, as previously reported by González-García and Hazard (2016). Interestingly, when cluster analysis was performed for the ewes' entire productive life, the BW trajectory including most of the ewes (i.e. 87%) suggested that females kept growing during their three first cycles. Trajectories were even better defined when taking into account average BW level across cycles since the ewes in the three adjusted BW trajectories kept gaining weight across the first cycles, despite alternating periods of BW gain and loss. Moreover, the youngest ewes at first lambing were ewes that gained the higher amount of BW across the three cycles. This is in accordance with the study of Zygoiannis *et al.* (1997) reporting growth in Greek ewes until they reached 3.5 years of age. It would be interesting to analyze BW trajectories in older ewes to determine at which age Romane ewes actually stop growing in this environment.

Our 'ideal body reserves profile' definition

When analyzing the diverse BW and BCS profiles found in our study, it seemed important to define what we deemed the 'ideal profile' of a robust ewe to be. Regarding BR dynamics efficiency, a robust ewe would be an individual that avoids quick and drastic losses in BRs when facing a negative energy balance challenge and reacts by quickly replenishing BRs to recover at least its initial status once the shortage ended without affecting its performance (Bocquier and González-García, 2010; Martin and Sauvant, 2010). Interestingly, cluster analysis for BCS in ewes with similar litter sizes still showed three clusters, as described in the whole population (Figure 4; Supplementary Figure S1). We hypothesized that the 'robust trajectory' was the trajectory that showed intermediate BCS levels in primiparous ewes (red profile; BC22) and the highest BCS in multiparous ewes lambing and suckling twins (profiles BC26 and BC29; Figure 3). Ewes belonging to the robust trajectory for all the three production cycles would be the most interesting ewes. For now, 5% to 12% of the ewes followed the robust trajectory for two cycles but none of them followed this trajectory for the three cycles.

To better characterize robust individuals, new parameters should be considered in addition to those evaluated here (BW and BCS). On the one hand, the longitudinal analysis of a set of plasma metabolites and hormones could provide additional, specific data on each individual's energy metabolism. On the other hand, other zootechnical parameters related to the ewes' reproductive and productive performances will be needed to define individual robustness in a multicriteria assessment approach. Everything as a whole would add to the quality of the 'big-picture' for a relevant interpretation of such a complex and multifactorial trait.

Conclusions

In this study, the analysis of the measurements recorded in the INRA historical database over several production cycles confirmed that BW and BCS levels in Romane ewes were, as expected, significantly affected by the age at first lambing, parity, physiological stage, litter size and litter size at the previous cycle, as well as by the year of measurement. Our most relevant findings are the identification of different profiles or trajectories for BCS and BW suggesting different dynamics in BR mobilization–accretion. For a proportion of the ewes, the profiles remained consistent throughout the animal's life, whatever the age at first lambing, parity and litter size (i.e. repeatability of BR dynamics between successive cycles). Thus, the individual differences in profiles observed at a given stage illustrate the existence of proven intra-flock variability in the adaptive capacities of ewes to manage their BR. Such variability could probably be explained by a genetic component, which justifies further efforts to continue to explore the main genetic and physiological mechanisms behind this phenomenon.

Acknowledgments

The authors would like to thank the INRA Divisions of Animal Genetics and Animal Physiology and Livestock Systems for their financial

support over the years in providing salaries, experimental costs and computational facilities. The authors are indebted to all the staff of 'La Fage' experimental farm for managing the experimental flock as well as for their active role in collecting experimental data.

Declaration of interest

The authors fully declare, under their responsibility, that there are no conflicts of interest to declare.

Ethics statement

The care and management of all animals whose BW and BCS measurements were included in this study was approved by the INRA Institutional and Regional Animal Care and Use Ethical Committee.

Software and data repository resources

None.

Supplementary materials

To view supplementary material for this article, please visit <https://doi.org/10.1017/S175173111800352X>

References

- Akaike H 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19, 716–723.
- Álvarez-Rodríguez J, Estopañan G, Sanz A, Dervishi E, Govoni N, Tamanini C and Joy M 2012. Carry-over effects of body condition in the early pregnant ewe on peri-partum adipose tissue metabolism. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* 96, 985–992.
- Bauman DE and Currie WB 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *Journal of Dairy Science* 63, 1514–1529.
- Bocquier F and González-García E 2010. Sustainability of ruminant agriculture in the new context: feeding strategies and features of animal adaptability into the necessary holistic approach. *Animal* 4, 1258–1273.
- Brown DJ, Savage DB, Hinch GN and Hatcher S 2015. Monitoring liveweight in sheep is a valuable management strategy: a review of available technologies. *Animal Production Science* 55, 427–436.
- Dai X, Hadjipantelis PZ, Ji H, Mueller HG and Wang JL 2017. fdapace: functional data analysis and empirical dynamics. R package version 0.3.0. CRAN. Retrieved on 9 January 2017 from <https://github.com/functionaldatatpPACE/>
- De La Torre A, Recoules E, Blanc F, Ortigues-Marty I, D'Hour P and Agabriel J 2015. Changes in calculated residual energy in variable nutritional environments: an indirect approach to apprehend suckling beef cows' robustness. *Livestock Science* 176, 75–84.
- Dumont B, González-García E, Thomas M, Fortun-Lamothe L, Ducrot C, Dourmad JY and Tichit M 2014. Forty research issues for the redesign of animal production systems in the 21st century. *Animal* 8, 1382–1393.
- Edmonson AJ, Lean IJ, Weaver LD, Farver T and Webster G 1989. A body condition scoring chart for Holstein dairy cows. *Journal of Dairy Science* 72, 68–78.
- Friggens NC, Blanc F, Berry DP and Puillet L 2017. Review: deciphering animal robustness. A synthesis to facilitate its use in livestock breeding and management. *Animal* 11, 2237–2251.
- González-García E, Gozto de Figuereido V, Foulquié D, Jousserand E, Autran P, Camous S, Tesniere A, Bocquier F and Jouven M 2014. Circannual body reserve dynamics and metabolic profile changes in Romane ewes grazing on rangelands. *Domestic Animal Endocrinology* 46, 37–48.
- González-García E and Hazard D 2016. Growth rates of Romane ewe lambs and correlated effects of being mated as hoggets or two-tooth ewes on first offspring performance. *Livestock Science* 189, 63–69.
- González-García E, Tesniere A, Camous S, Bocquier F, Barillet F and Hassoun P 2015. The effects of parity, litter size, physiological state, and milking frequency

- on the metabolic profile of Lacaune dairy ewes. *Domestic Animal Endocrinology* 50, 32–44.
- Kenyon PR, Maloney SK and Blache D 2014. Review of sheep body condition score in relation to production characteristics. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 57, 38–64.
- Kharrat M and Bocquier F 2010. Impact of indoor feeding at late lactation stage on body reserves recovery and reproductive performances of Baladi dairy goats fed on pastoral system. *Small Ruminant Research* 90, 127–134.
- Kitano H 2004. Biological robustness. *Nature Reviews Genetics* 5, 826–837.
- Klopčič M, Reents R, Philipsson J and Kuipers A 2009. Breeding for robustness in cattle. Wageningen Academic Publishers, Wageningen, The Netherlands.
- Langrognet F, Lebret R and Poli C 2016. Rmixmod: supervised, unsupervised, semi-supervised classification with MIXture MODelling (Interface of MIXMOD Software). R package version 2.1.1. Retrieved on 9 January 2017 from <https://cran.r-project.org/web/packages/Rmixmod/index.html>
- Lebret R, Iovleff S, Langrognet F, Biernacki C, Celeux G and Govaert G 2014. Rmixmod: the R package of the model-based unsupervised, supervised and semi-supervised classification mixmod library. *Journal of Statistical Software* 67, 241–270.
- Macé T, González-García E, Pradel J, Parisot S, Carrière F, Douls S, Foulquié D and Hazard D 2018b. Genetic analysis of robustness in meat sheep through body weight and body condition score changes over time. *Journal of Animal Science* 96, 450–4511.
- Macé T, Hazard D, Carrière F, Douls S, Foulquié D, Robert-Granié C. and González-García E 2018a. Body weight and body condition score variations in Romane ewes: intraflock variability in their dynamics and magnitude over multiple production cycles. *Journal of Dairy Science* 101 (suppl. 2), 236.
- María GA and Ascaso MS 1999. Litter size, lambing interval and lamb mortality of Salz, Rasa Aragonesa, Romanov and F1 ewes on accelerated lambing management. *Small Ruminant Research* 32, 167–172.
- Martin O and Sauvant D 2010. A teleonomic model describing performance (body, milk and intake) during growth and over repeated reproductive cycles throughout the lifespan of dairy cattle. 1. Trajectories of life function priorities and genetic scaling. *Animal* 4, 2030–2047.
- Mendizabal JA, Delfa R, Arana A and Purroy A 2011. Body condition score and fat mobilization as management tools for goats on native pastures. *Small Ruminant Research* 98, 121–127.
- Molénat G, Foulquie D, Autran P, Bouix J, Hubert D, Jacquin M and Bibe B 2005. Pour un élevage ovin allaitant performant et durable sur parcours : un système expérimental sur le Causse du Larzac. *INRA Productions Animales* 18, 323–338.
- Molina A, Gallego L, Torres A and Vergara H 1994. Effect of mating season and level of body reserves on fertility and prolificacy of Manchega ewes. *Small Ruminant Research* 14, 209–217.
- Molotsi A, Dube B, Oosting S, Marandure T, Mapiye C, Cloete S and Dzama K 2017. Genetic traits of relevance to sustainability of smallholder sheep farming systems in South Africa. *Sustainability (Switzerland)* 9, 1–18.
- Morel PCH, Schreurs NM, Corner-Thomas RA, Greer AW, Jenkinson CMC, Ridler AL and Kenyon PR 2016. Live weight and body composition associated with an increase in body condition score of mature ewes and the relationship to dietary energy requirements. *Small Ruminant Research* 143, 8–14.
- Nielsen HM, Friggens NC, Lovendahl P, Jensen J and Ingvarstsen KL 2003. Influence of breed, parity, and stage of lactation on lactational performance and relationship between body fatness and live weight. *Livestock Production Science* 79, 119–133.
- Phocas F, Belloc C, Bidanel J, Delaby L, Dourmad JY, Dumont B, Ezanno P, Fortun-Lamothe L, Foucras G, Frappat B, González-García E, Hazard D, Larzul C, Lubac S, Mignon-Grasteau S, Moreno CR, Tixier-Boichard M and Brochard M 2016. Towards the agroecological management of ruminants, pigs and poultry through the development of sustainable breeding programmes: I-selection goals and criteria. *Animal* 10, 1749–1759.
- Puillet L and Martin O 2017. A dynamic model as a tool to describe the variability of lifetime body weight trajectories in livestock females. *Journal of Animal Science* 95, 4846–4856.
- Ricordeau G, Tchamitchian L, Brunel JC, Nguyen TC and François D 1992. La race ovine INRA 401: un exemple de souche synthétique. *INRA Productions Animales* 18 (hs), 255–262.
- Rojas-Downing MM, Nejadhashemi AP, Harrigan T and Woznicki SA 2017. Climate change and livestock: impacts, adaptation, and mitigation. *Climate Risk Management* 16, 145–163.
- Russel AJF, Doney JM and Gunn RG 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *Journal of Agricultural Sciences* 72, 451–454.
- Schwarz G 1978. Estimating the dimension of a model. *The Annals of Statistics* 6, 461–464.
- Smith GL, Friggens NC, Ashworth CJ and Chagunda MGG 2017. Association between body energy content in the dry period and post-calving production disease status in dairy cattle. *Animal* 11, 1590–1598.
- Thorup VM, Edwards D and Friggens NC 2012. On-farm estimation of energy balance in dairy cows using only frequent body weight measurements and body condition score. *Journal of Dairy Science* 95, 1784–1793.
- Walkom SF, Brien FD, Hebart ML, Fogarty NM, Hatcher S and Pitchford WS 2014. Season and reproductive status rather than genetics factors influence change in ewe weight and fat over time. 2. Spline analysis of crossbred ewes. *Animal Production Science* 54, 814–820.
- Yao F, Mueller HG and Wang JL 2005. Functional linear regression analysis for longitudinal data. *Annals of Statistics* 33, 2873–2903. (Dense data).
- Zygoiannis D, Stamataris C, Friggens NC, Doney JM and Emmans GC 1997. Estimation of the mature weight of three breeds of Greek sheep using condition scoring corrected for the effect of age. *Animal Science* 64, 147–153.

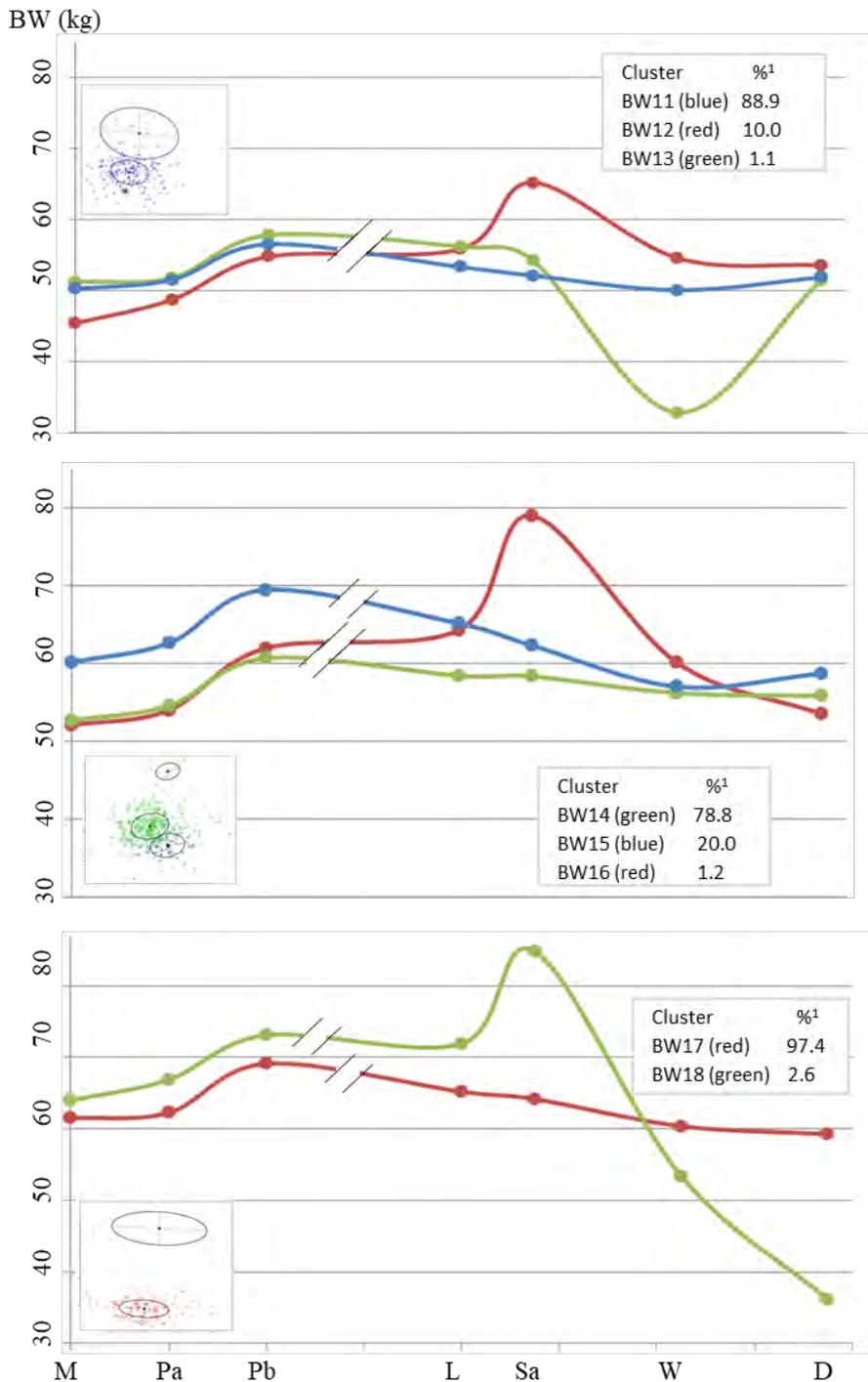
Animal Journal

Supplementary materials

Title: Intraflock variability in the body reserve dynamics of meat sheep by analyzing body weight and body condition score variations over multiple production cycles

Authors: T. Macé, E. González-García, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, C. Robert-Granié, D. Hazard

Corresponding author: Tiphaine Macé (tiphaine.mace@inra.fr)



Supplementary Figure S1. Cluster profiles for Body Weight in Romane ewes lambing and suckling twins (Litter 3) over their production cycles 1 (at the top), 2 (in the middle) and 3 (at the bottom). The scatter plot on the left of each graph represents the individual coordinates on the two first principal components of the functional principal component analysis (FPCA). The textbox on the right of each graph indicates the proportion of animals in each cluster, which is given in percentage. M, Mating; Pa, Early pregnancy; Pb, Mid-Pregnancy; L, Lambing; Sa, Beginning of suckling; W, Weaning; D, Dry-off; BW, Body Weight.

PARTIE B : MODELISATION DE LA DYNAMIQUE DES RESERVES CORPORELLES

Article à soumettre au journal Scientific Reports

Pour évaluer la variabilité interindividuelle de la DRC de manière longitudinale et plus précise, nous nous sommes tournés vers la modélisation mathématique.

L'objectif principal était ainsi de développer un modèle mathématique permettant de quantifier la DRC grâce à des paramètres synthétiques et ce, pour chaque cycle de production de la brebis. Le modèle est basé sur des NEC mesurées aux stades physiologiques clés du cycle de production de la brebis. Pour caractériser les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC, un système de sept équations différentielles ordinaires a été mise en place. Chaque cycle de production de la brebis est ainsi associé à deux variables, p_i qui décrit la mobilisation des RC due à la gestation et BCS_i qui décrit les variations de NEC pour le cycle productif i . La période de mobilisation est ainsi considérée comme la période présentant un challenge physiologique.

Pour chaque cycle de production i , trois paramètres synthétiques ont été mis en évidence : k_b^i, k_p^i et ΔT^i , représentant la capacité de mobilisation des RC de la brebis, la capacité de récupération des RC de la brebis et la durée de la période de mobilisation des RC, respectivement.

Nos résultats montrent que les facteurs de variation tels que l'âge de la brebis à la première mise-bas, sa parité, la taille de sa portée et l'année de mesure affectent de manière significative les trois paramètres synthétiques. De plus, de la variabilité dans les trajectoires des RC des brebis pour chaque cycle de production a déjà été démontré avec l'analyse de cluster dans la première partie de ce chapitre. L'utilisation de la même base de données nous a permis d'étudier les relations entre ces trajectoires précédemment étudiées et les trois paramètres synthétiques k_b^i, k_p^i et ΔT^i qui décrivent les mêmes tendances quel que soit le cycle de production.

Ces résultats démontrent ainsi la pertinence de l'utilisation de ce modèle pour caractériser la DRC et suggèrent que les trois paramètres synthétiques, k_b^i, k_p^i et ΔT^i sont pertinents pour décrire la variabilité inter-individuelle de la DRC. Cette variabilité devrait pouvoir permettre de classer les individus en fonction de leurs profils de DRC.

Les trois paramètres synthétiques pourraient ainsi être utilisés par les éleveurs ou les conseillers pour la conduite des animaux, par exemple pour permettre d'adapter le système d'alimentation des ovins en fonction des caractéristiques individuelle de DRC. Pour conclure, ces résultats montrent l'intérêt d'utiliser ces paramètres synthétiques pour mieux caractériser la DRC chez les ovins.

PhenoBR: a model to phenotype the body condition' dynamics in meat sheep

Tiphaine Macé¹, Eliel González-García², György Kövér⁴, Dominique Hazard¹ and Masoomeh Taghipoor⁵

¹GENPHYSE, Université de Toulouse, INRAE, ENVT, F-31326 Castanet-Tolosan, France; ²SELMET, INRAE, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, 34060 Montpellier, France; ³UE321 Domaine de la Fage, INRAE 12250 Roquefort-sursoulzon, France; ⁴Institute of Methodology, Faculty of Economic Science, Kaposvár University, Kaposvár, Hungary; ⁵UMR MoSAR, INRAE, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 75005 Paris, France.

Abstract

Under situations of negative energy balances (**NEB**) due to feed scarcity or strong physiological requirements, the body reserves (**BR**), mainly stored in adipose tissues, are the main source of energy in ruminants. The capacity to mobilize and restore such BR in response to different challenges is of main concern in the current context of breeding for resilience. Body condition score (**BCS**) is a common and practical indicator of BR variations throughout successive productive cycles and quantitative tools for characterizing such dynamics at individual level are still lacking. The main objective of this work is to characterize this dynamic in terms of BR mobilization and accretion capacities of meat sheep during their productive lifespan through a modelling approach.

The animal model used in this work was the reproductive meat ewe (n= 1478) reared in extensive rangeland. Regular measurements of BCS for each productive cycle were used as the indicator of BR variations. A mathematical model and a software, so-called PhenoBR, based on a system of ordinary differential equations, was developed to characterize ewe' BCS variation through four synthetic parameters for each productive cycle i : BR accretion rate (k_b^i), BR mobilization rate (k_p^i), as well as the onset and the length of the BR mobilization, t_b^i and ΔT^i , respectively.

Model converged for all the ewes included in the analysis. Estimation of the parameters indicated inter-individual variability for BR accretion and mobilization rates as well as for length of the mobilization period. Body reserves mobilization rates were highly correlated between productive cycles. Significant correlations between BR mobilization and accretion rates suggest that both processes are biologically linked. Parameters k_p and k_b decreased as the parity increased. The BR mobilization rate and duration increased as the litter size increased while the BR accretion rate decreased.

Individual characterization of animals by these parameters makes possible to rank them for their efficiency in the use of body reserves when facing NEB. Such parameters could contribute to a better management and decision makings by farmers and advisors e.g. by adapting feeding systems to the individual characteristics of BR dynamics, or by geneticists as criteria to develop future animal breeding programs including BR dynamics for more robust and resilient animals.

Introduction

Body reserves (**BR**) are the main source of energy in ruminants facing negative energy balance (NEB) challenges such as highly demanding reproductive cycles or feed scarcity periods (Bauman and Bruce Currie, 1980; Chilliard et al., 1998a). The capacity of ruminants to mobilize and restore such BR in response to challenges is of main concern in the current context of breeding for robustness and resilience, and for the ultimate farming systems' sustainability goals. In this respect, priorities deployed by complex mechanisms related to nutrient allocation and trade-offs become critical at the individual level. The BR administration and operational feeding strategies are among the main resources settled by the animal and the farmer, respectively, to cope with such challenges.

In meat sheep, a large intra-flock variability in the dynamic of BR was shown during their lifespan including several reproductive cycles. The genetic determinism related to the BR changes has been proved by considering independently successive physiological stages (Macé et al., 2018, 2019). The BR dynamics could be considered in selection strategies aiming to improve the ewes' adaptive capacities while maintaining production and welfare. It is therefore of main interest to phenotype ewes for their capacity of resilience in situations of NEB.

Despite the high interest of BR dynamics for animal robustness, its use in the context of animal husbandry and breeding is still at the most early stages (Kitano, 2004; Friggens et al., 2017). There are two main reasons to explain this. Firstly, the lack of dynamic data describing animal response when facing different and successive challenges of different magnitude and amplitude. In this respect, progresses in technology during the last decades make it possible to measure several indicators of animal performances with relatively high frequency (i.e. dynamic records). Due to the development of the new monitoring technologies, dynamic measures of indicators such as body weight (BW), milk yield and feed intake are available with higher frequency and at a lower cost.

Secondly, the absence of synthetic criteria for characterizing and quantifying BR dynamics is still a limiting factor for the use of such complex phenotype. Body condition score (BCS) is a practical and conventionally used parameter for monitoring BR dynamics. Compared to other variables such as BW, BCS is a proven reliable indicator of the animal's fat reserves (Russel et al., 1969; Mendizabal et al., 2011). Even if some automatic advances are available, BCS continue to be a subjective but

effective parameter, measured in general through direct observations carried out by a trained observer (Schröder and Staufienbiel, 2006; Pearce et al., 2009). In outdoor farming systems (e.g. grazing, rangelands...) there are still limitations to overcome regarding for example the availability of sound tools for implementing automatic measures of BCS at the individual level.

Macé and collaborators concluded on the usefulness of BCS and BW data to study the capacity of BR mobilization and accretion in meat ewes (Macé et al., 2018). Based on mean trajectories of BCS and BW, they defined periods of mobilization and accretion throughout animals' lifespan, and studied variations of BCS and BW in different physiological stages during these periods. Some dynamic and mechanistic models were developed to predict fat fluxes in cattle during transition periods, using BCS and DMI (Tedeschi et al., 2013) and to describe BR variations on dairy goats during their lifespan using daily measure of BW (Puillet and Martin, 2018). However, to our knowledge, there is no tool for individual treatment of BCS data in sheep to automatically detect periods of mobilization and accretion and to quantify the individual response to NEB challenges, in terms of BR mobilization and accretion rates. Moreover, existing longitudinal modelling in genetics are not adapted to consider dynamic processes of BR, especially in the case of low frequency phenotyping.

In this context, the objective of the present work was to produce a quantitative and integrated tool for characterizing the BR dynamic of meat ewes reared outdoor with a few numbers of synthetic parameters. To this aim, a dynamic model so-called PhenoBR was developed (based on a system of ordinary differential equations) as a support to describe BCS variations of meat ewes over several productive cycles. This model is implemented in a web interface (<http://adaptive-capacity.herokuapp.com/>), which lets users (even non-initiated on modelling) test different hypotheses and results of the model. This tool is of great interest to investigate physiological and genetic components of BR dynamics and to develop future animal breeding programs for more robust and resilient animals, including BR dynamic.

Materials and methods

The animal model used in this paper is the reproductive meat ewe, during its whole lifespan, but the model could be considered as generic thus adaptable to other ruminant species and productive purposes. The parameters of this model represent the ewe's characteristics in terms of its capacities to mobilize and to restore BR at each production cycle. Two main types of parameters are expected. The first category is time related parameters (i.e. time related to the beginning of BR mobilization and the interval, or lapses of time taken for of BR mobilization period for each productive cycle). The second category of parameters are related to the intensity of BR mobilization period and the capacity for recovering an expected BR status.

Ethics Statement

This study has been performed without carrying out any additional animal experiments and biological sampling. Phenotypes used in the present study have been collected previously in other projects that fully complied with applicable legislation on research involving animal subjects in accordance with the European Union Council directive (2010/63/UE). All experimental procedures were performed according to the guidelines for the care and use of experimental animals and approved by the local ethics committee (approval number APAFIS4597-2016031819254696).

Animals and Experimental data

Datasets used in the present study have been previously described in details by (Macé et al., 2018, 2019). Briefly, the experimental animals belonged to the Romane meat sheep breed. The monitored ewes ($n=1478$) were reared under extensive conditions on the rangelands of the INRAE experimental farm La Fage (*Causse du Larzac* 43°54'54.52"N; 3°05'38.11"E, Roquefort du Soulzon, France). Ewes performed one productive cycle per year, thus the biological productive cycle length was 365 days. Data were collected for the period 2002 to 2015.

In this study, the BCS was used as the main indicator for illustrating the BR dynamic (i.e. the capacity of ewes to mobilize and to restore BR). Ewes were measured for BCS, through eight measurements collected regularly during each female's productive cycle according to a physiological stage schedule. Ewes were measured during one to three entire productive cycles (with 1278 ewes for cycle 1, 1204 for cycle 2 and 521 for cycle 3). All the ewes included in the present study were pregnant and suckled at least one lamb until weaning (~80 days after lambing). To assess BCS, the original grid described by Russel and collaborators (Russel et al., 1969) was used and subdivided into a 1/10 scale, i.e. a scale from 1 to 5 with 0.1 increments. All measurements were recorded in the Geedoc database (<https://germinal.toulouse.inra.fr/~mcbatut/GEEDOC/>).

Modelling procedure: General model

To characterize ewes' response to the increasing energy requirements at each productive cycle in term of BCS variations, a system of ordinary differential equations was developed. For the purposes of this work, the significant increase in energy requirements during a productive cycle is called perturbation (or physiological challenge due to pregnancy and suckling). The objective of model development would be then to describe the ewe's response in term of the variations of BCS to such perturbation. Two interrelated state variables were used to describe the ewe's response at productive cycle i : p_i for the decrease of BCS during the mobilization period and BCS_i for the

variations of BCS during the same productive cycle including its decrease by p_i and its recovery (Figure 1). The driving force of this model is the intrinsic capacity of animals to maintain or to restore their BR to reach the expected BCS, considered as the value of BCS in absence of perturbations, which is noted as BCS_m . The concept of the expected trajectory of performance is already described in the literature (Nguyen-Ba et al., 2020). In the used database, the ewes population attain at the maximum three productive cycles, and the total BCS variations is calculated as the sum of BCS_i variations, for $i \in \{1,2,3\}$.

The general model for one productive cycle could then be written as Equation 1.

$$dBCS_i(t)/dt = \text{Accretion} - \text{mobilization} \quad \text{Equation 1}$$

For productive cycle i , both periods of BR mobilization and accretion are assumed to start from the point that BCS_i starts to decrease (t_b^i), considered as the starting point of the perturbation under study. In this study, it has been assumed that BCS is a good indicator of the ewes' BR variations, which has been previously demonstrated. When the animal is no longer able to cope with the energy requirement induced by pregnancy and lactation using only the energy available from the ingested feeds, it will mobilize the energy stocked in its adipose tissues (i.e. its energetic BR). However, during and after this period, the animal set internal mechanisms looking to limit or to compensate the quantity of BR used during this period. The latter is illustrated by the effort of the animal to reach BCS_m . To clearly separate between the effect of each productive cycle, the BR recovery capacity associated to productive cycle i starts at t_b^i and continues until the beginning of the next productive cycle (t_b^{i+1}).

The BR mobilization period assumed to be over at t_e^i , which is the end of the BCS decreasing period (i.e. end of perturbation i). t_e^i is associated with the point where the capacity of BR accretion surpasses the energy requirement of the ewe. Equations 2.a and 2.b describe the variations of BCS_i and the simultaneity and continuity of BR mobilization and accretion processes for the productive cycle i .

$$dp_i/dt = k_p^i(p_m - p_i) \quad \text{for } t \in [t_b^i, t_e^i], \quad \text{Equation 2.a}$$

$$dBCS_i/dt = k_b^i(BCS_m - BCS_i) - k_p^i(p_m - p_i) \quad \text{for } t \in [t_b^i, t_b^{i+1}], \quad \text{Equation 2.b}$$

Where k_b^i and k_p^i are the rate for BR accretion and mobilization during the productive cycle i , respectively. The constant p_m stands for the maximal loss of BCS due to the perturbation. Variations of total BCS during the ewe's lifespan is the sum of variations of BCS_i at each productive cycle as stated in Equation 3.

$$dBCS/dt = \sum_{i=1}^3 [k_b^i (BCS_m - BCS_i) \cdot (t \in [t_b^i, t_b^{i+1}]) - k_p^i (p_m - p_i) \cdot (t \in [t_b^i, t_e^i])] \quad \text{Equation 3}$$

$$BCS_i^{init} = BCS(\text{day} = t_b^i), BCS^{init} = BCS(\text{day} = t_b^1),$$

$$p_i^{init} = 0; P_m = 2 \text{ unit of BCS}$$

$$i = 1, 2, 3$$

Where BCS_i^{init} is the initial value of BCS_i , and BCS^{init} is the initial value of the total BCS . Using this model, the response of the animal at each productive cycle is characterized by the set of parameters $\{k_b^i, k_p^i, t_b^i, \Delta T^i\}$, where $\Delta T^i = t_e^i - t_b^i$, and stands for the duration of the mobilization period. Parameters k_b^i and k_p^i are estimated using the minimization function in Equation 4

$$f_{obj} = \min(\sqrt{\sum_{j=1}^N [obs_j - BCS(t_j)]^2}), \quad \text{Equation 4}$$

where j stands for the number of observation points obs_j of BCS during the ewe's lifespan, and $BCS(t_j)$ is the estimation of BCS at age t_j by the model (Equation 3). N is the number of observations for a given animal (at the maximum $N=24$).

Other parameters of the model are time related parameters t_b^i and ΔT^i , which are determined using a data analysis procedure for automatic detection of the perturbation within each productive cycle. The dataset involved ewes with 1, 2 or 3 parities, and the data analysis procedure allowed determining automatically the number of parities to be considered for each ewe, and the beginning and the duration of the associated perturbation.

Modelling procedure: Automatic detection of perturbation period

The beginning and the end of each productive cycle was assumed to be from one mating to the following. When all data were missing in a given period, then it has been assumed as a missing productive cycle. In this section, a data analysis procedure based on functional data analysis (FDA) has been developed to automatize detection of perturbations, within each productive cycle. In this procedure, the beginning of a perturbation (t_b^i) is where the observed BCS started to deviate from the initial value of BCS_i (BCS_i^{init}). The end of the perturbation (t_e^i) is where it started to recover.

The expected value of BCS (BCS_m) is determined depending on ewes' maximum value of BCS (BCS_{max}). If $BCS_{max} < 3.4$ then $BCS_m = 3.5$, otherwise $BCS_m = 4$. The value of 3.4 was chosen because it was the common observed maximum BCS value for most of the ewes in the dataset.

Moreover, in the construction of PhenoBR, the value of threshold BCS_m will be approached but never be reached. Therefore, it should be larger than BCS_{max} to let animal reaching their BCS_{max} .

A B-Spline regression with smoothing parameters $\lambda = 10^3$ was fitted to BCS data of each animal. The latter regression is inspired from methods on analysis of functional data (Ramsay and Silverman, 2002; Codrea et al., 2011; Nguyen-Ba et al., 2020), in which the flexibility of the fitted function is ensured by the use of the piecewise polynomial (in this case of degree 3) and the smoothness is adjusted by the definition of a roughness penalty λ . This regression is in particular useful in cases where the general shape of the function under study is unknown, which is the case in presence of perturbations. Equation 5 describes the objective function to fit B-spline function to observed data, for the estimation of the function $BCS(t)$.

$$F_{obj} = \min (\sum_{j=1}^N [obs_j - BCS(t_j)]^2 + 10^3 \int_0^{t_{max}} [\partial^2 BCS(t)]^2 dt) \quad \text{Equation 5}$$

Where obs_j stands for the j th observation of BCS, $BCS(t_j)$ is the estimation of BCS by the B-spline function and t_{max} is the last day of BCS record for each individual. Zeros of derivative of the estimated function $BCS(t)$ are maximums and minimums of $BCS(t)$. Maximum indicates the beginning of potential deviations from BCS_i^{init} and minimums are the beginning of the recovery period (Figure 2). A limited number of exceptions should be considered in case of presence of several extremums inside a productive cycle, or in case of the absence of extremums (Details of these cases are provided in Supplementary hypothesis 1).

Although the procedure determined the beginning and the end of the mobilization period t_b and t_e , respectively, existing information of ewes physiology were also considered for a more reliable estimation of these values. In this respect, t_b can take a value approximatively between mating and lambing days, and t_e can take a value approximatively between lambing and post-weaning as defined in (Macé et al., 2018). In the construction of PhenoBR, the recovery period of each productive cycle i is over when the next productive period starts ($t = t_b^{i+1}$). A major challenge was then to determine the recovery period when second or third productive cycle were missing for individuals from the original database. To this end, it has been assumed that in absence of t_b^{i+1} , the recovery from the productive cycle i will be over 150 days after the post-weaning period (i.e. period corresponding to the next mating).

This procedure allowed determining the number of productive cycles and the associated t_b and t_e for each animal. Moreover, all missing values of BCS were replaced by values of the function $BCS(t)$. Figure 2 illustrates the perturbation periods as determined by the data analysis procedure against a

reproductive cycle as reported in the original dataset. Table 1 summarizes all parameters of the model.

The software R version 3.4.2 (R Core Team, 2017) was used for the development of PhenoBR, estimation of the model parameters (function 'optim' of package stat) and for the data analysis procedure (package fda). The structural identifiability of dynamic model (3) for parameters k_b^i and k_p^i was tested using the software DAISY (Bellu et al., 2007). The model was structurally identifiable, meaning that the parameter estimation problem is well posed and it is theoretically possible to estimate uniquely the model parameters given the available measurements (Muñoz-Tamayo et al., 2018).

Statistical analysis

Deviations from normality were checked using the UNIVARIATE procedure of SAS (version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC). None of the variables were transformed, as no major deviation from normality was observed. The Pearson correlation test was used to calculate the correlation among model parameters. Analyses of variance were carried out, taking into account the repeated measures, with the MIXED procedure of SAS (version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC) to test relevant effects and interactions affecting k_b^i , k_p^i and ΔT^i . The age at first lambing, the parity of the ewe, the litter size and the year of measurement were identified as fixed effects. The age at first lambing effect is the age at which ewes lambed for the first time (i.e. 1 or 2 years; classes 1 and 2, respectively). The parity effect considered first, second and third lambing (i.e. classes 1, 2 and 3, respectively). The litter size effect took into account the number of lambs born and suckled by the ewe (i.e. singletons lambed and suckled for class 1; twins lambed but only one suckled for class 2; twins lambed and suckled for class 3 and more than two lambs lambed and suckled for class 4). The first order interactions between productive cycle and litter size and between age at first lambing and litter size were tested. An effect was considered significant if $P < 0.05$.

Cluster analyses have been previously performed to investigate the variability of BCS profiles during each productive cycle (Macé et al., 2019). In the present study, the MIXED procedure of SAS (version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC) was used to compare the parameters k_b^i , k_p^i and ΔT^i for the different BR clusters. For each productive cycle, models included the cluster factor as well as age at first lambing, the litter size and the year factors when needed.

Software development

To make the model easily usable by non-modellers, PhenoBR is also available as an online software on free platform Heroku (<https://www.heroku.com/>). The software was developed using Python 3.7 (Van Rossum and Drake Jr, 1995) and is available on <http://adaptive-capacity.herokuapp.com/>.

Results

PhenoBR fitting procedure to estimate parameters k_b^i and k_p^i converged for 1478 ewes used in this study (Resid=0.54±0.22 units of BCS, Equation 4). The minimum and maximum of the residuals were 0.06 and 1.35 units of BCS, respectively. Figure 3 shows the normal distribution of model residuals. The dataset used in this study contained ewes with different number of parities (from 1 to 3). To minimize the intervention of the user, PhenoBR enabled to identify automatically the number of reproductive cycles per ewe (1, 2 or 3), and in each cycle to detect the time of the beginning t_b^i , the length of the BR mobilization periods ΔT^i ($\Delta T^1=212.3\pm 51.0$, $\Delta T^2=174.6\pm 53.4$, $\Delta T^3=181.1\pm 50.2$ days). Descriptive statistics of parameters estimated by the model are presented in Table 2.

Large positive correlations were found between parameters of BR mobilization (k_p^i for $i = 1, 2, 3$) (Figure 4). Positive and significant ($P < 0.005$) correlations between the BR mobilization rate (k_p^i) and BR accretion rate (k_b^i) were observed for parities 1 and 2. Moreover, significant negative correlations between BR mobilization length ΔT^i and rate k_p^i can also be observed for parities 1 and 3, i.e. the longer is the BR mobilization period, the smaller is the BR mobilization rate. Positive and significant correlations were also obtained between BR mobilization rates ($k_p^i, i = 1, 2, 3$). Figure 4 includes results of all ewes with different number of parities.

Parameters k_b , k_p and ΔT have been analyzed for the effect of productive cycle, litter size, age at first lambing and the year of BCS measurements (Table 3). Significant effects ($P < 0.05$) of these factors have been observed for k_b and k_p . Values of ΔT was significantly affected by the productive cycle and the litter size. A decrease was observed for k_p and k_b , as productive cycle increased. Ewes had the longest period of BR mobilization ΔT at productive cycle 1 and the shortest ΔT at productive cycle 2. As the litter size increased, k_p and ΔT increased and k_b decreased. Ewes that lambed for the first time at one year old of age showed lower k_b and k_p compared to ewes lambling at 2 years old of age. The interaction between productive cycle and age of the ewes at first lambing cannot be tested due to inadequate repartition of ewes in the classes of each factor. Investigation on the effect of the productive cycle for each class of the age of ewes at first lambing showed the similar effects of productive cycle as those described above except the absence of significant effect of productive cycle on k_b in ewes lambling at one year old (see supplementary Tables S1 and S2).

A previous study (Macé et al., 2019), using the ewes involved in the present study, showed that ewes' BCS variations could be characterized by three classes of trajectories for each productive cycle. Ewes with similar trajectory belonged to the same cluster. Major characteristics of these BCS trajectories including BCS level, BCS loss and gain are given in Table 4 based on previous results reported by Macé et al. (2019). The first productive cycle was characterized by clusters BC1, BC2 and BC3, the second productive cycle by clusters BC4, BC5 and BC6 and the third productive cycle by clusters BC7, BC8 and BC9. The two major clusters at production cycles 1 and 2, included 99% and 85% of the ewes, respectively (clusters BC1, 63%; BC2, 36% and BC4, 55%; BC5, 30% respectively). In production cycle 3, the major cluster (BC7) included 76% of ewes (BC8, 13%; BC9, 11%).

Table 4 summarizes the differences in k_b , k_p and ΔT between clusters at each productive cycle. A significant effect ($p < 0.01$) of clusters was observed for k_p at all three parities. For parameter k_b , the effect of clusters was significant at parities 1 and 3. Finally, only the clusters of parity 1 had a significant effect on parameter ΔT . The value of k_p was higher for ewes in BC3 at productive cycle 1, which is associated with ewes showing an important and faster loss of body condition at the beginning of the BR mobilization period, when compared to ewes in clusters BC1 and BC2. Values of k_b were higher in ewes belonging to BC1 and BC3 at productive cycle 1, clusters which are associated with ewes showing higher BR restoring capacity, compared to ewes in BC2. During the second productive cycle, a large difference in k_b was observed between BC5 and BC6. Cluster BC6 is associated with ewes showing the highest BR restoring capacity in the shortest lapse of time, and BC5 is associated with ewes that restore less BR in a longer period. During the third productive cycle, k_p was significantly higher for BC9 and BC7, two clusters with ewes having a similar BR dynamics characterized by an important BR loss. The value of k_b was significantly higher for cluster BC8 corresponding to ewes having the highest BCS levels throughout the third productive cycle.

Discussion

The aim of the present study was to propose a metric of ewes' capacity to adapt to the increasing and fluctuating energy requirements throughout several productive cycles. We took advantage of the existing database issued from historical and dynamic measures of BCS in reproductive Romane meat ewes reared in an INRAE experimental farm in France to develop the mathematical model so-called PhenoBR. This model converts the individual times series data of BCS to few number of biologically meaningful synthetic parameters to characterize body reserves dynamic of ewes.

Overall and individual body reserves trajectories has been previously described but without characterizing the individual capacity of ewes for BR mobilization and accretion (González-García et

al., 2014; Macé et al., 2018). The model developed in the present study allowed characterizing each productive cycle i with four parameters specific to each ewe: the BR accretion rate k_b^i , the BR mobilization rate k_p^i , the onset of the mobilization (i.e. onset of the perturbation period) t_b^i and BR mobilization length ΔT^i . These parameters, never described previously, have the potential to be considered as new indicators of BR dynamic in meat sheep and potentially in other ruminants. The BR mobilization length (ΔT^i), estimated in the present study, was consistent with previous results and biological knowledge showing that BR mobilization lasted approximately 180 days in our experimental conditions (i.e., almost 90 days in pregnancy and 90 days in suckling; Macé et al. 2018; 2019).

Although in this study subcutaneous adipose tissue, through values of BCS, was used to illustrate the variations of BR, it is well known that ewes have other sources of energy stored in their anatomy in the form of adipose tissues (e.g. around internal organs, omental, perirenal, inter- or intra-muscular tissues ...). Such diversity of adipose tissue sources (location) are possible to be mobilized in NEB situations (Chilliard et al., 1998a). Variations in the magnitude of lipid storage in such most internal adipose tissues are undetectable by the BCS, which only indicates the subcutaneous fat layer depth status. Therefore, when analysing the energy balance status of a given animal, one should be cautious in the interpretation of results just coming from BCS, as BR mobilization may be running without a clear change in BCS. However, subcutaneous adipose tissue is considered as the most interesting adipose tissue to investigate BR changes in ruminants since it was reported as the most labile adipose tissue and BCS is highly correlated to total body fat content (Russel et al., 1969). Thus, parameters we provided in this study can be considered of high relevance for BR dynamic characterization.

Several models have been developed for converting time-series data to biological meaningful parameters (Sadoul et al., 2015; Friggens et al., 2016; BenAbdelkrim et al., 2019; Revilla et al., 2019; Nguyen-Ba et al., 2020). Some authors proposed to convert the longitudinal data (such as BW, milk yield and BCS) of dairy goats to few number of parameters, by using a mechanistic model describing priorities of dairy goats throughout their lifespan (Tedeschi et al., 2013; Puillet and Martin, 2018). Other models characterized animal responses to different types of perturbations with approaches mainly based on data (Codrea et al., 2011). The objective of all these models was to detect perturbations that affect animal performance and health, and to characterize the animals' responses during those periods facing the alias. When data were available at high frequency, such models were able to detect periods of unknown perturbations. The originality of PhenoBR compared to the existing models is the use of the combination of a data-driven model (via FDA) and dynamic model

to detect perturbation periods despite the limited number of available BCS records, and to subsequently characterize ewe's response. Using the data analysis approach by fda helped at decreasing the number of parameters to be estimate for the dynamic model and in this way increasing the robustness of parameter estimation process (convergence of the process for all animals).

Several biological factors had a significant effect on k_b^i, k_p^i and ΔT^i and were similar to those affecting BCS when considered at a single time-point (Clawson et al., 1991; María and Ascaso, 1999; González-García et al., 2014, 2015) The decrease observed for BR mobilization rate k_p and BR accretion rate k_b (Table 3) as the parity increased, indicates that body condition losses were more important at the first productive cycle during the BR mobilization period and gained more during the BR accretion period, when compared to productive cycles 2 and 3. However, results showed that for ewes lambing at one-year-old (supplementary Table S1), the effect of parity on their recovery capacity k_b was not significant. Given the fact that they decrease their k_p as the parity increased, the latter suggests a better performance for ewes lambing at an earlier age.

According to BR mobilization and accretion rates, younger ewes at first lambing lost less body condition and recovered at a lower rate compared to older ewes. This may be linked to the fact that ewes at one-year-old of age are still growing and allocate less energy to adipose tissues to continue their growth and warrant their next reproduction cycle. Indeed, the "round" nature of such growing, younger ewes, could induce biases in the BCS assessment as during palpation of dorsal region, the operator may recognize a more important and confounded mass of muscles and adipose tissues. This is likely the case for the first BCS point in first parity in one part of our ewes present in the database (supplementary Table S2) for which BCS could be overestimated in comparison with the same BCS or energy balance status in the following parities. The slope between this first BCS value before mating and the following would be biased, which could affect k_p results in our model (i.e. most drastic BCS variation) and explain the higher BR mobilization rates in first parity.

Our results were consistent with those described by Macé et al. (Macé et al., 2018) showing similar effects of parity and age at first lambing when considering BCS changes between successive physiological stages. The BR mobilization and accretion rates estimated in the present study indicated that ewes were able to mobilize more BR as the litter size increased, while the BR accretion was less important for ewes with larger litter size. The increase in BR mobilization rate was expected because of the classical related higher energy requirements for ewes suckling multiple litters. Similar effects of litter size on BR losses during pregnancy and suckling have been previously reported when considering BCS differences between some physiological stages (Walkom et al., 2014; González-

García et al., 2014, 2015; Macé et al., 2018). However, the decrease in the BR accretion rate with the increase in litter size was contradictory with previous results showing higher BR accretion in ewes having higher litter size (Macé et al., 2018). This discrepancy may be related to the fact that, in the modelling, BR accretion starts from the beginning of the perturbation, i.e. BR accretion rate was not only considered in the recovery period but also during the theoretically perturbation period on which short anabolic and catabolic reactions could be encompassed..

Interesting positive correlations were found for BR mobilization rates (k_p) between parities, suggesting that ewes maintained their biological capacity for BR mobilization across productive cycles. However, correlations between parities for the two other parameters ($k_b^i, \Delta T^i$) suggested that BR accretion rate and BR mobilization length varied across productive cycles. This could be due to higher environmental effects of each cycle (i.e. feed availability, number of lambs previously suckled, etc) on BR accretion rate and BR mobilization length. Correlations were also found between BR mobilization rate and BR accretion rate suggesting both processes are biologically linked as previously stated by Chilliard et al (Chilliard et al., 1998b). This result was consistent with high genetic correlations found previously between BR mobilisation and accretion in the same dataset, which indicated that ewes exhibiting high level of BR mobilization also exhibited high level of BR accretion (Macé et al., 2018).

The Variability in BCS profiles throughout ewes' lifespan was already investigated by the presence of clusters in each productive cycle (Macé et al., 2019). Each of these clusters were characterized by BR trajectories differing in the level of BR and/or shape of BR changes through the productive cycle. Regarding present results, we found consistency between average values of BR mobilization and accretion rates and characteristics of BR profiles in clusters. Differences between clusters found in the present study for BR accretion rate k_b and BR mobilization rate k_p suggest such parameters could be used for ranking animals according to their BR dynamic. Thus, PhenoBR gives the opportunity of investigating ewes' variability of response at individual level.

Conclusions

The existing inter-individual variability for the three parameters quantified with PhenoBR, BR mobilization and accretion rates and duration of BR mobilization period make them potentially interesting for classification of individuals according to their BR dynamics. Such parameters could be used by farmers for animal management, for instance by adapting feeding systems according to the individual characteristics of animals in terms of BR dynamics and the seasonality of feed and forage availability. In addition, these parameters could also be used by geneticists as criteria to refine and reinforce future animal breeding programs, including selection strategies for more robust and

resilient animals. Combination of these new traits with other related metabolites and metabolic hormones data, known to be related to BCS and therefore to the BR mobilization and accretion processes, will enable us to go further in the understanding of underlying mechanisms of animal response to NEB perturbation. Altogether, in the perspective of working for resilient farming system, PhenoBR will reinforce our approach for taking advantage from the ruminant adaptive capacities when facing successive NEB periods related to exigent physiological events or other environmental perturbations affecting nutrient availability and nutritional balances.

Bibliography

- Bauman DE and Bruce Currie W 1980. Partitioning of Nutrients During Pregnancy and Lactation: A Review of Mechanisms Involving Homeostasis and Homeorhesis. *Journal of Dairy Science* 63, 1514–1529.
- Bellu G, Saccomani MP, Audoly S and D’Angiò L 2007. DAISY: A new software tool to test global identifiability of biological and physiological systems. *Computer Methods and Programs in Biomedicine* 88, 52–61.
- BenAbdelkrim A, Puillet L, Pierre G and Olivier M 2019. Lactation curve model with explicit representation of perturbations as a phenotyping tool for dairy livestock precision farming. *PCI Animal Science*.
- Chilliard Y, Bocquier F and Doreau M 1998a. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reproduction Nutrition Development* 38, 131–152.
- Chilliard Y, Bocquier F and Doreau M 1998b. To Undernutrition , and Consequences Reproduction.
- Clawson AJ, Garlich JD, Coffey MT and Pond WG 1991. Nutritional, physiological, genetic, sex, and age effects on fat-free dry matter composition of the body in avian, fish, and mammalian species: a review. *Journal of Animal Science* 69, 3617–3644.
- Codrea MC, Højsgaard S and Friggens NC 2011. Differential smoothing of time-series measurements to identify disturbances in performance and quantify animal response characteristics: An example using milk yield profiles in dairy cows. *Journal of Animal Science* 89, 3089–3098.
- Friggens NC, Blanc F, Berry DP and Puillet L 2017. Review: Deciphering animal robustness. A synthesis to facilitate its use in livestock breeding and management. *Animal*.
- Friggens NC, Duvaux-Ponter C, Etienne MP, Mary-Huard T and Schmidely P 2016. Characterizing individual differences in animal responses to a nutritional challenge: Toward improved robustness measures. *Journal of Dairy Science* 99, 2704–2718.
- González-García E, Gozzo de Figueredo V, Foulquie D, Jousserand E, Autran P, Camous S, Tesniere A, Bocquier F and Jouven M 2014. Circannual body reserve dynamics and metabolic profile changes in Romane ewes grazing on rangelands. *Domestic Animal Endocrinology* 46, 37–48.
- González-García E, Tesniere A, Camous S, Bocquier F, Barillet F and Hassoun P 2015. The effects of parity, litter size, physiological state, and milking frequency on the metabolic profile of Lacaune dairy ewes. *Domestic Animal Endocrinology* 50, 32–44.
- Kitano H 2004. Biological robustness. *Nature Reviews Genetics* 5, 826–837.
- Macé T, González-García E, Carrière F, Douls S, Foulquié D, Robert-Granié C and Hazard D 2019. Intra-

flock variability in the body reserve dynamics of meat sheep by analyzing BW and body condition score variations over multiple production cycles. *Animal*, 1–13.

Macé T, González-García E, Pradel J, Parisot S, Carrière F, Douls S, Foulquié D and Hazard D 2018. Genetic analysis of robustness in meat sheep through body weight and body condition score changes over time. *Journal of Animal Science* 96, 4501–4511.

María G. and Ascaso M. 1999. Litter size, lambing interval and lamb mortality of Salz, Rasa Aragonesa, Romanov and F1 ewes on accelerated lambing management. *Small Ruminant Research* 32, 167–172.

Mendizabal J, Delfa R, Arana A and Purroy A 2011. Body condition score and fat mobilization as management tools for goats on native pastures. *Small Ruminant Research - SMALL RUMINANT RES* 98, 121–127.

Muñoz-Tamayo R, Puillet L, Daniel JB, Sauvant D, Martin O, Taghipoor M and Blavy P 2018. Review: To be or not to be an identifiable model. Is this a relevant question in animal science modelling? *Animal* 12, 701–712.

Nguyen-Ba H, van Milgen J and Taghipoor M 2020. A procedure to quantify the feed intake response of growing pigs to perturbations. *animal* 14, 253–260.

Pearce KL, Ferguson M, Gardner G, Smith N, Greef J and Pethick DW 2009. Dual X-ray absorptiometry accurately predicts carcass composition from live sheep and chemical composition of live and dead sheep. *Meat Science* 81, 285–293.

Puillet L and Martin O 2018. A dynamic model as a tool to describe the variability of lifetime body weight trajectories in livestock females 1. 4846–4856.

R Core Team 2017. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*.

Ramsay JO and Silverman BWW 2002. *Applied Functional Data Analysis, methods and case studies*.

Revilla M, Friggens NC, Broudiscou LP, Lemonnier G, Blanc F, Ravon L, Mercat MJ, Billon Y, Rogel-Gaillard C, Le Floch N, Estellé J and Muñoz-Tamayo R 2019. Towards the quantitative characterisation of piglets' robustness to weaning: a modelling approach. *animal*, 1–11.

Van Rossum G and Drake Jr FL 1995. *Python reference manual*. Centrum voor Wiskunde en Informatica Amsterdam.

Russel AJF, Doney JM and Gunn RG 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *The Journal of Agricultural Science* 72, 451–454.

Sadoul B, Martin O, Prunet P and Friggens NC 2015. On the Use of a Simple Physical System Analogy to Study Robustness Features in Animal Sciences. *PLOS ONE* 10, e0137333.

Schröder UJ and Staufenbiel R 2006. Invited Review: Methods to Determine Body Fat Reserves in the Dairy Cow with Special Regard to Ultrasonographic Measurement of Backfat Thickness. *Journal of Dairy Science* 89, 1–14.

Tedeschi LO, Fox DG and Kononoff PJ 2013. A dynamic model to predict fat and protein fluxes and dry matter intake associated with body reserve changes in cattle. *Journal of Dairy Science* 96, 2448–2463.

Walkom SF, Brien FD, Hebart ML, Fogarty NM, Hatcher S and Pitchford WS 2014. Season and reproductive status rather than genetics factors influence change in ewe weight and fat over time. 1. Analysis of crossbred ewes. *Animal Production Science* 54, 802.

Figures and Tables.

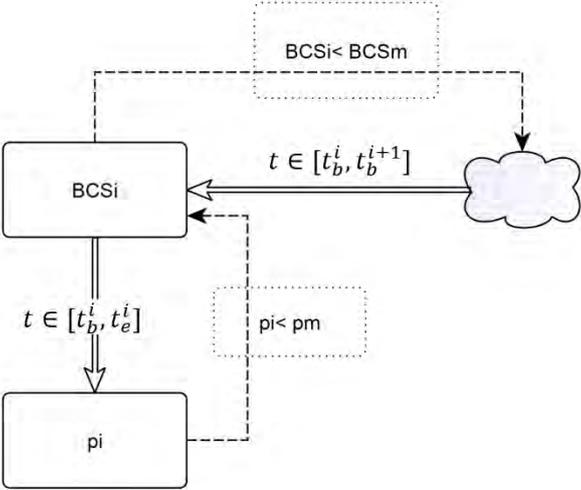


Figure 1: The scheme represents the model for one productive cycle. Flux to BCS is regulated by the difference between BCS_i and the BCS_m for a given animal. The flux to p_i is activated in the interval $[t_b^i, t_e^i]$ and will stop when it reaches p_m . From the beginning of the perturbation, the decrease of BCS_i is counterbalanced by all internal physiological mechanisms of the ewes looking to keep the BCS_i close to BCS_m .

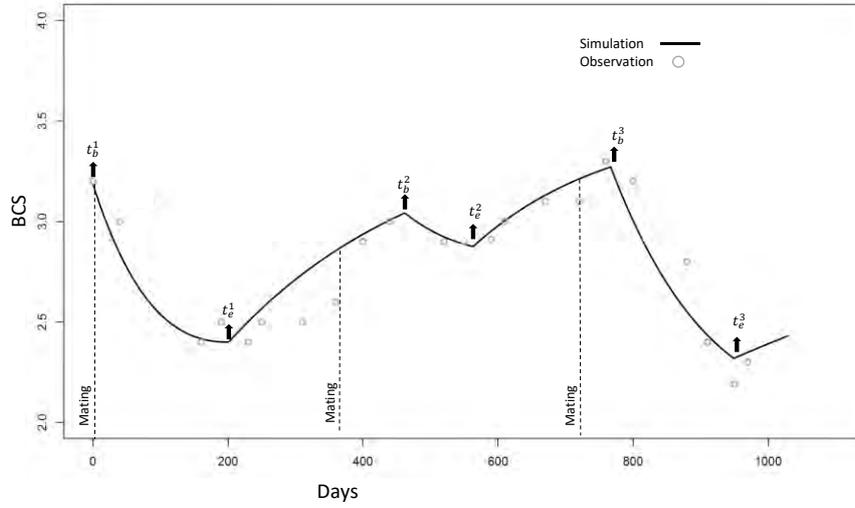


Figure 2. Illustration, for one ewe, of the perturbation periods as determined by the data analysis procedure. t_b^i and t_e^i are associated to the times of the beginning and the end of each perturbation. Dashed lines show the mating days of each parity as written in the original data set. Time zero represents the first BCS measurement.

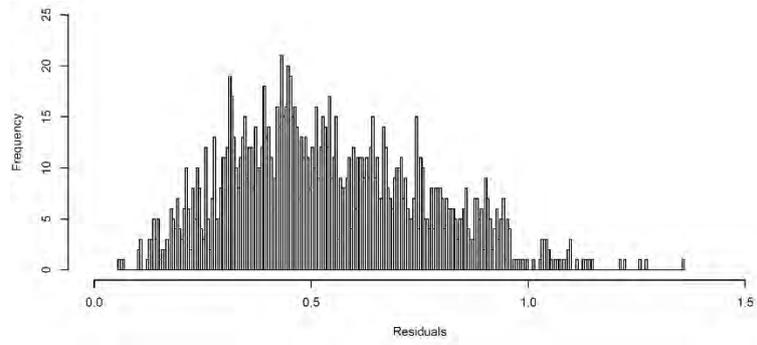


Figure 3. Histogram of residual sum of squares (RSS). Only a limited number of ewes with $RSS > 1$ can be observed.

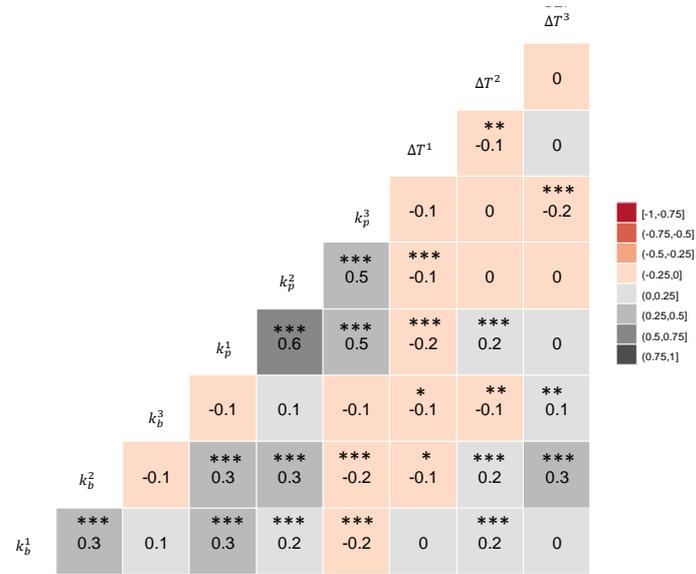


Figure 4. Correlations between parameters k_p , k_b and ΔT as estimated by PhenoBR for ewes' data set used in this study. Grey and red shades stand for positive and negative correlations, respectively. All correlation coefficients and p-values are noted. P-value, *** < 0.001, ** < 0.01, * < 0.05.

Table 1. Definition of different parameters and constants used in the PhenoBR.

| Model parameters | Definition | Unit | Value |
|-------------------------|--|-------------|--|
| k_b^i | Rate of BR accretion during the perturbation and the recovery period of productive cycle i | 1/ day | Estimation of the model |
| k_p^i | Rate of BR mobilization during the perturbation of productive cycle i | 1/ day | Estimation of the model |
| t_b^i | Beginning of the perturbation in the productive cycle i | day | Estimation of the model |
| ΔT^i | length of BR mobilization period in the perturbation of productive cycle i | day | Estimation of the model |
| P_m | Maximum decrease due to the perturbation | Unit of BCS | 2 |
| BCS_m | Expected value of BCS in the absence of all perturbation | Unit of BCS | 3.5 or 4 depending on the value of BCS_{max} |
| BCS_{max} | Maximum value of observed BCS for an animal | Unit of BCS | Determined individually from BCS records |

Table 2. Descriptive statistics of parameters estimated in the modelling procedure.

| | k_b^1 | k_b^2 | k_b^3 | k_p^1 | k_p^2 | k_p^3 | ΔT_1 | ΔT_2 | ΔT_3 | <i>RSE</i> |
|--------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------------|--------------|--------------|------------|
| Mean | 3.296 | 3.051 | 2.870 | 4.979 | 4.788 | 4.847 | 212.3 | 174.6 | 181.8 | 0.537 |
| SD | 1.034 | 1.110 | 1.078 | 1.704 | 1.661 | 1.401 | 50.9 | 53.4 | 50.2 | 0.222 |
| Min | 0.000 | 0.000 | 0.000 | 1.066 | 0.000 | 1.392 | 34.0 | 41.0 | 63.0 | 0.059 |
| Max | 7.755 | 8.548 | 8.613 | 14.349 | 16.485 | 10.494 | 341.0 | 338.0 | 372.0 | 1.355 |
| 2 nd quantile | 2.458 | 2.249 | 2.257 | 3.521 | 3.428 | 3.859 | 174.2 | 135.0 | 144.0 | 0.371 |
| 4 th quantile | 4.038 | 3.663 | 3.413 | 6.161 | 5.875 | 5.573 | 251.0 | 202.0 | 214.0 | 0.691 |

k_b^i and k_p^i are the BR accretion rate and BR mobilization rate during the productive cycle i , Parameters k_b^i , and k_p^i are all multiplied by a factor 1000 to improve clarity of results. Parameter $\Delta T_i = t_e^i - t_b^i$ shows the duration of BR mobilization period at each productive cycle i . The quality of model fitness is shown by

$RSE = \sqrt{\sum_{j=1}^N [BCS_j - y(t_j)]^2}$ which represents the residual standard error of the model.

Table 3. Summary of least-squares means for the model parameters (standard error) according to the productive cycle, the litter size and the age of the ewe at first lambing

| | n obs | | k_p | k_b | Δt |
|----------------------------------|-------|-------|---------------|---------------|------------------|
| productive cycle | 1278 | 1 | 5.14 (0.09) a | 3.25 (0.03) a | 212.96 (1.54) a |
| | 1204 | 2 | 4.69 (0.09) b | 3.06 (0.03) b | 173.88 (1.52) b |
| | 521 | 3 | 4.15 (0.10) c | 2.73 (0.05) c | 180.30 (2.32) c |
| | | Sign. | *** | *** | *** |
| litter size | 607 | 1 | 4.23 (0.10) a | 3.25 (0.05) a | 184.09 (2.18) a |
| | 855 | 2 | 4.64 (0.10) b | 3.04 (0.04) b | 188.21 (1.94) ab |
| | 830 | 3 | 4.78 (0.10) b | 2.95 (0.04) c | 190.23 (1.86) b |
| | 712 | 4 | 4.99 (0.10) c | 2.81 (0.04) d | 193.64 (1.97) b |
| | | Sign. | *** | *** | * |
| age at first lambing | 1390 | 1 | 4.45 (0.11) a | 2.88 (0.03) a | 188.04 (1.43) a |
| | 1614 | 2 | 4.87 (0.10) b | 3.14 (0.03) b | 190.05 (1.35) a |
| | | Sign. | *** | ** | NS |
| year | | Sign. | *** | NS | NS |
| productive cycle*litter size | | Sign. | NS | NS | NS |
| age at first lambing*litter size | | Sign. | NS | NS | NS |

n obs, Number of observations; k_p , Rate of body reserves mobilization; k_b , Rate of body reserves accretion; Δt , duration of body reserves mobilization period; Sign., Significance; NS, non-significant. Pvalue, *** < 0.001, ** < 0.01, * < 0.05 ; Values of LSmeans with different letters indicate significant differences between levels of each factor.

Table 4. Summary of least-squares means for the model parameters (standard error) according to clusters of ewes at each productive cycle.

| Cycle | Cluster ¹ | BCS level ¹ | BCS loss ¹ | BCS gain ¹ | n ewes | k _p | k _b | Δt |
|-------|----------------------|------------------------|-----------------------|-----------------------|--------|----------------|----------------|------------------|
| 1 | BC1 | medium | medium | medium | 701 | 5.56 (0.14) a | 3.37 (0.05) a | 212.70 (2.21) a |
| | BC2 | lowest | lowest | lowest | 432 | 4.99 (0.14) b | 3.12 (0.05) b | 215.83 (2.51) a |
| | BC3 | highest | highest | highest | 9 | 7.18 (0.64) c | 4.04 (0.37) a | 152.01 (16.72) b |
| | Sign. | | | | | *** | *** | *** |
| 2 | BC4 | medium | medium | medium | 593 | 4.82 (0.07) ab | 3.19 (0.04) a | 173.37 (2.22) a |
| | BC5 | lowest | highest | medium | 328 | 4.98 (0.11) a | 2.83 (0.07) b | 177.04 (3.12) a |
| | BC6 | highest | lowest | highest | 144 | 4.58 (0.14) b | 3.73 (0.10) c | 170.91 (4.47) a |
| | Sign. | | | | | NS | *** | NS |
| 3 | BC7 | medium | highest | medium | 313 | 4.72 (0.10) a | 2.91 (0.07) a | 182.23 (3.30) a |
| | BC8 | highest | lowest | highest | 48 | 4.15 (0.22) b | 3.72 (0.16) b | 166.15 (7.18) a |
| | BC9 | lowest | medium | medium | 46 | 5.40 (0.37) a | 2.89 (0.26) a | 186.47 (7.65) a |
| | Sign. | | | | | ** | *** | NS |

n ewes, Number of ewes in each cluster; k_p, Rate of body reserves mobilisation; k_b, Rate of body reserves accretion; Δt, duration of body reserves mobilization period; Sign., Significance; NS, non-significant. Pvalue, *** < 0.001, ** < 0.01; Values of LSmeans with different letters indicate significant differences between clusters within cycle.

¹ Distribution of ewes in clusters and characteristics of body condition score (BCS) trajectories throughout their productive cycle based on previous results reported by Macé et al. 2018.

Supplementary hypothesis 1

For productive cycle 1, if t_b not included between days 0 and 160 (i.e. approximately between mating and lambing days) and t_e not included between days 160 and 330 (i.e. approximately between lambing and post-weaning):

- If no BCS maximum found, then $t_b=0$;
- If no BCS minimum were found between days 160 and 330 but there is a BCS minimum before day 330 then t_e =day where BCS is minimal;
- If no BCS minimum found, then $t_e=360$;
- If two minimums found during the perturbation time, then t_e = day where BCS is minimal.

For productive cycle 2, if t_b not included between days 360 and 520 (i.e. approximately between mating and lambing days) and t_e not included between days 520 and 690 (i.e. approximately between lambing and post-weaning):

- If no BCS maximum found between days 360 and 520 but there is a BCS maximum after day 520 then t_b =day where BCS is maximal;
- If no BCS minimum were found between days 520 and 690 but there is a BCS minimum before day 520 then t_e = day where BCS is minimal;
- If no BCS maximum found, then $t_b=360$;
- If no BCS minimum found, then $t_e=720$;
- If two BCS maximums found before the perturbation time, then t_b = day where BCS is maximal;
- If two minimums found during the perturbation time, then t_e = day where BCS is minimal.

For productive cycle 3, if t_b not included between days 720 and 880 (i.e. approximately between mating and lambing days) and t_e not included between days 880 and 1050 (i.e. approximately between lambing and post-weaning):

- If no BCS maximum found between days 720 and 880 but there is a BCS maximum before day 720 or after day 880 then t_b = day where BCS is maximal;
- If no BCS minimum found between days 880 and 1050 but there is a BCS minimum before day 880 then t_e = day where BCS is minimal;
- If no BCS minimum found, then $t_e=1050$;
- If no BCS maximum found, then $t_b=720$.

Chapitre 2 : Relation entre dynamique des réserves corporelles des brebis et leurs performances de production

Une des étapes à réaliser avant de proposer la dynamique des RC pour développer un nouvel objectif de sélection dans un schéma d'amélioration génétique, est d'estimer les liens qui existent entre ce nouveau caractère et les caractères de production.

L'objectif ici était d'analyser les relations entre les caractères de production des brebis et les variations de PV et de NEC en considérant plusieurs cycles de production.

Cette étude a porté sur les mêmes 1146 brebis que précédemment (chapitre 1), présentes sur l'unité expérimentale de La Fage. Les caractères de performance de production considérés dans cette étude sont le poids de la portée à la naissance et au sevrage, le poids moyen d'un agneau d'une portée à la naissance et au sevrage, le gain moyen quotidien d'un agneau d'une portée, la survie de la portée jusqu'au sevrage et la prolificité de la brebis. Les différences de PPB entre les trajectoires de NEC et de PV, caractérisées précédemment, ont été analysées, ainsi que les relations génétiques existantes entre la dynamique des RC et les performances de production des brebis.

Les trajectoires de PV sont associées aux PPB quel que soit son cycle de production, tandis que les trajectoires de NEC ne sont associées qu'à la prolificité de la brebis, au poids moyen de l'agneau à la naissance et à la survie de la portée. Au niveau génétique, les héritabilités pour les caractères de production sont moyennes, comprises entre 0,17 et 0,23, exceptés pour le caractère de prolificité, survie de la portée et gain moyen de l'agneau durant le troisième mois qui sont très faibles. De plus, quelques corrélations génétiques favorables ont été déterminées entre les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC et les PPB, et ce, particulièrement pour la prolificité et le poids de la portée à la naissance.

Pour conclure, cette étude montre qu'il existe des liens favorables entre la dynamique des RC et les PPB, ce qui confirme l'intérêt d'utiliser la dynamique des RC pour améliorer la robustesse des ovins.



ANIMAL GENETICS AND GENOMICS

Relationships between body reserve dynamics and rearing performances in meat ewes¹

Tiphaine Macé,^{†,2} Dominique Hazard,[†] Fabien Carrière,[‡] Sebastien Douls,[‡] Didier Foulquié,[‡] and Eliel González-García^{||}

[†]INRA UMR1388 GENPHYSE, 31326 Castanet-Tolosan, France, [‡]INRA UE321 La Fage, 12250 Roquefort-sur-Soulzon, France, and ^{||}SELMET, INRA, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, 34060 Montpellier, France

¹We thank the INRA Divisions of Animal Genetics and Animal Physiology and Livestock Systems for their long-term financial support both in terms of personnel and the day-to-day operation of experimental and research facilities. They are indebted to Sara Parisot and Paul Autran, current and former directors, respectively, and all the staff of the INRA La Fage experimental farm for animal management and care as well as for their key role in the collection of experimental data. We also thank Loys Bodin for his help in the genetic analysis of litter survival.

²Corresponding author: tiphaine.mace@inra.fr

ORCID number: 0000-0001-9232-1941 (Eliel González-García).

Abstract

The main objective of this work was to study the relationships between body reserve (BR) dynamics and rearing performance (PERF) traits in ewes from a Romane meat sheep flock managed extensively on “Causse” rangelands in the south of France. Flock records were used to generate data sets covering 14 lambing years (YR). The data set included 1,146 ewes with 2 ages of first lambing (AGE), 3 parities (PAR), and 4 litter sizes (LS). Repeated measurements of the BW and BCS were used as indicators of BR. The ewe PERF traits recorded were indirect measurements for maternal abilities and included prolificacy, litter weight and lamb BW at lambing and weaning, ADG at 1, 2, and 3 mo after lambing, and litter survival from lambing to weaning. The effects of different BW and BCS trajectories (e.g., changes in BW and BCS across the production cycle), previously been characterized in the same animals, on PERF traits were investigated. Such trajectories reflected different profiles at the intraflock level in the dynamics of BR mobilization–accretion cycles. Genetic relationships between BR and PERF traits were assessed. All the fixed variables considered (i.e., YR, AGE, PAR, LS, and SEX ratio of the litter) have significant effects on the PERF traits. Similarly, BW trajectories had an effect on the PERF traits across the 3 PARs studied, particularly during the first cycle (PAR 1). The BCS trajectories only affected prolificacy, lamb BW at birth, and litter survival. Most of the PERF traits considered here showed moderate heritabilities (0.17–0.23) except for prolificacy, the lamb growth rate during the third month and litter survival which showed very low heritabilities. With exception of litter survival and prolificacy, ewe PERF traits were genetically, strongly, and positively correlated with BW whatever the physiological stage. A few weak genetic correlations were found between BCS and PERF traits. As illustrated by BW and BCS changes over time, favorable genetic correlations were found, even if few and moderate, between BR accretion or mobilization and PERF traits, particularly for prolificacy and litter weight at birth. In conclusion, our results show significant relationships between BR dynamics and PERF traits in ewes, which could be considered in future sheep selection programs aiming to improve robustness.

Key words: body condition score, body weight, genetic parameters, lamb growth, sheep, rangeland

Introduction

Breeding for robustness is one of the key identified objectives of the strategy for adapting livestock farming systems to the current and future challenges imposed by climate change and other socioeconomic constraints (Dumont et al., 2014). To address quantitative and qualitative fluctuations in the feed supply, gaining new insights into the physiological and genetic mechanisms affecting the efficiency of the use of body reserves (BR) has been reported to be a promising field of research with the aim of optimizing feeding systems while including this trait in future genetic selection programs (Phocas et al., 2016a, 2016b). This is particularly true for ruminants, for which future farming systems are expected to rely mostly on grasslands and rangelands. It is well known that some typical physiological and environmentally driven factors have an effect on BR dynamics as reported by the analysis of the relationships between various ewe-rearing performances (PERF) or mothering abilities and their body condition (Walkom et al., 2014a, 2014b; Walkom and Brown, 2017).

Walkom and Brown (2017) reported very strong correlations between measurements across the production cycle for BW and BCS along with weak genetic relationships of BW and BCS change traits. These authors suggested that change traits would hold limited value as indirect genetic indicators of growth, carcass, and wool traits, and considered that including BCS in the sheep genetics indexes present some merit to improve maternal performance.

Borg et al. (2009) concluded that changes in ewe BW could be a useful indicator of ewe productivity if they reflect changes in, and availability of, body energy reserves during the production year and appear to have an additive genetic component. Their results (Borg et al., 2009) also suggested that ewes with high genetic merit for lamb growth and maternal ability tend to lose more BW in early lactation, presumably as a result of greater milk production, but likewise are capable of compensating for those BW losses through greater subsequent BW gains during breeding and gestation.

We previously provided evidence of the existence of different BR profiles with a genetically driven component in a Romane meat sheep population in France (Macé et al., 2018, 2019). The first objective of this work was to compare PERF traits between ewes with different BR profiles over several production cycles. We hypothesized that, in Romane ewes, the contrasting BW and BCS profiles that are associated with the different patterns of BR dynamics in a fluctuating pastoral environment are significantly linked to the expression of different rearing abilities (i.e., litter weight and lamb growth rate and survival) both at the intracycle level and over several productive cycles. The second objective was to investigate the genetic relationships between BR (i.e., levels and changes over time) and PERF. We hypothesized that PERF traits could be genetically linked to the biological capacity of BR mobilization and accretion.

Material and Methods

Animals and Experimental Farming System

Animal Ethics Committee approval was not required for this study because the data were obtained from existing database sources at INRA (France). The study analyzed data from a Romane meat sheep flock that was reared extensively on 280 ha of rangeland at the INRA Experimental Farm of *La Fage* (Causses du Larzac, 43°54'54.52"N; 3°05'38.11"E; altitude approximately 800 m, Roquefort-Sur-Soulzon,

Aveyron, France). The overall characteristics of the experimental farm, the animals, and the management have been previously described by Molénat et al. (2005), González-García et al. (2014), and Macé et al. (2018). For the period examined in this study (from 2002 to 2015), the average annual temperature and rainfall were 9.8 °C and 910 mm, respectively.

Before 2010, the first mating age of the females analyzed in this work was 7 mo of age for ewes with a sufficient weight at mating (i.e., above 40 kg) and 19 mo of age for ewes with lower growth rates during the first year (González-García and Hazard, 2016). After 2010, the rearing system was changed to better comply with agro-ecological farming system goals and all first matings were performed at 19 mo of age. Mating was programmed in autumn to obtain peak lambing at the beginning of spring (usually mid-April) so that the ewes could graze abundant grass during their first month of lactation. The lambs were weaned at approximately 75 ± 4 d. On the *La Fage* farm, an annual culling rate of 30% of the females is applied due to experiments in quantitative genetics. The prolificacy over the years studied averaged 2.2 live lambs per lambing.

Historical Data

All the ewes of this experimental flock are individually monitored for their BW and BCS several times throughout their productive cycles. Their rearing performances and pedigree information are also recorded. The data are recorded in INRA's national database for sheep and goats: GEEDOC (<https://germinal.toulouse.inra.fr/~mcbatut/GEEDOC/>). Regular BW and BCS measurements were performed in order to cover the different physiological stages of the ewes: at mating (-M), at early pregnancy (-Pa), at mid-pregnancy (-Pb), at lambing (-L), at early suckling (-Sa), at the end of the suckling period (-Sb), at weaning (-W), and during the postweaning period (-Wp). Over the 14-yr period (2002–2015), we recorded data (i.e., BW and BCS at different points of the production cycle) from 2,632 ewes including 1,146 females in first parity (PAR 1; i.e., from first to second mating), 1,072 in second parity (PAR 2), and 414 in third parity (PAR 3). The same two operators systematically recorded the BCS measurements over the 14-yr period and underwent regular training sessions for calibration and adjustments while using the scale described by Russel et al. (1969), which was subdivided into 0.1 increments ranging from 1 (emaciated) to 5 (obese). To characterize BR changes over time (i.e., accretion or mobilization phases), differences in BW or BCS between pairs of physiological stages were established, calculated, and used for interpretation as described by Macé et al. (2018, 2019). The differences in BW and BCS between different stages were calculated and analyzed (i.e., BW-Pb:L, BCS-Pa:L, BW-L:Sa, BCS-L:Sa, BW-Pb:W, BCS-Pa:W, BW-M:Pb, BCS-M:Pa, BW-W:Wp, BCS-W:Wp, BW-W:M, and BCS-W:M).

To analyze the ewes' rearing performances, we used the prolificacy of the ewes and defined several traits, based on litter characteristics, as indirect measurements of maternal abilities and performance. These litter traits were the litter weight at birth (Wlitter-B) and at weaning (Wlitter-W), and the average lamb BW at birth (Wlamb-B) and at weaning (Wlamb-W). The mean ADGs of the lambs in a same litter were used during the first, second, and third month after lambing (i.e., litterADG1m, litterADG2m, and litterADG3m, respectively). The litter survival at weaning (litterSurv) was obtained by considering the number of lambs born and the number of lambs that were alive at weaning. Therefore, for the objectives of this study, all the traits related to the litter characteristics were considered as traits of the ewe's performance.

Descriptive Statistics

To identify sources of variation affecting the PERF traits, the significance of the main effects and first-order interactions were analyzed using the MIXED procedure of SAS (version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC). The factors tested were the age (AGE) at first lambing (1 or 2 yr old; classes 1 and 2, respectively), the parity (PAR) of the lambing ewe (1, 2, or 3; classes 1, 2, and 3, respectively), the litter size (LS) at birth (1, 2, 3, and 4 or more lambs alive; classes 1, 2, 3, and 4, respectively) for Wlitter-B and Wlamb-B, the LS at weaning (1, 2, or 3 lambs weaned; classes 1, 2, and 3, respectively) for Wlitter-W, Wlamb-W, and litterSurv, the LS during suckling classified by combining the number of lambs born and number of lambs suckled (i.e., class 1, singletons; class 2, ewes lambing twins and suckling one; class 3, ewes lambing and suckling twins; and class 4, ewes lambing and suckling more than 2 lambs) for litterADG1/2/3m, the YR of the measurements (i.e., 14 yr corresponding to 14 classes) and the male:female ratio (i.e., the ratio of males born to females born; 9 classes; SEX). The first-order interactions of LS × PAR and LS × AGE were tested. An effect was considered significant if $P < 0.05$.

Clustering of Individual Profiles

Cluster analyses have been performed previously to investigate the variability of individual BW and BCS profiles during each production cycle of the ewe with no assumptions regarding the factors of variation. Several BW and BCS profiles were obtained (see figures 1 and 2 in Macé et al., 2019). This work has previously been published, and details about the procedures used are available in Macé et al. (2019). In the present study, the relationships between the previously obtained BW and BCS profiles and PERF traits were analyzed and interpreted. The MIXED procedure of SAS (version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC) was used in order to compare ewe PERF traits for the different BR profiles (clusters).

Genetic Analyses

Animal models were used to estimate heritabilities and repeatabilities for each PERF trait from univariate analyses and to estimate phenotypic and genetic correlations between PERF traits and BR from bivariate analyses. The analyses were performed with the ASREML software (Gilmour et al., 2006) assuming a repeatability model with measurements across productive cycles considered to be the same traits with constant variances. Fixed effects included AGE, PAR, YR, SEX, and LS at birth for Wlamb-B and Wlitter-B, LS at weaning for Wlamb-W, Wlitter-W, and litterSurv, and LS during the suckling period for litterADG1m, litterADG2m, and litterADG3m. Random effects included the additive genetic effect and the permanent effect of the ewe. The model was fitted as follows:

$$y = X\beta + Z_a a + W_c c + e[i],$$

where y is the vector of observations for the trait(s) being analyzed, or when considering the litterSurv trait, y is separated into y_1 and y_2 , respectively, the vector of observations of the presence/absence of lambs alive at weaning (following a binomial law) and the vector of observations of the number of lambs born, β is the vector of fixed effects, and a and c are the vectors of random ewe additive genetic and permanent environmental effects with incidence matrices X , Z_a , and W_c , respectively, and e is the vector of residual effects.

The following (co)variance structure of random effects was assumed:

$$\text{Var} \begin{bmatrix} a \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} G_a \otimes A & 0 & 0 \\ 0 & P_c \otimes I & 0 \\ 0 & 0 & R \otimes I \end{bmatrix},$$

where G_a is a (co)variance matrix for direct additive genetic effects, A is the numerator relationship matrix, P_c is a (co)variance matrix for the ewe permanent environmental effects, R is a (co)variance matrix for residual effects, I are identity matrices of appropriate size, and \otimes is the direct matrix product.

From the variance components, 3 parameters were defined as follows: 1) h^2 or proportion of total phenotypic variance attributed to the additive genetic effect, $h^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2)$; 2) proportion of total phenotypic variance attributed to the permanent environmental effect, $c^2 = \sigma_c^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2)$; and 3) proportion of total phenotypic variance attributed to the residual effect, $e^2 = \sigma_e^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2)$. In addition, the repeatability (r) was defined as the sum of h^2 and c^2 .

Results and Discussion

The effects of AGE, PAR, LS, SEX, and YR and the effects of the interactions PAR × LS and AGE × LS on the rearing performances of the ewes are presented in Table 1. The weight of the litter at lambing, but not at weaning, was affected ($P < 0.001$) by the PAR × LS interaction. Ewes that were older at first lambing, 2-yr-old vs. 1-yr-old (AGE effect: $P < 0.001$), lambled heavier litters (9.30 vs. 8.82 kg) with heavier lambs (3.78 vs. 3.55 kg/lamb). The litter weight was affected by PAR and LS at weaning ($P < 0.001$). Ewes at PAR 3 lambled and weaned heavier lambs compared with ewes at PAR 1 (9.85 vs. 8.05 kg for Wlitter-B and 42.26 vs. 36.39 kg for Wlitter-W), and ewes with higher LS values had heavier litters at birth and at weaning but lighter lambs (Table 1). The litter weight and lamb BW at birth were also affected ($P < 0.001$) by SEX and YR. Ewes lambing more males produced heavier litters with heavier lambs. The lamb BW at lambing was also affected ($P < 0.001$) by AGE, PAR, LS, SEX, and YR. The lamb BW increased proportionally with PAR (3.2 vs. 4.0 kg/lamb born at first and third parity, respectively). As the LS increased, the average individual lamb BW decreased (4.7 > 4.0 > 3.1 > 2.8 kg/lamb for LS of 1, 2, 3, or 4 or more lambs at birth, respectively; $P < 0.001$). This parameter was also affected by SEX, the males being heavier than the females. The litter weight at weaning ($P < 0.001$) and lamb BW at weaning ($P < 0.01$) were affected by AGE × LS, with older ewes at lambing producing heavier lambs at weaning. Lamb BW at weaning was not affected by AGE but increased with PAR (i.e., at higher parities, the body weight of lambs at weaning was higher; Table 1).

The AGE, PAR, LS, SEX, YR, and the PAR × LS and AGE × LS interactions affected lamb growth rates during suckling (Table 1). The ADG of lambs during their first 2 mo of life was affected by the AGE at which the ewe was mated by first time. Lambs born to ewes lambing at 2 yr of age grew faster than those born to ewes lambing at 1 yr (+10 to +20 g/d). This effect disappeared after 75 d of suckling. Regarding the effects of PAR and LS, the ADG during the 3-mo suckling period was higher ($P < 0.001$) for lambs born to ewes at PAR 3 than PAR 1 or 2 (+4 to +30 g/d, respectively) and for lambs born as singletons or twins compared with those born in litters of 3 or more lambs (222 vs. 194 g/d, respectively). In contrast to the first 2 mo of suckling, interactions between the main fixed effects did not have an effect on litterADG3m (Table 1). The survival was higher ($P < 0.001$) among the litters of ewes lambing at AGE 1. In contrast, as PAR increased, the

Table 1. Least squares means for ewes' performances (\pm SEM) according to age of the ewe at first lambing (AGE), parity (PAR), litter size (LS), sex ratio of the litter (SEX), and the year of measurement (YR)

| Item | Class | Wlitter-B | Wlamb-B | litterADG1m | litterADG2m | litterADG3m | Wlitter-W | Wlamb-W | litterSurv | prolificacy |
|--------|-------|--------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|-------------|-------------|
| n | | 2628 | 2628 | 2632 | 2632 | 2631 | 2632 | 2632 | 2632 | 2632 |
| | AGE | 8.82 (0.14) | 3.55 (0.07) | 243 (3.72) | 223 (3.38) | 209 (3.94) | 39.27 (0.60) | 20.58 (0.42) | 0.88 (0.01) | 2.15 (0.05) |
| PAR | 2 | 9.30 (0.14) | 3.78 (0.07) | 260 (3.54) | 234 (3.21) | 207 (3.83) | 39.96 (0.35) | 21.35 (0.25) | 0.79 (0.01) | 2.26 (0.05) |
| | Sign. | *** | *** | *** | *** | NS | NS | NS | *** | *** |
| LS | 1 | 8.05 (0.15) | 3.24 (0.07) | 223 (3.80) | 208 (3.48) | 202 (4.01) | 36.39 (0.42) | 18.63 (0.30) | 0.90 (0.01) | 2.13 (0.05) |
| | 2 | 9.28 (0.14) | 3.77 (0.07) | 258 (3.39) | 233 (3.10) | 209 (3.76) | 40.19 (0.41) | 21.57 (0.28) | 0.82 (0.01) | 2.23 (0.05) |
| | 3 | 9.85 (0.15) | 4.00 (0.07) | 273 (3.96) | 245 (3.62) | 213 (4.21) | 42.26 (0.44) | 22.69 (0.31) | 0.79 (0.02) | 2.26 (0.05) |
| SEX | Sign. | *** | *** | *** | *** | *** | *** | *** | *** | *** |
| | 1 | 5.10 (0.21) | 4.68 (0.10) | 302 (5.55) | 264 (5.08) | 225 (5.92) | 23.97 (0.55) | 24.11 (0.39) | 0.93 (0.02) | |
| | 2 | 8.78 (0.19) | 4.04 (0.09) | 264 (4.77) | 242 (4.36) | 218 (5.16) | 41.23 (0.43) | 20.85 (0.30) | 0.83 (0.02) | |
| | 3 | 10.17 (0.26) | 3.15 (0.13) | 224 (3.79) | 207 (3.46) | 192 (4.05) | 53.64 (0.88) | 17.93 (0.62) | 0.81 (0.03) | |
| YR | 4 | 12.20 (0.17) | 2.80 (0.09) | 215 (3.49) | 202 (3.18) | 196 (3.63) | *** | *** | *** | *** |
| | Sign. | *** | *** | *** | *** | *** | *** | *** | NS | *** |
| PAR×LS | Sign. | *** | *** | *** | *** | *** | *** | *** | NS | NS |
| | Sign. | *** | NS | *** | *** | NS | NS | NS | NS | NS |
| AGE×LS | Sign. | NS | NS | *** | *** | NS | *** | ** | NS | NS |
| | Sign. | NS | NS | *** | *** | NS | *** | NS | NS | NS |

The significance probabilities for each fixed effects and interactions are provided. n = number of records for each trait; Sign. = Significance probability; ** P < 0.01, *** P < 0.001; NS = nonsignificant. Wlitter-B = litter weight at birth (kg); Wlamb-B = mean of lamb BW at birth in a litter; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain (g/d) for lambs in the same litter during the first, second or third month after lambing; Wlitter-W = litter weight at weaning (kg); Wlamb-W = mean of lamb weight at weaning (kg) in a litter; litterSurv = litter survival (from lambing to weaning, proportion).

litter survival decreased (0.90 > 0.82 > 0.79 for PAR 1, 2, and 3, respectively). Surprisingly, the survival rate of singletons was lower than for twins (Table 1). Parity, age at first lambing, and sex ratio significantly affected prolificacy.

The relationships between the BW and BCS profiles (i.e., the identified clusters reported by Macé et al., 2019) and the ewes' rearing performances at the intraparity level are provided in Tables 2 and 3. At PAR 1, all of the parameters were affected by the BW profile with the exception of litterADG3m and litterSurv. The litter weight and lamb BW at birth increased (P < 0.001) from clusters BW1 to BW4. As expected, primiparous ewes with lower BW profiles between mating and lambing (clusters BW1 and BW2; Macé et al., 2019) lambed lighter (7.8 ± 0.17 kg; P < 0.001) litters with lighter (3.3 ± 0.09 kg; P < 0.001) lambs compared with ewes from a higher BW profile (cluster BW3), which averaged 8.5 ± 0.20 and 3.6 ± 0.10 kg for litter weight and lamb BW at birth, respectively. The litter and lamb weights at weaning showed similar differences between the ewe BW clusters suggesting that the effects continued until lambs were weaned. This is consistent with the tendency observed for the ADGs of lambs during the first 2 mo after lambing (clusters BW1 < BW2 < BW3) with the exception of cluster BW4 (4% of the ewes; see the cyan cluster for PAR 1 in the Figure 1 published by Macé et al., 2019). Cluster BW4, which included ewes with atypical profiles (i.e., maximum BW during suckling), was the cluster with the highest litter weight and lamb BW at birth but the lowest weights at weaning. Prolificacy also increased with higher BW profiles but probably reached a plateau since prolificacy did not increase between BW2 and BW3 clusters. Thus, the performances of primiparous ewes appeared strongly linked to their BW profiles. As hypothesized by Macé et al (2018) for ewes in cluster BW1, the fact that some of the ewes continued to grow themselves during the first reproductive cycle could explain the lower PERF results since such ewes put more energy into their own growth than into production. In PAR 2 and 3, no differences in litter weight (9.2 ± 0.26 and 9.9 ± 0.37 kg, respectively) or lamb BW at birth (3.8 ± 0.11 and 4.1 ± 0.17 kg, respectively) were detected between the ewes belonging to the different BW profiles. Interestingly, prolificacy was the highest for intermediary BW profiles (i.e., cluster BW6) in PAR2, whereas there was no significant difference between BW clusters in PAR3. Similarly, no differences were observed for the lamb growth rates during the first month (254 ± 9.2 and 260 ± 10.2 g/d for PAR 2 and 3, respectively; Table 2). During the second month of suckling, however, differences (P < 0.01) in the litter ADGs were observed (Table 2) in PAR 2 and 3 between the different BW profiles (BW5 to 8 and BW9 and 10 for PAR 2 and 3, respectively; Macé et al., 2019). At the third month after lambing, differences (P < 0.05) between the BW profiles in litterADG3m were only observed for PAR 2. At weaning, the litter weights and lamb BWs were significantly affected by the BW profiles of the ewes in the 3 PAR values (Table 2). At PAR2, only very slight differences of the PERF traits were observed between the 3 major clusters. The largest PERF differences at PAR2 and 3 were observed for the clusters containing the smallest proportion of ewes and atypical BW profiles (i.e., clusters BW8 and BW10). Finally, the BW profile of the ewe did not affect litterSurv from lambing to weaning, irrespective of PAR.

Interestingly, ewes in clusters with atypical slopes (BW4, BW8, and BW10; Macé et al., 2019) showed the best PERF trait values for litter weight, lamb BW at birth, and litterADG3m, but the worst values for litterADG1m, litterADG2m, and litter weight and lamb BW at weaning. Such low ADG values during the first 2 mo of suckling and the low weight of lambs at weaning could be due to higher energy allocation for maintenance, as suggested

Table 2. Least squares means and significance probabilities for ewes' performances (\pm SEM) according to BW clusters

| Item | BW cluster ¹ | Wlamb-B | Wlitter-B | Wlamb-W | Wlitter-W | Wlamb-W | Wlitter-W | litterADG3m | litterADG2m | litterADG1m | litterADG3m | litterADG2m | litterADG1m | Wlamb-B | Wlitter-B | Wlamb-W | Wlitter-W | litterSurv | prolificacy |
|-------|-------------------------|-------------|--------------|-------------|-------------|--------------|--------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|-------------|-------------|--------------|--------------|--------------|-------------|-------------|
| PAR 1 | n | 1143 | 1143 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 |
| | BW1 | 3.28 (0.09) | 7.72 (0.17) | 241 (10.44) | 224 (9.21) | 20.00 (1.49) | 40.72 (1.80) | 219 (11.85) | 224 (9.21) | 241 (10.44) | 20.00 (1.49) | 40.72 (1.80) | 219 (11.85) | 241 (10.44) | 7.72 (0.17) | 20.00 (1.49) | 40.72 (1.80) | 0.92 (0.01) | 2.19 (0.04) |
| | BW2 | 3.40 (0.09) | 7.99 (0.17) | 257 (9.94) | 237 (8.77) | 21.30 (1.49) | 42.41 (1.80) | 225 (11.29) | 237 (8.77) | 257 (9.94) | 21.30 (1.49) | 42.41 (1.80) | 225 (11.29) | 257 (9.94) | 7.99 (0.17) | 21.30 (1.49) | 42.41 (1.80) | 0.89 (0.01) | 2.46 (0.04) |
| | BW3 | 3.57 (0.10) | 8.47 (0.20) | 269 (11.14) | 252 (9.82) | 22.23 (1.54) | 43.98 (1.86) | 227 (12.64) | 252 (9.82) | 269 (11.14) | 22.23 (1.54) | 43.98 (1.86) | 227 (12.64) | 269 (11.14) | 8.47 (0.20) | 22.23 (1.54) | 43.98 (1.86) | 0.87 (0.03) | 2.53 (0.07) |
| | BW4 | 3.69 (0.14) | 8.51 (0.27) | 251 (14.91) | 210 (13.15) | 18.10 (1.62) | 38.02 (1.96) | 241 (16.92) | 210 (13.15) | 251 (14.91) | 18.10 (1.62) | 38.02 (1.96) | 241 (16.92) | 251 (14.91) | 8.51 (0.27) | 18.10 (1.62) | 38.02 (1.96) | 0.94 (0.03) | 2.19 (0.11) |
| Sign. | *** | *** | * | *** | *** | *** | NS | NS | *** | * | *** | *** | NS | *** | *** | *** | NS | NS | *** |
| PAR 2 | n | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1067 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 |
| | BW5 | 3.80 (0.07) | 9.14 (0.15) | 254 (4.52) | 229 (4.04) | 21.34 (0.31) | 39.69 (0.49) | 212 (5.21) | 229 (4.04) | 254 (4.52) | 21.34 (0.31) | 39.69 (0.49) | 212 (5.21) | 254 (4.52) | 9.14 (0.15) | 21.34 (0.31) | 39.69 (0.49) | 0.83 (0.01) | 2.67 (0.10) |
| | BW6 | 3.90 (0.08) | 9.34 (0.18) | 267 (6.92) | 240 (6.18) | 21.95 (0.40) | 40.80 (0.62) | 222 (7.97) | 240 (6.18) | 267 (6.92) | 21.95 (0.40) | 40.80 (0.62) | 222 (7.97) | 267 (6.92) | 9.34 (0.18) | 21.95 (0.40) | 40.80 (0.62) | 0.77 (0.03) | 2.92 (0.11) |
| | BW7 | 3.77 (0.09) | 9.06 (0.21) | 255 (6.62) | 240 (5.91) | 22.02 (0.49) | 40.83 (0.76) | 227 (7.62) | 240 (5.91) | 255 (6.62) | 22.02 (0.49) | 40.83 (0.76) | 227 (7.62) | 255 (6.62) | 9.06 (0.21) | 22.02 (0.49) | 40.83 (0.76) | 0.80 (0.03) | 2.70 (0.12) |
| | BW8 | 3.80 (0.22) | 9.38 (0.48) | 239 (18.62) | 197 (16.64) | 17.01 (1.22) | 32.14 (1.91) | 233 (21.45) | 197 (16.64) | 239 (18.62) | 17.01 (1.22) | 32.14 (1.91) | 233 (21.45) | 239 (18.62) | 9.38 (0.48) | 17.01 (1.22) | 32.14 (1.91) | 0.81 (0.11) | 2.46 (0.23) |
| Sign. | NS | NS | NS | ** | *** | *** | * | * | NS | NS | *** | *** | NS | NS | *** | *** | NS | NS | *** |
| PAR 3 | n | 406 | 406 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 406 | 406 | 407 | 407 | 407 | 407 |
| | BW9 | 4.01 (0.10) | 9.73 (0.23) | 270 (5.56) | 238 (5.50) | 22.06 (0.36) | 41.11 (0.60) | 205 (6.81) | 238 (5.50) | 270 (5.56) | 22.06 (0.36) | 41.11 (0.60) | 205 (6.81) | 270 (5.56) | 9.73 (0.23) | 22.06 (0.36) | 41.11 (0.60) | 0.79 (0.02) | 2.55 (0.07) |
| | BW10 | 4.10 (0.23) | 10.10 (0.51) | 251 (14.78) | 194 (14.62) | 18.93 (1.18) | 36.27 (1.98) | 209 (18.10) | 194 (14.62) | 251 (14.78) | 18.93 (1.18) | 36.27 (1.98) | 209 (18.10) | 251 (14.78) | 10.10 (0.51) | 18.93 (1.18) | 36.27 (1.98) | 0.73 (0.11) | 2.35 (0.22) |
| | Sign. | NS | NS | NS | ** | ** | * | NS | ** | NS | NS | NS | NS | NS | NS | ** | * | NS | NS |
| | Sign. | NS | NS | NS | ** | * | * | NS | ** | NS | NS | NS | NS | NS | NS | ** | * | NS | NS |

n = number of records for each trait; Sign. = Significance probability; *P < 0.05; **P < 0.01; ***P < 0.001, NS = nonsignificant.

¹As reported by Macé et al. (2019).

PAR = parity; Wlitter-B = litter weight at birth (kg); Wlamb-B = mean of lamb BW at birth in a litter; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain (g/d) for lambs in the same litter during the first, second or third month after lambing; Wlitter-W = litter weight at weaning (kg); Wlamb-W = mean of lamb weight at weaning (kg) in a litter; litterSurv = litter survival (from lambing to weaning; proportion).

by the high increase in BW after lambing in the ewes belonging to these clusters, at the expense of milk production. This lower milk production would decrease the lambs' ADG as has been demonstrated previously with high correlations between milk production and lamb growth until age 56 d, for ewes of different breeds suckling singletons or twins (Snowder and Glimp, 1991). The high litterADG3m values for these ewe clusters could be explained by typical compensatory growth effects during the last month of suckling, when the lambs start to graze and become more independent (Torres-Hernández and Hohenboken, 1980). One must keep in mind that these clusters represent only a very small proportion of the whole population.

The only effects of the ewes' BCS profiles were observed on the litter weight and the individual lamb BW for ewes at PAR1 and PAR2 and prolificacy at PAR2 (Table 3). However, at PAR 1, the lower performances observed for the BC3 profile must be interpreted with caution because this cluster represented only 1% of the population studied. At PAR 2, the lower performances of the ewes from the BC6 profile is interesting because this cluster represented 15% of the ewes, 64% of which were from the BC1 profile at PAR1 (Macé et al., 2019). Overall, litter weight and lamb BW were improved when the BCS of the ewe was lower throughout the productive cycle (Table 3; Macé et al., 2019). The same tendency was observed at PAR 3, even though it was not significant. This is likely to be related with mothering ability issues. Ewes with a lower average BCS could be the females that have a better maternal instinct (less "selfish" attitude), always ready to sacrifice their own body condition to answer the needs of their offspring, i.e., BRs mobilized to cover nutrient demands required for fetal growth and development and milk production, during pregnancy and suckling, respectively. Interestingly, prolificacy was the highest in the ewes belonging to the cluster showing the highest BCS profile at cycle 2. In contrast to BW, litterSurv was affected ($P < 0.05$) by the BCS profile but only at PAR 2. The ewes with the lowest BCS profile in PAR 2 (BC5; Table 3), probably due to the same mothering ability arguments discussed above, and the higher levels of energy devoted to lambs mostly during pregnancy rather than during suckling (i.e., higher weight of lambs at birth but similar growth until weaning in the lambs produced by these ewes). Compared with BW profiles, the relatively weaker overall effects of BCS profiles on PERF traits could be due to the fact that differences between BCS profiles are smaller than between BW profiles.

The estimates of the variance components for the ewe PERF traits are presented in Table 4. Heritabilities were moderate (0.17–0.23) for all traits except litterADG3m, prolificacy, and litterSurv (0.08, 0.08 and 0.01, respectively) for which the proportion of phenotypic variance was mainly due to temporary environmental effects (0.91, 0.91, and 0.99, respectively). The repeatability was close to the heritability indicating no additional ewe effects apart from the genetic effect that had an impact on the PERF traits. In agreement with our findings, Everett-Hincks and Cullen (2009) using similar modeling tools reported very low heritabilities for litter survival at different ages until weaning and intermediate heritability values for litter weight traits that ranged from 0.12 to 0.28. Present heritabilities were also similar or slightly higher than those reported by Borg et al. (2009) for lamb weights at birth or weaning considered in their study as lamb traits and not ewe traits.

The genetic and phenotypic correlations between BW or BCS and PERF traits are presented in Tables 5 and 6 and Supplementary Table 1, respectively. The correlations between BW and PERF traits were mostly moderate to high and positive

Table 3. Least squares means and significance probabilities for ewe's performances (\pm SEM) according to BCS clusters

| Item | BCS cluster ¹ | Wlitter-B | Wlamb-B | litterADG1m | litterADG2m | litterADG3m | Wlitter-W | Wlamb-W | litterSurv | prolificacy |
|-------|--------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|-------------|-------------|
| PAR 1 | n | 1146 | 1146 | 1146 | 1143 | 1143 | 1146 | 1146 | 1146 | 1146 |
| | BC1 | 7.95 (0.16) | 3.38 (0.08) | 253 (9.53) | 232 (8.44) | 220 (10.80) | 41.60 (1.81) | 20.66 (1.50) | 0.91 (0.01) | 2.30 (0.03) |
| | BC2 | 7.96 (0.16) | 3.38 (0.09) | 252 (9.56) | 234 (8.47) | 224 (10.84) | 41.53 (1.82) | 20.58 (1.51) | 0.90 (0.01) | 2.38 (0.03) |
| | BC3 | 6.89 (0.44) | 2.74 (0.23) | 231 (18.60) | 207 (16.46) | 215 (21.08) | 40.19 (2.36) | 19.18 (1.95) | 0.91 (0.06) | 2.26 (0.20) |
| | Sign. | * | * | NS | NS | NS | NS | NS | NS | NS |
| PAR 2 | n | 1068 | 1068 | 1068 | 1068 | 1067 | 1068 | 1068 | 1068 | 1038 |
| | BC4 | 9.16 (0.15) | 3.81 (0.07) | 254 (4.52) | 232 (4.04) | 217 (5.23) | 39.95 (0.49) | 21.48 (0.31) | 0.79 (0.02) | 2.79 (0.10) |
| | BC5 | 9.43 (0.16) | 3.93 (0.07) | 258 (5.02) | 229 (4.50) | 216 (5.81) | 39.98 (0.54) | 21.49 (0.35) | 0.88 (0.02) | 2.52 (0.11) |
| | BC6 | 8.80 (0.18) | 3.65 (0.08) | 255 (5.63) | 229 (5.04) | 207 (6.51) | 40.22 (0.65) | 21.71 (0.42) | 0.82 (0.01) | 2.71 (0.10) |
| | Sign. | *** | *** | NS | NS | NS | NS | NS | * | *** |
| PAR 3 | n | 406 | 406 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 | 407 |
| | BC7 | 9.79 (0.23) | 4.03 (0.10) | 269 (5.68) | 237 (5.63) | 206 (6.94) | 40.91 (0.62) | 21.93 (0.37) | 0.80 (0.02) | 2.56 (0.08) |
| | BC8 | 9.45 (0.30) | 3.91 (0.14) | 265 (8.71) | 234 (8.63) | 189 (10.64) | 40.98 (1.12) | 22.00 (0.67) | 0.78 (0.05) | 2.34 (0.12) |
| | BC9 | 9.90 (0.32) | 4.11 (0.14) | 277 (8.39) | 240 (8.32) | 211 (10.25) | 42.16 (1.06) | 22.69 (0.63) | 0.74 (0.05) | 2.63 (0.12) |
| | Sign. | NS | NS | NS | NS | NS | NS | NS | NS | NS |

n = number of records for each trait; Sign. = Significance probability, *P < 0.05, **P < 0.01, ***P < 0.001; NS = nonsignificant.

¹As reported by Macé et al. (2019).

PAR = parity; Wlitter-B = litter weight at birth (kg); Wlamb-B = mean of lamb BW at birth in a litter; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain (g/d) for lambs in the same litter during the first, second or third month after lambing; Wlitter-W = litter weight at weaning (kg); Wlamb = mean of lamb weight at weaning (kg) in a litter; litterSurv = litter survival (from lambing to weaning; proportion).

(Tables 5 and 6), irrespective of the physiological stage, whereas correlations with BCS were mostly low and negative. Ewes with a higher BW were expected to show higher values for the PERF traits whatever the physiological stage. The genetic correlations between BW and PERF traits were highest during suckling and at weaning. These results suggest that BW could be genetically linked to the mothering ability of ewes. Ewes with lower BCS at lambing and until weaning showed higher litter weights and lamb BWs. Such negative correlations could be due to the above-discussed effects of mothering abilities (i.e., better mothers are frequently skinny females) and the known related higher energy requirements for these females during the suckling period (Nielsen et al., 2003; Smith et al., 2017). During BR accretion periods, the negative genetic correlations observed between BCS and PERF traits were unexpected but were however consistent with the higher PERF trait values observed in ewes showing the lowest BCS trajectories. These significant correlations between BCS and PERF traits must be interpreted carefully considering the large standard error. Consistently and complementarily with our findings, Walkom and Brown (2017) reported strong positive genetic correlations between adult ewe BW or BCS and lamb growth, when considering growth as lamb traits.

Relationships between BR and PERF traits were also investigated by considering the changes in BW and BCS over time. Genetic correlations are reported in Tables 7 and 8 and phenotypic correlations in Supplementary Table 2. The genetic correlations between Wlitter-B and BW-M:Pb (0.37) and between Wlitter-B and BW-W:M (0.42) were positive and moderate. These results suggest that the gain in body weight during the BR accretion period (i.e., from weaning to early pregnancy) is genetically linked to higher litter weight at birth. During pregnancy, we could speculate that such correlations could also be due to an increase in fetus weight. The genetic correlations between BW-Pb:W and Wlitter-B, BW-Pb:L and Wlitter-Bn and between BW-L:Sa and litterADG1m were negative (-0.36 to -0.46; Tables 7 and 8). These results suggest that increased levels of BW loss during the BR mobilization period spanning from mid-pregnancy to weaning may be related to increased litter weight at birth and higher lamb growth rates during suckling. Such negative, favorable correlations may reflect a higher energy allocation to fetus growth and suckling lambs (Nielsen et al., 2003; Smith et al., 2017) as discussed above. These correlations were in accordance with the positive correlations found between the individual BW measurements (Tables 5 and 6) and the ewe-rearing performances. One cannot exclude that this relationship could also be due to differences in fetus weight since the ewes were weighted just after lambing. However, BW-Pb:L was positively correlated with Wlitter-W, Wlamb-W, litterADG1m, and litterADG3m (0.36 to 0.45) which suggests that the decrease in BW during pregnancy (i.e., an increased BW loss during BR mobilization from mid-pregnancy to lambing) is associated with smaller litter weights and lamb BW at weaning and slower lamb growth rates, mainly during the first month (litterADG1). Such correlations contrast with the genetic correlations described between BW-Pb:W or BW-Pb:L and the ewes' rearing performances at lambing. In addition, an unfavorable positive genetic correlation was found between a decrease in BW at late pregnancy and litter survival until weaning, whereas a high favorable negative genetic correlation was found between a decrease in BW at early suckling and litter survival at weaning. It could be expected that the tough environmental conditions of this outdoor pastoral system might have a negative impact on the ewes' rearing performances, with the ewe probably choosing her own survival over that of her offspring, thus reducing her

Table 4. Estimates (\pm SEM) of variance components for litter traits (ewe performance)

| Variable | h^2 | c^2 | e^2 | r | σ^2_P |
|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-----------------|
| Wlitter-B | 0.17 (0.03) | 0.00 (0.03) | 0.83 (0.03) | 0.17 (0.03) | 44.40 (0.13) |
| Wlamb-B | 0.23 (0.04) | 0.04 (0.03) | 0.73 (0.03) | 0.27 (0.03) | 6.43 (0.21) |
| litterADG1m | 0.19 (0.04) | 0.04 (0.03) | 0.78 (0.03) | 0.22 (0.03) | 2244.10 (69.76) |
| litterADG2m | 0.17 (0.03) | 0.00 (0.00) | 0.83 (0.03) | 0.17 (0.03) | 1799.50 (54.12) |
| litterADG3m | 0.08 (0.03) | 0.01 (0.03) | 0.91 (0.03) | 0.09 (0.03) | 2793.90 (79.98) |
| Wlitter-W | 0.20 (0.04) | 0.00 (0.03) | 0.79 (0.03) | 0.21 (0.03) | 278.09 (8.66) |
| Wlamb-W | 0.22 (0.03) | 0.00 (0.00) | 0.78 (0.03) | 0.22 (0.03) | 135.45 (4.21) |
| litterSurv | 0.01 (0.01) | 0.01 (0.03) | 0.99 (0.01) | 0.01 (0.01) | 0.02 (0.01) |
| prolificacy | 0.08 (0.03) | 0.00 (0.00) | 0.91 (0.03) | 0.09 (0.03) | 0.51 (0.01) |

h^2 = heritability; c^2 = proportion of total phenotypic variance due to ewe permanent environmental effect; e^2 = proportion of total phenotypic variance due to temporary environmental effects; r = repeatability; σ^2_P = total phenotypic variance; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain for lambs in a same litter during the first, second, or third month; Wlitter = litter weight; Wlamb = mean of lamb weight in a litter; -W = at weaning; -B = at birth; litterSurv = litter survival (from lambing to weaning; proportion).

Table 5. Genetic correlations (\pm SE) between BW at different physiological stages and the ewe-rearing performance parameters¹

| Variable | BW-M | BW-Pa | BW-Pb | BW-L | BW-Sa | BW-W | BW-Wp |
|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Wlitter-B | 0.32 (0.08) | 0.34 (0.08) | 0.36 (0.08) | 0.30 (0.09) | 0.28 (0.09) | 0.25 (0.09) | 0.34 (0.09) |
| Wlamb-B | 0.33 (0.08) | 0.36 (0.08) | 0.38 (0.08) | 0.30 (0.09) | 0.29 (0.09) | 0.26 (0.09) | 0.35 (0.09) |
| Wlitter-W | 0.55 (0.08) | 0.52 (0.08) | 0.44 (0.09) | 0.57 (0.08) | 0.49 (0.09) | 0.38 (0.09) | 0.45 (0.10) |
| Wlamb-W | 0.57 (0.08) | 0.55 (0.08) | 0.47 (0.08) | 0.62 (0.08) | 0.56 (0.08) | 0.43 (0.09) | 0.49 (0.09) |
| litterADG1m | 0.53 (0.09) | 0.54 (0.08) | 0.45 (0.09) | 0.54 (0.09) | 0.46 (0.10) | 0.34 (0.10) | 0.44 (0.10) |
| litterADG2m | 0.69 (0.07) | 0.71 (0.07) | 0.64 (0.08) | 0.69 (0.08) | 0.67 (0.08) | 0.56 (0.08) | 0.68 (0.08) |
| litterADG3m | 0.57 (0.13) | 0.41 (0.14) | 0.45 (0.14) | 0.63 (0.14) | 0.54 (0.14) | 0.41 (0.14) | 0.39 (0.15) |
| litterSurv | -0.21 (0.25) | -0.16 (0.24) | -0.24 (0.25) | -0.06 (0.24) | -0.25 (0.26) | -0.26 (0.26) | -0.46 (0.29) |
| Prolificacy | -0.12 (0.13) | -0.09 (0.14) | -0.05 (0.14) | -0.23 (0.14) | -0.19 (0.14) | 0.01 (0.15) | -0.06 (0.14) |

¹BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid pregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = mid suckling; W = weaning; Wp = post-weaning; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain for lambs in a same litter during the first, second or third month; Wlitter = litter weight; Wlamb = mean of lamb weight in a litter; -W = at weaning; -B = at birth; correlations in bold are significant.

Table 6. Genetic correlations (\pm SE) between BCS at different physiological stages and the ewe-rearing performance parameters¹

| Variable | BCS-M | BCS-Pa | BCS-Pb | BCS-L | BCS-Sa | BCS-Sb | BCS-W | BCS-Wp |
|-------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| Wlitter-B | -0.24 (0.10) | -0.11 (0.10) | -0.12 (0.10) | -0.32 (0.10) | -0.27 (0.10) | -0.19 (0.15) | -0.23 (0.09) | -0.29 (0.10) |
| Wlamb-B | -0.27 (0.10) | -0.10 (0.10) | -0.11 (0.10) | -0.31 (0.10) | -0.24 (0.10) | -0.19 (0.15) | -0.19 (0.10) | -0.28 (0.11) |
| Wlitter-W | -0.20 (0.12) | -0.08 (0.11) | -0.11 (0.11) | -0.02 (0.12) | -0.06 (0.12) | -0.28 (0.15) | -0.16 (0.11) | -0.15 (0.13) |
| Wlamb-W | -0.22 (0.12) | -0.09 (0.11) | -0.04 (0.11) | -0.01 (0.12) | -0.03 (0.12) | -0.30 (0.15) | -0.15 (0.11) | -0.14 (0.12) |
| litterADG1m | -0.30 (0.12) | -0.21 (0.12) | -0.22 (0.12) | -0.11 (0.13) | -0.09 (0.13) | -0.34 (0.15) | -0.26 (0.11) | -0.21 (0.13) |
| litterADG2m | -0.15 (0.13) | -0.06 (0.12) | -0.00 (0.12) | 0.05 (0.12) | -0.06 (0.12) | -0.25 (0.16) | -0.13 (0.11) | -0.05 (0.13) |
| litterADG3m | -0.28 (0.16) | -0.22 (0.15) | -0.34 (0.14) | -0.27 (0.16) | -0.34 (0.15) | -0.30 (0.20) | -0.35 (0.14) | -0.32 (0.16) |
| litterSurv | -0.14 (0.24) | -0.21 (0.23) | 0.01 (0.23) | -0.04 (0.25) | -0.15 (0.25) | -0.57 (0.26) | -0.18 (0.25) | -0.37 (0.25) |
| Prolificacy | 0.04 (0.16) | 0.04 (0.15) | -0.07 (0.15) | -0.29 (0.15) | -0.38 (0.14) | 0.11 (0.20) | -0.01 (0.16) | -0.26 (0.14) |

¹BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid pregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = mid suckling; W = weaning; Wp = postweaning; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain for lambs in a same litter during the first, second, or third month; Wlitter = litter weight; Wlamb = mean of lamb weight in a litter; -W = at weaning; -B = at birth; correlations in bold are significant.

reproductive cost (i.e., homeostasis vs. homeorhesis theory, and conservative tactics; Bawman and Currie, 1980; Martin and Festa-Bianchet, 2010). Our results showing genetic relationships between BW changes and PERF traits in ewes are complementary to those reported by Walkom et al. (2014b) who suggested that ewes that are superior at maintaining their BW condition at weaning would maintain this superiority whatever the number of lambs reared.

Overall, the genetic correlations between BCS changes and ewe-rearing performances (Tables 7 and 8) were negative and

moderate for Wlitter-B, during the BR mobilization period from early pregnancy to weaning (-0.43). This means that the ewes that loose the most body condition over this period produce heavier litters at lambing. This is also consistent with the positive correlation found between BCS-M:Pa and Wlamb-B (0.34). In contrast to Walkom and Brown (2017), who reported moderate negative genetic correlations between weaning weight and BCS loss during suckling, we did not find any significant genetic correlation between BCS losses and milking ability (i.e., lamb growth). Negative correlations (-0.35 and -0.36) were observed,

Table 7. Genetic correlations (\pm SE) of BW variations between different physiological stages and the ewe rearing performance parameters¹

| Variable | BW-M:Pb | BW-Pb:W | BW-Pb:L | BW-L:Sa | BW-W:Wp | BW-W:M |
|-------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|--------------------|
| Wlitter-B | 0.37 (0.14) | -0.36 (0.14) | -0.36 (0.15) | -0.04 (0.19) | 0.17 (0.16) | 0.42 (0.15) |
| Wlamb-B | 0.20 (0.14) | -0.28 (0.14) | -0.01 (0.15) | -0.10 (0.18) | 0.24 (0.16) | 0.28 (0.15) |
| Wlitter-W | -0.11 (0.15) | -0.21 (0.14) | 0.42 (0.15) | -0.31 (0.18) | 0.27 (0.15) | 0.24 (0.15) |
| Wlamb-W | -0.09 (0.15) | -0.18 (0.14) | 0.43 (0.14) | -0.18 (0.19) | 0.23 (0.15) | 0.31 (0.14) |
| litterADG1m | -0.22 (0.16) | -0.29 (0.15) | 0.45 (0.16) | -0.46 (0.19) | 0.35 (0.16) | 0.37 (0.15) |
| litterADG2m | 0.09 (0.15) | -0.29 (0.14) | 0.01 (0.15) | 0.05 (0.19) | 0.25 (0.16) | 0.25 (0.16) |
| litterADG3m | -0.08 (0.20) | -0.13 (0.19) | 0.36 (0.19) | -0.32 (0.23) | -0.10 (0.21) | -0.25 (0.20) |
| litterSurv | -0.24 (0.31) | -0.04 (0.30) | 0.61 (0.26) | -0.72 (0.33) | 0.12 (0.31) | -0.02 (0.30) |
| Prolificacy | 0.28 (0.18) | -0.22 (0.18) | -0.62 (0.14) | 0.29 (0.23) | -0.08 (0.21) | 0.24 (0.19) |

¹BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid pregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = mid suckling; W = weaning; Wp = postweaning; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain for lambs in a same litter during the first, second, or third month; Wlitter = litter weight; Wlamb = mean of lamb weight in a litter; -W = at weaning; -B = at birth; correlations in bold are significant.

Table 8. Genetic correlations (\pm SE) of BCS variations between different physiological stages and the ewe rearing performance parameters¹

| Variable | BCS-M:Pa | BCS-Pa:W | BCS-Pa:L | BCS-L:Sa | BCS-W:Wp | BCS-W:M |
|-------------|--------------------|---------------------|---------------------|--------------|---------------------|---------------------|
| Wlitter-B | 0.34 (0.17) | -0.43 (0.13) | -0.42 (0.15) | -0.07 (0.20) | 0.16 (0.19) | 0.08 (0.19) |
| Wlamb-B | 0.34 (0.16) | 0.03 (0.14) | -0.14 (0.15) | 0.05 (0.19) | -0.35 (0.16) | -0.36 (0.17) |
| Wlitter-W | 0.25 (0.16) | -0.20 (0.14) | 0.07 (0.15) | -0.10 (0.20) | 0.11 (0.19) | 0.17 (0.17) |
| Wlamb-W | 0.25 (0.16) | -0.21 (0.14) | 0.09 (0.14) | -0.11 (0.19) | 0.14 (0.18) | 0.25 (0.16) |
| litterADG1m | 0.16 (0.17) | -0.18 (0.15) | 0.14 (0.15) | -0.08 (0.20) | 0.20 (0.19) | 0.33 (0.17) |
| litterADG2m | 0.27 (0.17) | -0.20 (0.14) | 0.07 (0.15) | -0.24 (0.19) | 0.16 (0.19) | 0.27 (0.17) |
| litterADG3m | 0.17 (0.22) | -0.23 (0.19) | -0.09 (0.20) | -0.05 (0.25) | 0.03 (0.24) | 0.04 (0.23) |
| litterSurv | -0.14 (0.31) | -0.06 (0.29) | 0.31 (0.26) | -0.24 (0.32) | -0.25 (0.32) | -0.62 (0.22) |
| Prolificacy | -0.03 (0.02) | -0.27 (0.17) | -0.36 (0.17) | 0.02 (0.24) | 0.18 (0.22) | 0.28 (0.21) |

¹BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid pregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = mid suckling; W = weaning; Wp = postweaning; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain for lambs in a same litter during the first, second, or third month; Wlitter = litter weight; Wlamb = mean of lamb weight in a litter; -W = at weaning; -B = at birth; correlations in bold are significant.

however, between the BCS changes during the BR accretion periods weaning-postweaning and weaning-mating and lamb BW at birth. Ewes recovering more body condition during this BR accretion period after mating would produce heavier lambs at lambing but the production of heavier lambs at birth would also be genetically linked with lower BR accretion before mating. This is consistent with the low genetic correlation between BR accretion at early pregnancy and BR accretion after weaning (Macé et al., 2018). Last but not least, consistently with the above results, moderate to high negative favorable genetic correlations between BW-Pb:L or BCS-Pa:L and prolificacy suggest that higher BR mobilization is genetically linked with higher prolificacy. However, these results do not align with the results of Walkom and Brown (2017) and Rose et al. (2014) who found that ewes who lost more weight during late pregnancy showed lower prolificacies.

In conclusion, we demonstrate in this study that the BR profiles of ewes can affect their rearing performances. Overall, the ewes' rearing performances varied between the different BR trajectories (clusters). Ewes with higher BCS profiles and marked body condition decreases (negative slope) and increases (positive slopes) during the BR mobilization and accretion phases, respectively, tended to show better rearing performances. These performances were heritable traits and genetically linked to some periods of BW and BCS changes. Our results argue that taking into consideration BR dynamics in future genetic selection programs aimed at improving ewe robustness may have an impact on ewe performances. Even if

our results warrant further research in other sheep populations and environments, increasing ewe robustness through BR management could considerably enhance rearing performances in constraining and challenging environments. Nevertheless, one must keep in mind that animal management and breeding should still be considered in view of present results and those from other teams; for example, Walkom et al. (2017) indicating that selection for condition at any time point will lead to more condition at all points and better reproduction.

Supplementary Data

Supplementary data are available at *Journal of Animal Science* online.

Literature Cited

- Bauman, D. E., and W. B. Currie. 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *J. Dairy Sci.* **63**: 1514–1529. doi:10.3168/jds.S0022-0302(80)83111-0.
- Borg, R. C., D. R. Notter, and R. W. Kott. 2009. Phenotypic and genetic associations between lamb growth traits and adult ewe body weights in western range sheep. *J. Anim. Sci.* **87**: 3506–3514. doi:10.2527/jas.2008-1622.
- Dumont, B., E. González-García, M. Thomas, L. Fortun-Lamothe, C. Ducrot, J. Y. Dourmad, and M. Tichit. 2014. Forty research issues for the redesign of animal production systems in the 21st century. *Animal*. **8**:1382–1393. doi:10.1017/S1751731114001281.

- Everett-Hincks, J. M., and N. G. Cullen. 2009. Genetic parameters for ewe rearing performance. *J. Anim. Sci.* **87**:2753–2758. doi:10.2527/jas.2008-0858.
- Gilmour, A. R., B. J. Gogel, B. R. Cullis, and R. Thompson. 2006. *ASReml User Guide Release 2.0*. VSN International Ltd., Hemel Hempstead, UK.
- González-García, E., V. Gozzo de Figureido, D. Foulquie, E. Jousserand, P. Autran, S. Camous, A. Tesniere, F. Bocquier, and M. Jouven. 2014. Circannual body reserve dynamics and metabolic profile changes in Romane ewes grazing on rangelands. *Domest. Anim. Endocrinol.* **46**:37–48. doi:10.1016/j.domaniend.2013.10.002.
- González-García, E., and D. Hazard. 2016. Growth rates of Romane ewe lambs and correlated effects of being mated as hoggets or two-tooth ewes on first offspring performance. *Livest. Sci.* **189**:63–69. doi:10.1016/j.livsci.2016.04.022.
- Macé, T., E. González-García, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquie, C. Robert-Granié, and D. Hazard. 2019. Intra-flock variability in the body reserve dynamics of meat sheep by analyzing BW and body condition score variations over multiple production cycles. *Animal*. **13**(9):1986–1998. doi:10.1017/S175173111800352X.
- Macé, T., E. González-García, J. Pradel, S. Parisot, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquie, and D. Hazard. 2018. Genetic analysis of robustness in meat sheep through body weight and body condition score changes over time. *J. Anim. Sci.* **96**:4501–4511. doi:10.1093/jas/sky318.
- Martin, J. G. A., and M. Festa-Bianchet. 2010. Bighorn ewes transfer the costs of reproduction to their lambs. *Am. Nat.* **176**:414–423. doi:10.1086/656267.
- Molénat, G., D. Foulquie, P. Autran, J. Bouix, D. Hubert, M. Jacquin, and B. Bibe. 2005. Pour un élevage ovin allaitant performant et durable sur parcours: un système expérimental sur le Causse du Larzac. *INRA Prod. Anim.* **18**(5): 323–338.
- Nielsen, H. M., N. C. Friggens, P. Løvendahl, J. Jensen, and K. L. Ingvarstsen. 2003. Influence of breed, parity, and stage of lactation on lactational performance and relationship between body fatness and live weight. *Liv. Prod. Sci.* **79**:119–133. doi:10.1016/S0301-6226(02)00146-X.
- Phocas, F., C. Belloc, L. Delaby, J. Y. Dourmad, C. Ducrot, B. Dumont, P. Ezanno, G. Foucras, E. González-García, S. Grasteau, et al. 2016a. Towards an agroecological management of ruminants, pigs and poultry through the development of sustainable breeding programs. I. Breeding goals and selection criteria. *Animal* **10** (11) 1749–1759. doi.org/10.1017/s175173111600092.
- Phocas, F., C. Belloc, J. Bidanel, L. Delaby, J. Y. Dourmad, B. Dumont, P. Ezanno, L. Fortun-Lamothe, G. Foucras, B. Frappat, et al. 2016b. Review: Towards the agroecological management of ruminants, pigs and poultry through the development of sustainable breeding programmes. II. Breeding strategies. *Animal* **10**:1760–1769. doi:10.1017/S1751731116001051.
- Rose, G., H. A. Mulder, J. H. van der Werf, A. N. Thompson, and J. A. van Arendonk. 2014. Genetic correlations between body weight change and reproduction traits in Merino ewes depend on age. *J. Anim. Sci.* **92**:3249–3257. doi:10.2527/jas.2013-7378.
- Russel, A. J. F., J. M. Doney, and R. G. Gunn. 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *J. Agric. Sci.* **72**:451–454. doi:10.1017/S0021859600024874.
- Smith, G. L., N. C. Friggens, C. J. Ashworth, and M. G. G. Chagunda. 2017. Association between body energy content in the dry period and post-calving production disease status in dairy cattle. *Animal* **11**:1590–1598. doi:10.1017/S1751731117000040.
- Snowder, G. D., and H. A. Glimp. 1991. Influence of breed, number of suckling lambs, and stage of lactation on ewe milk production and lamb growth under range conditions. *J. Anim. Sci.* **69**:923–930. doi:10.2527/1991.693923x.
- Torres-Hernandez, G., and W. Hohenboken. 1980. Relationships between ewe milk production and composition and preweaning lamb weight gain. *J. Anim. Sci.* **50**:597–603. doi:10.2527/jas1980.504597x.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, N. M. Fogarty, S. Hatcher, and W. S. Pitchford. 2014a. Season and reproductive status rather than genetics factors influence change in ewe weight and fat over time. 1. Analysis of crossbred ewes. *Anim. Prod. Sci.* **54**: 802–813. doi:10.1071/AN13247.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, N. S. I. Mortimer, and W. S. Pitchford. 2014b. Season and reproductive status rather than genetics factors influence change in ewe weight and fat over time. 3. Analysis of Merino ewes. *Anim. Prod. Sci.* **54**: 821–830. doi:10.1071/AN13249.
- Walkom, S. F., and D. J. Brown. 2017. Genetic evaluation of adult ewe bodyweight and condition: relationship with lamb growth, reproduction, carcass and wool production. *Anim. Prod. Sci.* **57**(1): 20–32. doi:10.1071/AN15091.

Journal of Animal Science

Supplementary materials

Title: Relationship between body reserve dynamics and rearing performances in meat ewes

Authors: T. Macé, D. Hazard, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, E. González-García

Corresponding author: Tiphaine Macé (tiphaine.mace@inra.fr)

Supplemental data 1. Phenotypic correlations (\pm SE) between BW (A) or BCS (B) at different physiological stages and the ewe rearing performance parameters.

A

| Variable | BW-M | BW-Pa | BW-Pb | BW-L | BW-Sa | BW-W | BW-Wp |
|-------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|
| Wlitter-B | 0.15 (0.03) | 0.17 (0.03) | 0.18 (0.03) | 0.20 (0.03) | 0.14 (0.03) | 0.10 (0.03) | 0.11 (0.03) |
| Wlamb-B | 0.17 (0.03) | 0.19 (0.03) | 0.19 (0.03) | 0.23 (0.03) | 0.17 (0.03) | 0.12 (0.03) | 0.13 (0.03) |
| Wlitter-W | 0.22 (0.02) | 0.21 (0.03) | 0.23 (0.03) | 0.26 (0.02) | 0.12 (0.03) | 0.14 (0.03) | 0.20 (0.03) |
| Wlamb-W | 0.25 (0.02) | 0.24 (0.03) | 0.25 (0.03) | 0.28 (0.02) | 0.16 (0.03) | 0.17 (0.03) | 0.21 (0.03) |
| litterADG1m | 0.21 (0.02) | 0.22 (0.03) | 0.24 (0.03) | 0.24 (0.02) | 0.20 (0.02) | 0.11 (0.03) | 0.16 (0.03) |
| litterADG2m | 0.24 (0.02) | 0.26 (0.02) | 0.26 (0.02) | 0.23 (0.02) | 0.18 (0.02) | 0.19 (0.02) | 0.23 (0.03) |
| litterADG3m | 0.09 (0.02) | 0.07 (0.02) | 0.08 (0.02) | 0.11 (0.02) | 0.11 (0.02) | 0.07 (0.02) | 0.04 (0.02) |
| litterSurv | -0.06 (0.02) | -0.04 (0.02) | -0.04 (0.02) | 0.01 (0.02) | -0.03 (0.02) | -0.00 (0.02) | -0.00 (0.02) |
| prolificacy | 0.05 (0.02) | 0.06 (0.03) | 0.12 (0.03) | -0.08 (0.02) | -0.07 (0.03) | -0.06 (0.02) | 0.01 (0.03) |

B

| Variable | BCS-M | BCS-Pa | BCS-Pb | BCS-L | BCS-Sa | BCS-Sb | BCS-W | BCS-Wp |
|-------------|---------------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Wlitter-B | -0.06 (0.03) | -0.02 (0.03) | 0.02 (0.03) | -0.01 (0.03) | -0.13 (0.02) | -0.12 (0.04) | -0.14 (0.03) | -0.11 (0.03) |
| Wlamb-B | -0.06 (0.02) | -0.02 (0.03) | 0.03 (0.03) | 0.02 (0.03) | -0.08 (0.03) | -0.13 (0.04) | -0.11 (0.03) | -0.10 (0.03) |
| Wlitter-W | -0.01 (0.02) | 0.03 (0.02) | 0.06 (0.02) | 0.06 (0.02) | -0.05 (0.02) | -0.17 (0.04) | -0.05 (0.02) | 0.03 (0.03) |
| Wlamb-W | -0.02 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.05 (0.02) | -0.03 (0.02) | -0.16 (0.04) | -0.04 (0.02) | 0.01 (0.03) |
| litterADG1m | -0.02 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.06 (0.02) | 0.05 (0.02) | -0.14 (0.03) | -0.11 (0.02) | -0.04 (0.03) |
| litterADG2m | -0.04 (0.02) | 0.00 (0.02) | -0.00 (0.02) | 0.00 (0.02) | 0.00 (0.02) | -0.07 (0.04) | -0.05 (0.02) | 0.02 (0.03) |
| litterADG3m | -0.01 (0.02) | -0.02 (0.02) | -0.02 (0.02) | -0.00 (0.02) | -0.03 (0.02) | -0.10 (0.03) | -0.09 (0.02) | -0.09 (0.02) |
| litterSurv | 0.04 (0.02) | 0.04 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.06 (0.02) | 0.02 (0.04) | -0.08 (0.02) | 0.06 (0.02) |
| prolificacy | 0.04 (0.03) | 0.01 (0.02) | -0.08 (0.03) | -0.32 (0.02) | -0.33 (0.02) | -0.00 (0.04) | -0.06 (0.03) | -0.20 (0.02) |

BCS = body condition score; BW = body weight; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid pregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = mid suckling; W = weaning; Wp = post-weaning; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain for lambs in a same litter during the first, second or third month; Wlitter = litter weight; Wlamb = mean of lamb weight in a litter; -W = at weaning; -B = at birth; correlations in bold are significant.

Supplemental data 2. Phenotypic correlations (\pm SE) for BW variations (A) or BCS variations (B) between different physiological stages and the ewe rearing performance parameters.

A

| Variable | BW-M:Pb | BW-Pb:W | BW-Pb:L | BW-L:Sa | BW-W:Wp | BW-W:M |
|-------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Wlitter-B | 0.13 (0.02) | -0.19 (0.02) | -0.11 (0.02) | -0.03 (0.02) | 0.03 (0.03) | 0.11 (0.03) |
| Wlamb-B | 0.01 (0.02) | -0.04 (0.02) | 0.19 (0.02) | -0.08 (0.02) | 0.04 (0.03) | 0.06 (0.03) |
| Wlitter-W | 0.09 (0.02) | -0.14 (0.02) | 0.06 (0.02) | -0.17 (0.02) | 0.07 (0.03) | 0.11 (0.03) |
| Wlamb-W | 0.08 (0.02) | -0.14 (0.02) | 0.06 (0.02) | -0.15 (0.02) | 0.07 (0.03) | 0.09 (0.03) |
| litterADG1m | 0.08 (0.02) | -0.18 (0.02) | 0.04 (0.02) | -0.06 (0.02) | 0.09 (0.02) | 0.10 (0.03) |
| litterADG2m | 0.09 (0.02) | -0.11 (0.02) | -0.07 (0.02) | -0.06 (0.02) | 0.05 (0.03) | 0.04 (0.03) |
| litterADG3m | 0.02 (0.02) | -0.00 (0.02) | 0.03 (0.02) | 0.03 (0.02) | -0.05 (0.02) | -0.01 (0.03) |
| litterSurv | 0.05 (0.02) | 0.07 (0.02) | 0.17 (0.02) | -0.07 (0.02) | 0.01 (0.03) | -0.06 (0.03) |
| prolificacy | 0.20 (0.02) | -0.36 (0.02) | -0.42 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.13 (0.03) |

B

| Variable | BCS-M:Pa | BCS-Pa:W | BCS-Pa:L | BCS-L:Sa | BCS-W:Wp | BCS-W:M |
|-------------|--------------------|---------------------|---------------------|---------------------|--------------------|---------------------|
| Wlitter-B | 0.01 (0.02) | -0.12 (0.02) | -0.05 (0.02) | -0.11 (0.02) | 0.01 (0.03) | 0.06 (0.03) |
| Wlamb-B | 0.06 (0.02) | -0.06 (0.02) | 0.09 (0.02) | -0.11 (0.02) | -0.01 (0.03) | 0.03 (0.03) |
| Wlitter-W | 0.06 (0.02) | -0.10 (0.02) | 0.03 (0.02) | -0.11 (0.02) | 0.09 (0.11) | 0.09 (0.03) |
| Wlamb-W | 0.05 (0.02) | -0.09 (0.02) | 0.02 (0.02) | -0.08 (0.02) | 0.07 (0.03) | 0.08 (0.03) |
| litterADG1m | 0.05 (0.02) | -0.11 (0.02) | 0.04 (0.02) | -0.05 (0.02) | 0.08 (0.02) | 0.11 (0.03) |
| litterADG2m | 0.05 (0.02) | -0.05 (0.02) | 0.00 (0.02) | -0.03 (0.02) | 0.08 (0.02) | 0.09 (0.03) |
| litterADG3m | -0.01 (0.02) | -0.06 (0.02) | 0.02 (0.02) | -0.05 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.02 (0.03) |
| litterSurv | 0.00 (0.02) | -0.03 (0.02) | 0.03 (0.02) | -0.04 (0.02) | -0.05 (0.03) | -0.11 (0.03) |
| prolificacy | -0.03 (0.02) | -0.16 (0.02) | -0.28 (0.02) | 0.03 (0.02) | 0.04 (0.02) | 0.11 (0.03) |

BCS = body condition score; BW = body weight; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = mid pregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = mid suckling; W = weaning; Wp = post-weaning; litterADG1/2/3m = mean of average daily gain for lambs in a same litter during the first, second or third month; Wlitter = litter weight; Wlamb = mean of lamb weight in a litter; -W = at weaning; -B = at birth; correlations in bold are significant.

Chapitre 3 : Etude du déterminisme génétique de la dynamique des réserves corporelles

PARTIE A : PARAMETRES GENETIQUES

Pour pouvoir sélectionner sur la dynamique des RC, il est aussi nécessaire que ce caractère soit héritable.

Les objectifs dans cette étude étaient à la fois d'estimer les paramètres génétiques de plusieurs caractères définissant la dynamique des RC chez les brebis et de comprendre les relations entre ces caractères.

Les paramètres génétiques ont donc été estimés pour les variations de NEC et les variations de PV sur huit stades physiologiques et pour les 1116 brebis déjà étudiées. Les variations de PV et de NEC sont calculées en réalisant une différence entre les niveaux mesurés à deux stades physiologiques, pendant la période de mobilisation (du milieu de gestation à la fin de l'allaitement) et la période de reconstitution des RC (du sevrage au début de gestation suivant).

Les héritabilités estimées sont faibles que ce soit pour les variations de poids ($h^2 = 0,13$ à $0,18$) ou pour les variations de NEC ($h^2 = 0,04$ à $0,16$). Les corrélations génétiques entre les différentes périodes de mobilisation ou les différentes périodes de reconstitution sont modérées à fortes (de $0,48$ à $0,91$). Il est aussi intéressant de noter qu'il existe des corrélations génétiques modérées à fortes (de $-0,36$ à $-0,75$) entre les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC.

Pour conclure, cette étude est la première à démontrer que les capacités de mobilisation et de reconstitution des RC sont hérissables et génétiquement liées, indiquant que les variations de PV et de NEC peuvent être sélectionnés pour améliorer cette composante de la robustesse des animaux.

Genetic analysis of robustness in meat sheep through body weight and body condition score changes over time¹

Tiphaine Macé,^{†,2} Eliel González-García,^{‡,*} Julien Pradel,^{||} Sara Parisot,^{||} Fabien Carrière,^{||}
Sebastien Douls,^{||} Didier Foulquié,^{||} and Dominique Hazard[†]

[†]INRA UMR1388 GENPHYSE, 31326 Castanet-Tolosan, France; [‡]SELMET, INRA, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, 34060 Montpellier, France; and ^{||}INRA UE321 La Fage, 12250 Roquefort-sur-soulzon, France

ABSTRACT: Animal robustness may be defined as a complex trait characterizing the ability of an individual to be adapted, productive and healthy under contrasted and fluctuating environmental situations. Such a trait is now considered an essential criterion in order to meet the more ambitious goals of farming sustainability. In ruminants, one of the key mechanisms via which robustness is expressed is the capacity to mobilize or restore body reserves (**BR**) to cope with the challenges of negative energy balances. The objectives of this work were as follows: 1) to estimate the genetic parameters related to BR dynamics in ewes over successive production cycles and 2) to investigate BR management relationships between different physiological stages. For this, historical individual BW and BCS data from 2,920 phenotyped ewes were used for genetic analysis. The changes in BW (Δ BW) and BCS (Δ BCS) over time were analyzed. Eight physiological stages were considered to investigate these changes over time: mating, early pregnancy, mid-pregnancy, lambing, early suckling, mid-suckling, weaning, and

postweaning. The estimated heritability were low for both Δ BW ($h^2 = 0.13$ to 0.18) and Δ BCS ($h^2 = 0.04$ to 0.16). Moderate to high positive genetic correlations (from 0.48 to 0.91) were obtained between BR mobilization phases and between BR accretion phases. Similarly, moderate to high negative genetic correlations (from -0.36 to -0.75) were estimated between the BR mobilization and accretion periods, suggesting that mechanisms driving BR mobilization and accretion processes were genetically correlated. This is the first study in ruminants that demonstrate that the extent and temporal changes in profiles of BR mobilization and accretion are heritable and genetically linked, indicating that such traits could be considered in genetic programs aimed at improving robustness. Nevertheless, further research is needed for a more comprehensive understanding of BR dynamics, notably by including other physiological parameters (i.e., metabolites and hormones) and additional information on the productive and reproductive life of the ewe.

Key words: body reserves, quantitative genetics, genetic determinism, heritability, Romane sheep

© The Author(s) 2018. Published by Oxford University Press on behalf of the American Society of Animal Science. All rights reserved. For permissions, please e-mail: journals.permissions@oup.com.

J. Anim. Sci. 2018.XX:XX–XX
doi: 10.1093/jas/sky318

¹The authors would like to thank the INRA Divisions of Animal Genetics and Animal Physiology and Livestock Systems for their financial support over the years in providing salaries, experimental costs, and computational facilities. The authors are indebted to all the staff of La Fage experimental

farm for animal management and care as well as for their key role in the experimental data collection.

²Corresponding author: tiphaine.mace@inra.fr

Received May 15, 2018.

Accepted August 1, 2018.

INTRODUCTION

In the future, breeding strategies will include more robust animals in order to improve the sustainability of farming systems (De La Torre et al., 2015; Friggens et al., 2017). It is expected that ruminants will depend more and more on grazing land in harsh environments, which will expose them to more uncertain feed resources due to the unpredictability of the production environment (O'Mara, 2012). Therefore, improving the individual biological capacities of adaptation to such environments is a priority. In that regard, an optimal management of body reserves (**BR**; i.e., lipid mobilization and accretion processes), an indicator of individual metabolic plasticity (Friggens et al., 2004; Blanc et al., 2006), is considered a relevant trait for these purposes (Phocas et al., 2016). The combined measurement of the **BCS** and **BW** has been used in previous studies to analyze the genetic variability of body condition (Edmonson et al., 1989; Arango et al., 2002; Safari et al., 2005; Gizaw et al., 2007; Shackell et al., 2011). The genetic determinism of **BCS**, however, has only been investigated using single time-point measurements. In the present study, we propose to use variations of **BW** and **BCS** over time (i.e., gain or loss of **BW** and **BCS** at key physiological stages) to assess **BR** in a dynamic management perspective while studying its genetic determinism over successive productive cycles with a multitrait approach. Such variations of **BW** and **BCS** reflect the biological ability of the ewe to use **BR**, more or less efficiently, when facing alternating situations (challenges) leading to positive or negative energy balances. To develop this approach, which to the best of our knowledge has not been addressed in previous work, we used historical **BW** and **BCS** data (2002 to 2015) recorded longitudinally in Romane meat ewes reared under extensive rangeland conditions. Our objectives were as follows: 1) to analyze, by assessing **BW** (Δ **BW**) and **BCS** (Δ **BCS**) changes over time, the genetic components of **BR** dynamics in ewes over successive production cycles and 2) to investigate potential relationships between the **BR** dynamics and different physiological stages. We hypothesized the existence of the genetic determinism of **BR** dynamics in sheep as well as related effects between stages and productive cycles.

MATERIALS AND METHODS

Animals and Experimental Farming System

The experiments described here fully comply with applicable legislation on research involving animal subjects in accordance with the European

Union Council directive (2010/63/UE). The researchers carrying out the experiments were certified by the relevant French governmental authority. All experimental procedures were approved and performed under the guidelines for the care and use of experimental animals stated in the ethics policy of the French Ministry of Agriculture.

The experimental animals were *Romane* sheep, a composite line obtained from *Romanov* and *Berrichon du Cher* breeds (Ricoardeau et al., 1992). The ewes were reared exclusively outdoor on about 280 ha of rangelands at the INRA Experimental Farm *La Fage* in a flock comprising 250 reproductive females (*Causse du Larzac* 43°54'54.52"N; 3°05'38.11"E; approximately 800 m.a.s.l, Roquefort-sur-Soulzon, Aveyron, south of France). The rangeland is on a limestone plateau and is composed of about 25% shrubs and 75% grass such as *Bromus erectus*, *Stipa pennata*, *Carex humilis*, and *Festuca duriscola*. The rangeland of this farm is divided into "native" (nonfertilized) and fertilized paddocks used during the spring (from lambing to weaning; Molénat et al., 2005). From 2002 to 2015, the average annual temperature was 9.8 °C and the average annual precipitation was 910 mm. During the summer, which is hot and dry (average temperature of 17.8 °C and average rainfall for the season of 142 mm, from June to August), the grass stops growing and regreens in the beginning of autumn. In the winter (average temperature of 2.14 °C and average rainfall of 183 mm, from December to February), the flock is supplemented with hay or silage. Further details regarding the climatic conditions and overall management practices established in this system were reported by Molénat et al. (2005), González-García et al. (2014), and González-García and Hazard (2016).

Before 2010, females were mated at 7 or 19 mo of age depending on their **BW**. After 2010, all first matings were performed at 19 mo old. Mating occurred in the autumn to obtain a peak of lambing at the beginning of spring (usually mid-April; González-García et al., 2014). Romane ewes produced on average 2.2 live lambs per lambing in the period comprised for this study. Lambs were weaned at approximately 2.5 mo (i.e., 75 d). In these experimental conditions, the culling rate considered an annual replacement of 30% of the ewes.

Historical Data and Variables

The **BW** and **BCS** measurements used in this study were collected regularly during each female's productive cycle according to a physiological stage schedule. A maximum of 2,920 records per trait were

registered over a 14-yr period (2002 to 2015) with 1,146 females in cycle 1 (i.e., first production cycle, from first to second mating), 1,068 in cycle 2, and 707 in cycle 3 and more. To assess BCS, the original grid described by Russel et al. (1969) was used and subdivided into a 1/10 scale, i.e., a scale from 1 to 5 with 0.1 increments. The BCS measurements were performed by the 2 same operators throughout the entire 14-yr period of this study, with regular training sessions for adjustments and calibration. All measurements were recorded in the Geedoc database (<https://germinal.toulouse.inra.fr/~mcbatut/GEEDOC/>) as well as other additional pedigree information and animal production performance data.

To analyze individual performances related to BR mobilization or accretion, the differences in BW or BCS between 2 physiological stages were calculated and used for interpretation as follows:

$$BW_{i-j} = BW_j - BW_i [I]; \quad BCS_{i-j} = BCS_j - BCS_i [I]$$

where i and j are 2 successive physiological stages.

The intervals were chosen considering key physiological stages which represented periods of BR mobilization and accretion throughout a typical production cycle. Three intervals were defined in

the BR mobilization period: 1) difference between mid-pregnancy (Pb; 80 ± 14 days after mating [DAM], in January) for BW or early pregnancy for BCS (Pa; 40 ± 15 DAM, in December) and lambing (L; 160 ± 16 DAM, in April) (**BW-Pb:L**; **BCS-Pa:L**); 2) difference between lambing and early suckling (Sa; 190 ± 14 DAM, in April) (**BW-L:Sa**; **BCS-L:Sa**); and 3) difference between pregnancy and weaning (W; 250 ± 16 DAM, in June) (**BW-Pb:W**; **BCS-Pa:W**). Three intervals were also defined for the BR accretion period: 1) difference between mating (M; 15 d before mating, in November) and pregnancy (**BW-M:Pb**; **BCS-M:Pa**); 2) difference between weaning and postweaning (Wp; 310 ± 12 DAM, in August) (**BW-W:Wp**; **BCS-W:Wp**); and 3) difference between W and M (**BW-W:M**; **BCS-W:M**) (Figure 1). These intervals were selected in order to illustrate short- and long-term variations of BW and BCS during the BR mobilization or accretion periods throughout each productive cycle.

Descriptive Statistics

Deviations from normality were inspected using the UNIVARIATE procedure of SAS (version 9.4;

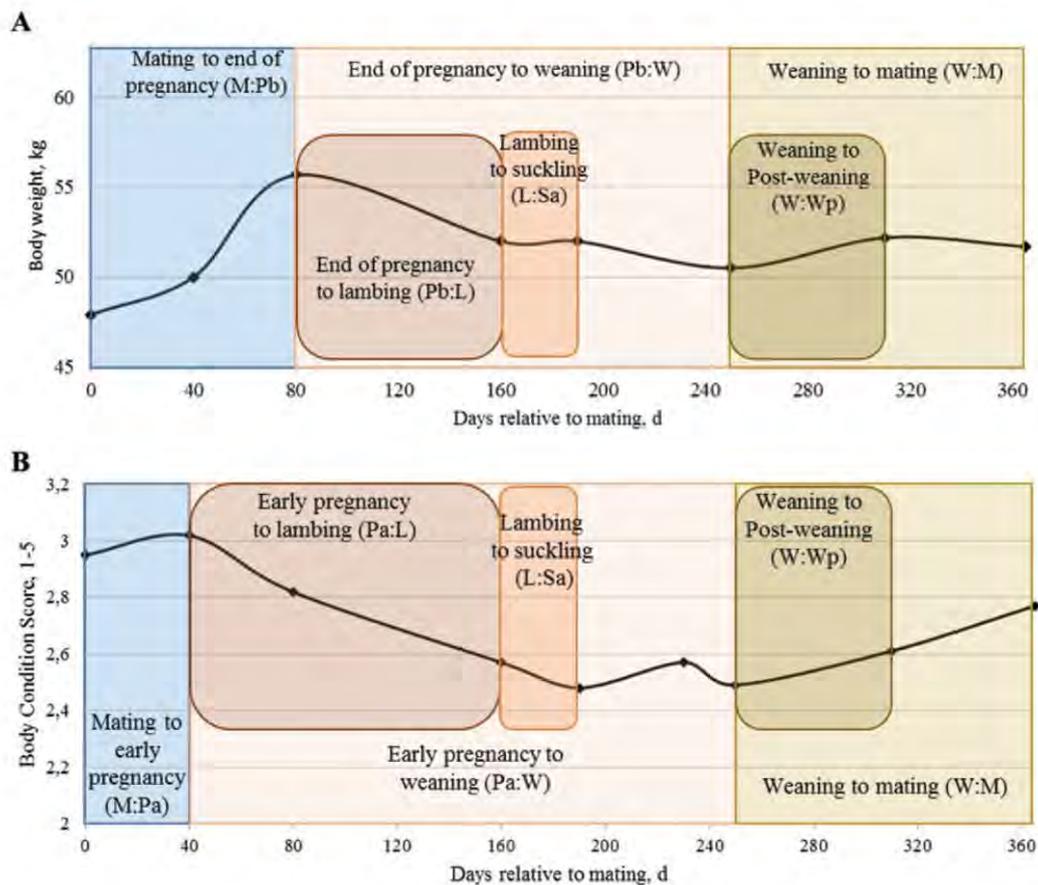


Figure 1. Average of body weight (A) and body condition score (B) over a productive cycle. Values are raw means for all ewes and parities involved in the study and for each time point. Each color represents a specific period defined to estimate variation of BW or BCS.

SAS Institute Inc., Cary, NC). None of the variables were transformed given a major deviation from normality was not observed. Analyses of variance taking into account the repeated measures (MIXED procedure of SAS) were used to test the relevant effects and interactions in order to determine factors of variation for BW and BCS. These analyses resulted in the identification of the following significant fixed effects: the Age at first lambing and the Parity of the ewe, the Litter size, and the Year of measurement. The Age effect took into account ewes lambing for the first time at 1 or 2 yr old (classes 1 and 2, respectively). The Parity effect took into account first, second, and third or more lambing (classes 1, 2, and 3, respectively). The Litter effect was classified according to the number of lambs born that remained with the dam during the S stage (i.e., class 1, singletons from L until W; class 2, ewes lambing twins and suckling one; class 3, ewes lambing and suckling twins; and class 4, ewes lambing and suckling more than 2 lambs). The litter effect considered only the litter of the corresponding cycle and not of the previous cycle. Finally, 14 yr were analyzed. The first-order interactions between Age \times Litter and Parity \times Litter were tested. An effect was considered significant if $P < 0.05$.

Genetic Analyses

The variance components for Δ BW and Δ BCS were estimated by restricted maximum-likelihood methodology applied to an animal model using ASREML 1.0 software (Gilmour et al., 2001). Age, Parity, Litter, and Year were considered as fixed effects. Random effects included additive genetic and permanent environmental effects of the ewe. Analyses assumed a repeatability model with measurements across productive cycles considered to be the same traits with constant variances. The following animal mixed model was fitted as follows:

$$y = X\beta + Z_a a + W_c c + e \quad [\text{II}]$$

where y is the vector of observations corresponding to the trait(s) in the analysis; β is the vector of fixed effects; and a and c are the vectors of random ewe additive genetic and permanent environmental effects with incidence matrices X , Z_a , and W_c , respectively, and e is the vector of residual effects. The following (co)variance structure of random effects was assumed as follows:

$$\text{Var} \begin{bmatrix} a \\ c \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_a \otimes \mathbf{A} & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{P}_c \otimes \mathbf{I} & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{R} \otimes \mathbf{I} \end{bmatrix}$$

where \mathbf{G}_a is a (co)variance matrix for direct additive genetic effects; \mathbf{A} is the numerator relationship matrix; \mathbf{P}_c is a (co)variance matrix for the ewe permanent environmental effects; \mathbf{R} is a (co)variance matrix for residual effects; \mathbf{I} are identity matrices of appropriate size; and \otimes is the direct matrix product.

Univariate analyses were performed to estimate variances for each trait. Bivariate analyses were performed to estimate genetic and phenotypic correlations between traits. Variance estimates in the 2-trait analyses were very similar to those from single-trait analyses. From the variance components, 3 parameters were defined as follows: 1) heritability or proportion of total phenotypic variance attributed to the additive genetic effect, $h^2 = \sigma_a^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2)$; 2) proportion of total phenotypic variance attributed to the permanent environmental effect, $c^2 = \sigma_c^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2)$; and 3) proportion of total phenotypic variance attributed to the residual effect, $e^2 = \sigma_e^2 / (\sigma_a^2 + \sigma_c^2 + \sigma_e^2)$. In addition, repeatability (r) was defined as the sum of h^2 and c^2 .

RESULTS

Biological and Year of Measurement Effects

The differences in BW and BCS, Δ BW and Δ BCS, respectively, calculated for the 1,146 ewes over several productive cycles were significantly affected by the Parity and the Age at first lambing of the ewe, the Litter and the Year (Table 1). These fixed factors had significant ($P < 0.01$) effects on Δ BW, except for Age over the BW-W:Wp period. Globally, a significant ($P < 0.01$) increase in the BW loss was observed for BW-Pb:W, BW-Pb:L and a decrease in the BW loss was observed for BW-L:Sa between parities 1 and 2. An increase was also observed in the BW gain for BW-M:Pb and BW-W:M with parity, whereas a decrease was observed for the BW gain during BW-W:Wp (Table 2). Similarly, the BCS loss observed for BCS-Pa:W and BCS-Pa:L decreased with parity, whereas an increase was observed in the BCS gain for BCS-M:Pa between parities 1 and 2. A decrease in the BCS gain was observed with parity for BCS-W:M and for BCS-W:Wp between parities 2 and 3, and parity had no effect for the period BCS-L:Sa. The Litter effect was significant ($P < 0.001$) for all the Δ BCSs evaluated, except for BCS-M:Pa (Table 1). Overall, greater BW gain for the physiological periods BW-M:Pb, BW-W:Wp, and BW-W:M and greater BW loss for BW-Pb:W and BW-Pb:L were observed for larger litter sizes (Table 2). On the contrary, the Litter effect on Δ BW

Table 1. Effects of the ewes' parity and age at first lambing, the litter size, and the year of measurement on the average BW and BCS changes over successive physiological stages

| Variable | <i>n</i> | Mean ¹ (SD) | Parity | Litter size | Age at first lambing | Year |
|----------|----------|------------------------|--------|-------------|----------------------|------|
| BW-M:Pb | 2663 | 8.23 (4.68) | *** | *** | *** | *** |
| BW-Pb:W | 2627 | -5.74 (6.66) | *** | *** | *** | *** |
| BW-Pb:L | 2598 | -3.33 (5.45) | *** | *** | *** | *** |
| BW-L:Sa | 2717 | 0.02 (4.08) | ** | *** | *** | *** |
| BW-W:Wp | 2078 | 0.92 (4.05) | *** | *** | NS | *** |
| BW-W:M | 1388 | 4.13 (4.32) | *** | *** | *** | *** |
| BCS-M:Pa | 2706 | 0.12 (0.21) | ** | NS | *** | *** |
| BCS-Pa:W | 2698 | -0.43 (0.27) | *** | *** | *** | *** |
| BCS-Pa:L | 2920 | -0.32 (0.26) | *** | *** | *** | *** |
| BCS-L:Sa | 2811 | -0.11 (0.21) | NS | *** | *** | *** |
| BCS-W:Wp | 1889 | 0.11 (0.21) | ** | *** | *** | *** |
| BCS-W:M | 1320 | 0.25 (0.23) | *** | *** | *** | *** |

¹BW variation (kg) and BCS variation (points).

n = number of records; SD = standard deviation; NS = nonsignificant; BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = midpregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = midsuckling; W = weaning; Wp = postweaning.

Table 2. Changes in body weight (Δ BW, kg) and body condition score (Δ BCS, points) as a function of the physiological stage, parity, litter size, and age at first lambing of the ewes

| Variable | Parity | | | Litter size | | | | Age at first lambing | |
|--------------|--------|-------|---------|-------------|-------|-------|---------|----------------------|-------|
| | 1 | 2 | 3 and + | 1 | 2 | 3 | 4 and + | 1 | 2 |
| <i>n</i> (%) | 39 | 36 | 25 | 20 | 44 | 28 | 8 | 46 | 54 |
| BW-M:Pb | 7.32 | 7.83 | 8.81 | 7.00 | 8.38 | 7.80 | 8.85 | 8.33 | 7.62 |
| BW-Pb:W | -3.7 | -6.20 | -8.49 | -2.83 | -5.31 | -7.19 | -9.25 | -4.64 | -7.65 |
| BW-Pb:L | -0.85 | -2.70 | -4.33 | 0.01 | -3.2 | -2.12 | -5.31 | -1.36 | -3.89 |
| BW-L:Sa | -0.39 | 0.14 | 0.00 | 0.49 | 0.50 | -0.32 | -0.02 | 0.46 | -0.13 |
| BW-W:Wp | 2.05 | 1.17 | 1.03 | 1.10 | 1.44 | 1.91 | 1.95 | 1.46 | 1.75 |
| BW-W:M | 4.60 | 4.91 | | 3.74 | 4.11 | 5.37 | 5.79 | 5.28 | 4.23 |
| BCS-M:Pa | 0.09 | 0.17 | 0.17 | 0.14 | 0.12 | 0.15 | 0.15 | 0.12 | 0.16 |
| BCS-Pa:W | -0.52 | -0.40 | -0.40 | -0.34 | -0.41 | -0.49 | -0.54 | -0.42 | -0.48 |
| BCS-Pa:L | -0.39 | -0.27 | -0.26 | -0.18 | -0.33 | -0.29 | -0.40 | -0.29 | -0.33 |
| BCS-L:Sa | -0.09 | -0.10 | -0.12 | -0.08 | -0.06 | -0.16 | -0.12 | -0.09 | -0.12 |
| BCS-W:Wp | 0.09 | 0.12 | 0.10 | 0.07 | 0.09 | 0.12 | 0.11 | 0.07 | 0.13 |
| BCS-W:M | 0.22 | 0.18 | | 0.14 | 0.17 | 0.24 | 0.25 | 0.16 | 0.24 |

Data (Least squares means) are expressed in kg of BW changes and points of BCS changes (based on the scale of Russel et al. (1969)).

n = number of records in percentage; . = no data; BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = midpregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = midsuckling; W = weaning; Wp = postweaning.

was much lower for BW-L:Sa. The same tendencies were observed for Δ BCS. Regarding the Age effect, the weight gain over the BW-W:M and BW-M:Pb periods decreased with the increase of age at first lambing, whereas the weight loss during BW-Pb:W and BW-Pb:L increased. For BW-L:Sa period, BW gain was observed for ewes that lambed at 1 yr old and weight loss was observed for ewes that lambed at 2 yr old. Regarding Δ BCS, the BCS gain observed over the BCS-M:Pa, BCS-W:Wp, and BCS-W:M periods increased with the increase of age at first lambing. The BCS loss for BCS-Pa:W, BCS-Pa:L, and BCS-L:Sa periods was slightly higher in ewes lambing at 2 yr old than in ewes lambing at 1 yr old.

The Year effect was always highly significant ($P < 0.001$), whatever the physiological stage. The first-order interactions between the fixed effects considered here were not significant.

Heritabilities and Genetic Correlations

Estimates of variance components for Δ BW and Δ BCS are presented in Table 3. Direct heritabilities for Δ BW and Δ BCS ranged between 0.04 ± 0.02 and 0.18 ± 0.04 . The highest heritabilities were found for BW-W:Wp (0.18 ± 0.04), BW-Pb:L (0.17 ± 0.03), and BW-W:M (0.17 ± 0.03), whereas the lowest heritability values were obtained for BCS-L:Sa

(0.04 ± 0.02) and BCS-M:Pa (0.07 ± 0.02). Low heritabilities were found for BCS-Pa:W (0.16 ± 0.03) and BW-M:Pb (0.16 ± 0.03). Estimates for the fraction of permanent environmental variance were null except for BW-M:Pb, BW-Pb:W, and BCS-L:Sa. Repeatability estimates ranged from 0.08 ± 0.02 to 0.17 ± 0.02 for BCS-L:Sa and BCS-Pa:W, respectively. For ΔBW , repeatability estimates varied from 0.17 ± 0.03 to 0.21 ± 0.02 for BW-Pb:L and BW-M:Pb, respectively. Phenotypic variance was high for BW-Pb:W, BW-Pb:L, BW-W:M, BCS-Pa:W, and BCS-Pa:L, and lower for BW-M:Pb, BW-W:Wp, BW-W:M, BCS-M:Pa, BCS-W:Wp, and BCS-W:M periods (Table 3).

Regarding ΔBW , high negative genetic correlations were found between BW-Pb:W and BW-W:Wp, and BW-Pb:L and BW-L:Sa (Tables 4 and 5). Moderate negative genetic correlations were found between BW-M:Pb and BW-W:Wp, BW-M:Pb and BW-W:M, BW-Pb:W and BW-W:M, and BW-L:Sa and BW-W:M, respectively. A moderate positive genetic correlation was found between BW-Pb:W and BW-L:Sa, and a high positive genetic correlation was found between BW-W:Wp and BW-W:M. Phenotypic correlations followed the same tendencies as genetic correlations but with lower values. The highest positive phenotypic correlation was found between BW-W:Wp and

Table 3. Estimates (\pm standard errors) of variance components, heritability, and repeatability for BW and BCS changes

| Variable | h^2 | c^2 | e^2 | R | σ_p^2 |
|----------|-------------|-------------|-------------|-------------|---------------|
| BW-M:Pb | 0.16 (0.03) | 0.05 (0.03) | 0.79 (0.02) | 0.21 (0.02) | 9.13 (0.27) |
| BW-Pb:W | 0.13 (0.03) | 0.06 (0.03) | 0.81 (0.03) | 0.19 (0.03) | 15.57 (0.46) |
| BW-Pb:L | 0.17 (0.03) | 0.00 (0.03) | 0.83 (0.02) | 0.17 (0.03) | 17.80 (0.54) |
| BW-L:Sa | 0.13 (0.03) | 0.01 (0.02) | 0.86 (0.02) | 0.14 (0.02) | 15.26 (0.44) |
| BW-W:Wp | 0.18 (0.04) | 0.03 (0.03) | 0.79 (0.03) | 0.21 (0.03) | 6.95 (0.23) |
| BW-W:M | 0.17 (0.03) | 0.00 (0.00) | 0.83 (0.04) | 0.17 (0.04) | 10.28 (0.40) |
| BCS-M:Pa | 0.07 (0.02) | 0.00 (0.02) | 0.92 (0.02) | 0.08 (0.02) | 0.041 (0.001) |
| BCS-Pa:W | 0.16 (0.03) | 0.02 (0.03) | 0.83 (0.02) | 0.17 (0.02) | 0.056 (0.002) |
| BCS-Pa:L | 0.10 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.88 (0.02) | 0.12 (0.02) | 0.055 (0.001) |
| BCS-L:Sa | 0.04 (0.02) | 0.04 (0.02) | 0.92 (0.02) | 0.08 (0.02) | 0.030 (0.001) |
| BCS-W:Wp | 0.10 (0.03) | 0.01 (0.03) | 0.89 (0.03) | 0.11 (0.03) | 0.032 (0.001) |
| BCS-W:M | 0.10 (0.04) | 0.01 (0.05) | 0.89 (0.05) | 0.11 (0.05) | 0.039 (0.002) |

h^2 = heritability; c^2 = proportion of total phenotypic variance due to ewe permanent environmental effect; e^2 = proportion of total phenotypic variance due to temporary environmental effects; r = repeatability; σ_p^2 = total phenotypic variance; BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = midpregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = midsuckling; W = weaning; Wp = postweaning.

Table 4. Genetic and phenotypic correlations (\pm standard errors) for BW changes

| Variable | BW-M:Pb | BW-Pb:W | BW-Pb:L | BW-L:Sa | BW-W:Wp | BW-W:M |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BW-M:Pb | – | –0.17 (0.15) | –0.16 (0.14) | 0.18 (0.15) | –0.45 (0.14) | –0.37 (0.16) |
| BW-Pb:W | –0.47 (0.02) | – | 0.03 (0.16) | 0.48 (0.16) | –0.68 (0.11) | –0.50 (0.14) |
| BW-Pb:L | –0.37 (0.02) | 0.51 (0.02) | – | –0.63 (0.10) | 0.03 (0.15) | –0.03 (0.16) |
| BW-L:Sa | –0.03 (0.02) | 0.16 (0.02) | –0.37 (0.02) | – | –0.30 (0.16) | –0.36 (0.17) |
| BW-W:Wp | –0.04 (0.02) | –0.45 (0.02) | –0.06 (0.03) | –0.10 (0.02) | – | 0.91 (0.06) |
| BW-W:M | –0.03 (0.03) | –0.43 (0.02) | –0.05 (0.03) | –0.10 (0.03) | 0.68 (0.01) | – |

Table 5. Genetic and phenotypic correlations (\pm standard errors) for BCS changes

| Variable | BCS-M:Pa | BCS-Pa:W | BCS-Pa:L | BCS-L:Sa | BCS-W:Wp | BCS-W:M |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BCS-M:Pa | – | –0.52 (0.13) | –0.44 (0.15) | –0.27 (0.26) | –0.02 (0.23) | –0.32 (0.22) |
| BCS-Pa:W | –0.47 (0.02) | – | 0.70 (0.09) | 0.52 (0.19) | –0.62 (0.14) | –0.75 (0.14) |
| BCS-Pa:L | –0.45 (0.02) | 0.61 (0.01) | – | 0.01 (0.23) | –0.39 (0.19) | –0.56 (0.22) |
| BCS-L:Sa | –0.00 (0.02) | 0.14 (0.02) | –0.34 (0.02) | – | –0.47 (0.25) | –0.58 (0.21) |
| BCS-W:Wp | –0.00 (0.02) | –0.42 (0.02) | –0.04 (0.02) | –0.03 (0.02) | – | 0.57 (0.17) |
| BCS-W:M | 0.01 (0.03) | –0.43 (0.02) | –0.10 (0.03) | –0.03 (0.03) | 0.55 (0.02) | – |

Phenotypic correlations below the diagonal; genetic correlations above the diagonal; BW: Body Weight; BCS: Body Condition Score; M: Mating; Pa: Early pregnancy; Pb: Mid-pregnancy; L: Lambing; Sa: Early suckling; Sb: Mid-suckling; W: Weaning; Wp: Post-weaning.

BW-W:M, whereas the highest negative phenotypic correlation was observed between BW-M:Pb and BW-Pb:W.

Regarding Δ BCS, high negative genetic correlations were found between BCS-Pa:W and BCS-W:Wp, BCS-Pa:W and BCS-W:M, BCS-Pa:L and BCS-W:M, and BCS-L:Sa and BCS-W:M, respectively (Tables 4 and 5). Moderate negative genetic correlations were found between BCS-M:Pa and BCS-Pa:W, BCS-M:Pa and BCS-Pa:L, BCS-Pa:L and BCS-W:Wp, and BCS-L:Sa and BCS-W:Wp, respectively. A moderate positive genetic correlation was found between BCS-Pa:W and BCS-L:Sa. High positive genetic correlations were found between BCS-Pa:W and BCS-Pa:L, and BCS-W:Wp and BCS-W:M. Phenotypic correlations followed the same tendencies as genetic correlations but with lower values. The highest positive phenotypic correlation was found between BCS-Pa:W and BCS-Pa:L, whereas the highest negative phenotypic correlation was found between BCS-Pa:W and BCS-W:M.

When considering the correlations between Δ BW and Δ BCS, a high negative genetic correlation was observed between BCS-Pa:W and BW-W:Wp (Tables 6 and 7). Moderate negative genetic correlations were observed between BCS-Pa:W and BW-W:M, BCS-Pa:L and BW-W:Wp, BCS-L:Sa and BW-W:Wp, BCS-W:Wp and BW-L:Sa, BCS-W:M and BW-Pb:W, and BCS-W:M and BW-Pb:L, respectively. Moderate positive genetic correlations were observed between BCS-M:Pa and BW-M:Pb, BCS-Pa:W and BW-Pb:W, BCS-Pa:W and BW-L:Sa, BCS-Pa:L and BW-Pb:L, and BCS-W:Wp and

BW-W:Wp, respectively. High positive genetic correlations were observed between BCS-W:Wp and BW-W:M, BCS-W:M and BW-W:Wp, and BCS-W:M and BW-W:M. Phenotypic correlations followed the same tendencies as genetic correlations but with lower values. The highest positive phenotypic correlation was observed between BCS-Pa:W and BW-Pb:W, whereas the highest negative phenotypic correlation was found between BCS-Pa:W and BW-W:M.

DISCUSSION

The BR management over time, named BR dynamics (i.e., biological ability to mobilize and restore BR over time) in the present study, is presently considered as an interesting biological component to include in current and future animal breeding programs to increase robustness in ruminants, in order to improve the sustainability of livestock systems (De La Torre et al., 2015; Phocas et al., 2016; Friggens et al., 2017). This can be applied for systems with a wide range of farming environments and is particularly beneficial to those having to cope for instance with important fluctuations in feed resources.

In this study, we confirmed our global hypothesis regarding the existence of genetic determinism for Δ BW and Δ BCS in sheep.

Overall BR Dynamics

Combined BCS and BW measurements are considered to be typical and relatively easily

Table 6. Genetic correlations (\pm standard errors) between BW and BCS changes

| Variables | BW-M:Pb | BW-Pb:W | BW-Pb:L | BW-L:Sa | BW-W:Wp | BW-W:M |
|-----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BCS-M:Pa | 0.46 (0.16) | -0.25 (0.19) | 0.02 (0.18) | -0.01 (0.19) | 0.30 (0.18) | 0.03 (0.20) |
| BCS-Pa:W | 0.01 (0.14) | 0.54 (0.12) | 0.19 (0.14) | 0.29 (0.15) | -0.73 (0.11) | -0.46 (0.15) |
| BCS-Pa:L | 0.19 (0.16) | 0.20 (0.16) | 0.31 (0.14) | 0.12 (0.16) | -0.48 (0.14) | -0.32 (0.17) |
| BCS-L:Sa | -0.14 (0.23) | 0.09 (0.24) | -0.09 (0.23) | 0.18 (0.23) | -0.40 (0.21) | -0.11 (0.25) |
| BCS-W:Wp | -0.18 (0.18) | -0.44 (0.19) | -0.26 (0.17) | -0.40 (0.19) | 0.37 (0.18) | 0.58 (0.17) |
| BCS-W:M | -0.38 (0.24) | -0.52 (0.19) | -0.37 (0.18) | -0.32 (0.22) | 0.60 (0.18) | 0.68 (0.16) |

Table 7. Phenotypic correlations (\pm standard errors) between BW and BCS changes

| Variables | BW-M:Pb | BW-Pb:W | BW-Pb:L | BW-L:Sa | BW-W:Wp | BW-W:M |
|-----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BCS-M:Pa | 0.12 (0.02) | -0.04 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.00 (0.02) | 0.08 (0.02) | 0.05 (0.03) |
| BCS-Pa:W | -0.00 (0.02) | 0.36 (0.02) | 0.17 (0.02) | -0.08 (0.02) | -0.20 (0.02) | -0.21 (0.03) |
| BCS-Pa:L | 0.02 (0.02) | 0.22 (0.02) | 0.31 (0.02) | 0.03 (0.02) | -0.12 (0.02) | -0.12 (0.03) |
| BCS-L:Sa | -0.05 (0.02) | 0.10 (0.02) | -0.01 (0.02) | 0.14 (0.02) | -0.02 (0.02) | -0.03 (0.03) |
| BCS-W:Wp | -0.03 (0.02) | -0.07 (0.03) | -0.06 (0.03) | -0.05 (0.02) | 0.24 (0.02) | 0.14 (0.03) |
| BCS-W:M | -0.04 (0.03) | -0.14 (0.03) | -0.08 (0.03) | -0.04 (0.03) | 0.22 (0.03) | 0.26 (0.03) |

BW = body weight; BCS = body condition score; M = mating; Pa = early pregnancy; Pb = midpregnancy; L = lambing; Sa = early suckling; Sb = midsuckling; W = weaning; Wp = postweaning.

monitored parameters to describe the level of BR in sheep (Thorup et al., 2012; Brown et al., 2015; Morel et al., 2016; Puillet and Martin, 2017). Very few studies, however, are available in the literature regarding BR dynamics over complete and successive production cycles. To investigate the genetic determinism of BR dynamics using a multitrait approach, we defined several time periods based on key physiological stages over a representative production cycle. These periods were also defined in order to assess ewes' ability to mobilize and to restore BR over time and to take into account the maximal amplitude and/or slopes of BR variations.

Overall, in our experimental conditions, BR accretion was observed from weaning to early pregnancy. The increase in ΔBW and ΔBCS during the postweaning period is probably due to a decrease in the ewes' energy requirements. The increase in ΔBW during early pregnancy is most probably related to the anabolism of pregnancy combined with the onset of fetus growth (Bauman and Currie, 1980), but also to the favorable herbage availability and quality on the rangeland at this season of the year (González-García et al., 2014). The BR mobilization was observed from midpregnancy to weaning in our conditions even if a slight, brief increase in BR was observed after early suckling, followed by a decrease in BR at midsuckling. The decrease in BR during pregnancy and suckling is likely due to the known negative energy balance of this physiological stage. The progressive increase in the nutrient requirements of the dam, to support fetus growth and development during pregnancy and then milk production after lambing, contrasts with the linear decrease in the physical intake capacity as pregnancy progresses and the physiological incapacity of the female to meet the peak in nutrient and energy demand that occurs during the first weeks after parturition (Nielsen et al., 2003; Smith et al., 2017).

The biological factors that have an effect on BR changes are similar to those affecting body condition measured at single time point (María and Ascaso, 1999; González-García et al., 2014, 2015). Concerning the litter effect, an overall increase in BR mobilization could be observed via ΔBW and ΔBCS measurements as the litter size increased. This was expected because of the related higher energy requirements for ewes suckling multiple lambs. The ΔBW also increased somewhat as parity increased, especially between mating and midpregnancy and during the postweaning period, which suggests that ewes learn how to better manage BR with age (Clawson et al., 1991).

Concerning the effect of age at first lambing, ewes had higher gain and lower loss of BW when they lambed at 1 yr of age. This might be explained by the breeding system used in our experimental farm where heavier ewes were early mated (i.e., at 7 mo of age), whereas lighter ewes were mated later (i.e., at 19 mo of age). However, the ΔBCS were slightly influenced by the age at first lambing. The year also affected BR variations in our conditions, probably due to variations in biomass availability in the rangeland induced by differences in climatic conditions, thus leading to different nutritional and energy balances among years.

Genetic Parameters

The heritabilities estimated in the present study for ΔBW and ΔBCS measured over time, and based on repeated measurements (i.e., from 0.13 ± 0.03 to 0.18 ± 0.04 and from 0.04 ± 0.02 to 0.16 ± 0.03 , respectively), suggest that the biological capacities determining the nature of BR accretion and mobilization processes are heritable and could be transmitted across generations. To the best of our knowledge, this is the first work reporting heritability estimations considering a dynamic approach of ΔBW and ΔBCS throughout a complete productive cycle (e.g., over several production cycles) in ruminants. Our estimates for ΔBW provide consistent values with those reported previously in sheep for BW gain or loss (Rose et al., 2013). Another study estimated the heritability of a ΔBCS measurement in Holstein cows between the first and tenth weeks after calving and estimated a heritability of 0.09 ± 0.04 (Pryce et al., 2001), which is in agreement with our findings. The heritability estimations calculated for ΔBCS and ΔBW over time were lower than those that we obtained for BCS and BW at a given point, which range from 0.26 to 0.37 for BCS and from 0.44 to 0.58 for BW (Supplementary Table 2). Our single time-point BW and BCS heritability estimations were consistent with previous findings in cows and sheep (Koenen et al., 2001; Mao et al., 2004; Safari et al., 2005; Gizaw et al., 2007; Shackell et al., 2011). Thus, amplitude of variations in BR, i.e., BR mobilization and accretion ability, would be under genetic control but in a lower extent than level of BR. However, although more heritable traits would be better suited to faster genetic progress, BW and BCS levels did not represent the ability of ewes to mobilize or to restore BR as indicated by absence or few moderate genetic correlations between amplitude in BCS or BW variations and levels.

The low proportion of total phenotypic variance for ΔBW and ΔBCS due to the ewe permanent environmental effect suggested that no additional ewe effects apart from the genetic effect affected BR dynamics. Therefore, the repeatability for BR dynamics was close to the heritability. Interestingly, a larger permanent ewe environmental effect was observed, mainly for BW, for measurements at single time points (Supplementary Table 2). This suggests that no additional ewe effects apart from the genetic effect influenced the BW, and BCS in a lower extent, of a ewe when BW was considered at a given single time point.

High positive genetic correlations for ΔBW and ΔBCS between the early postweaning period and the entire postweaning period confirm that BR accretion (i.e., with the inherent anabolic processes) were predominant during this period. Surprisingly, the increase in ΔBW during the first half of pregnancy was negatively correlated with the increase in ΔBW during the postweaning period and the increase in ΔBCS during early pregnancy was not genetically correlated with the increase in ΔBCS during postweaning. Such negative correlations could be due to different biological mechanisms involved in BW recovery during the postweaning period and the increase in BW related to the growth of the fetus during pregnancy. These results contrasted with the high positive genetic correlations found between single time-point measurements of BW and BCS during the BR accretion period (i.e., during the beginning of postweaning and the entire postweaning period; Supplementary Table 3). The differences in the high or moderate correlations for single time-point measurements and the nonzero correlations among ΔBCS and ΔBW might be explained by the higher heritability of BW and BCS levels than ΔBW and ΔBCS .

The long BR mobilization period from the second month of pregnancy to weaning was correlated with shorter periods (i.e., from midpregnancy to lambing; from lambing to early suckling) within the same mobilization period, both for ΔBW and ΔBCS . The high positive genetic relationships observed between ΔBCS over the 3 periods (i.e., from midpregnancy to lambing; from lambing to early suckling; and from midpregnancy to weaning) defined to investigate the decrease in BR confirmed that these periods were representative of BR mobilization. In addition, the negative genetic relationships observed between ΔBCS over these 3 periods and the 3 periods characterizing BR increase (i.e., during the beginning of postweaning; during the entire postweaning period; and from mating to

midpregnancy) suggest that the series of mechanisms involved either in BR mobilization and/or accretion processes are probably driven by different physiological factors, but are also genetically related. This result is consistent with common biochemical mechanisms involved in the regulation of lipogenesis and lipolysis in adipose tissue (Chilliard et al., 1998).

The ΔBCS values were generally independent of the level of BCS (or BW) measured at single time points throughout the productive cycle (e.g., fat ewes did not show higher BR mobilization and vice versa). However, some ΔBCS (and ΔBW) values were genetically correlated with the level of BCS (or BW) (Supplementary Tables 4–6). The increase in ΔBCS during early pregnancy was positively related to several single time-point BCS measurements (e.g., BCS at early pregnancy, at midpregnancy, at lambing, and at midsuckling). The loss in BCS during pregnancy was negatively correlated with the level of BCS at early pregnancy. These results may be related to the ewes' fitness; indeed, it appeared that the ewes that could not mobilize enough BR during pregnancy tended to activate self-preservation mechanisms. Surprisingly, a similar kind of relationship was not observed during the suckling period.

The present study also highlights high positive genetic correlations between ΔBW and ΔBCS over the same physiological periods. This suggests that variations in both parameters are physiologically concomitant but also genetically linked. Surprisingly, no correlations were found between ΔBW and ΔBCS at early suckling. This could be explained by other factors that greatly affect the manifestation and extent of the expression of these parameters at this stage (e.g., litter size effects on energy balance and year effects). Apart from the correlations at the same physiological stage, almost all the correlations between the BR accretion and mobilization phases were negative. This confirms that ΔBW and ΔBCS are 2 genetically related and somehow mutually exclusive traits, i.e., with well-known successive and complementary physiological cycles.

In conclusion, the present study shows that BR dynamics is a heritable trait and could be a good trait to be considered for improving individual robustness in sheep. Some intervals of BR changes appeared to be more relevant for genetic selection purposes due to higher heritabilities and/or higher genetic correlations between periods. However, to define the best time interval for genetic selection of BR dynamics, further studies are needed

to address hypotheses helping to explain BR changes over time. It would be also interesting to investigate additional direct or indirect relationships between BR dynamics and productive and reproductive traits before considering such traits in selection. Further research efforts are necessary, i.e., including complementary traits (e.g., plasma metabolites and hormone profiles), to determine direct relationships between BR dynamics and the energy metabolism of the animal. This would lead to a better understanding of BR accretion and mobilization mechanisms and help identify individuals or periods with excessive BR mobilization that could have a significant impact on health or survival.

LITERATURE CITED

- Arango, J. A., L. V. Cundiff, and L. D. Van Vleck. 2002. Genetic parameters for weight, weight adjusted for body condition score, height, and body condition score in beef cows. *J. Anim. Sci.* 80:3112–3122.
- Bauman, D. E., and W. B. Currie. 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *J. Dairy Sci.* 63:1514–1529.
- Blanc, F., F. Bocquier, J. Agabriel, P. D'hour, and Y. Chilliard. 2006. Adaptive abilities of the females and sustainability of ruminant livestock systems. A review. *Anim. Res.* 55:489–510. doi:10.1051/animres:2006040
- Brown, D. J., D. B. Savage, G. N. Hinch, and S. Hatcher. 2015. Monitoring liveweight in sheep is a valuable management strategy: a review of available technologies. *Anim. Prod. Sci.* 55:427–436. doi:10.1071/AN13274
- Chilliard, Y., F. Bocquier, and M. Doreau. 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reprod. Nutr. Dev.* 38:131–152.
- Clawson, A. J., J. D. Garlich, M. T. Coffey, and W. G. Pond. 1991. Nutritional, physiological, genetic, sex, and age effects on fat-free dry matter composition of the body in avian, fish, and mammalian species: a review. *J. Anim. Sci.* 69:3617–3644.
- De La Torre, A., E. Recoules, F. Blanc, I. Ortigues-Marty, P. D'Hour, and J. Agabriel. 2015. Changes in calculated residual energy in variable nutritional environments: an indirect approach to apprehend suckling beef cows' robustness. *Livest. Sci.* 176:75–84. doi:10.1016/j.livsci.2015.03.008
- Edmonson, A. J., I. J. Lean, L. D. Weaver, T. Farver, and G. Webster. 1989. A body condition scoring chart for holstein dairy cows. *J. Dairy Sci.* 72:68–78. doi:10.3168/jds.S0022-0302(89)79081-0
- Friggens, N. C., F. Blanc, D. P. Berry, and L. Puillet. 2017. Review: deciphering animal robustness. A synthesis to facilitate its use in livestock breeding and management. *Animal* 11:2237–2251. doi:10.1017/S175173111700088X
- Friggens, N. C., K. L. Ingvarsen, and G. C. Emmans. 2004. Prediction of body lipid change in pregnancy and lactation. *J. Dairy Sci.* 87:988–1000. doi:10.3168/jds.S0022-0302(04)73244-0
- Gilmour, A. R., B. R. Cullis, S. J. Welham, and R. Thompson. 2001. ASREML Reference Manual. 239.
- Gizaw, S., S. Lemma, H. Komen, and J. A. M. Van Arendonk. 2007. Estimates of genetic parameters and genetic trends for live weight and fleece traits in Menz sheep. *Small Rumin. Res.* 70:145–153. doi:10.1016/j.smallrumres.2006.02.007
- González-García, E., V. Gozzo de Figueiredo, D. Foulquie, E. Jousserand, P. Autran, S. Camous, A. Tesniere, F. Bocquier, and M. Jouven. 2014. Circannual body reserve dynamics and metabolic profile changes in romane ewes grazing on rangelands. *Domest. Anim. Endocrinol.* 46:37–48. doi:10.1016/j.domaniend.2013.10.002
- González-García, E., and D. Hazard. 2016. Growth rates of Romane ewe lambs and correlated effects of being mated as hoggets or two-tooth ewes on first offspring performance. *Livest. Sci.* 189:63–69. doi:10.1016/j.livsci.2016.04.022
- González-García, E., A. Tesniere, S. Camous, F. Bocquier, F. Barillet, and P. Hassoun. 2015. The effects of parity, litter size, physiological state, and milking frequency on the metabolic profile of lacaune dairy ewes. *Domest. Anim. Endocrinol.* 50:32–44. doi:10.1016/j.domaniend.2014.07.001
- Koenen, E. P., R. F. Veerkamp, P. Dobbelaar, and G. De Jong. 2001. Genetic analysis of body condition score of lactating dutch holstein and red-and-white heifers. *J. Dairy Sci.* 84:1265–1270. doi:10.3168/jds.S0022-0302(01)74588-2
- Mao, I. L., K. Sloniewski, P. Madsen, and J. Jensen. 2004. Changes in body condition score and in its genetic variation during lactation. *Livest. Prod. Sci.* 89:55–65. doi:10.1016/j.livprodsci.2003.12.005
- María, G. A., and M. S. Ascaso. 1999. Litter size, lambing interval and lamb mortality of Salz, Rasa Aragonesa, Romanov and FI ewes on accelerated lambing management. *Small Rumin. Res.* 32:167–172. doi:10.1016/S0921-4488(98)00176-X
- Molénat, G., D. Foulquié, P. Autran, J. Bouix, D. Hubert, M. Jacquin, and B. Bibe. 2005. Pour un élevage ovin allaitant performant et durable sur parcours: un système expérimental sur le Causse du Larzac. *INRA Prod. Anim.* 18:323–338.
- Morel, P. C. H., N. M. Schreurs, R. A. Corner-Thomas, A. W. Greer, C. M. C. Jenkinson, A. L. Ridler, and P. R. Kenyon. 2016. Live weight and body composition associated with an increase in body condition score of mature ewes and the relationship to dietary energy requirements. *Small Rumin. Res.* 143:8–14. doi:10.1016/j.smallrumres.2016.08.014
- Nielsen, H. M., N. C. Friggens, P. Lovendahl, J. Jensen, and K. L. Ingvarsen. 2003. Influence of breed, parity, and stage of lactation on lactational performance and relationship between body fatness and live weight. *Livest. Prod. Sci.* 79:119–133. doi:10.1016/S0301-6226(02)00146-X
- O'Mara, F. P. 2012. The role of grasslands in food security and climate change. *Ann. Bot.* 110:1263–1270. doi:10.1093/aob/mcs209
- Phocas, F., C. Belloc, J. Bidanel, L. Delaby, J. Y. Dourmad, B. Dumont, P. Ezanno, L. Fortun-Lamothe, G. Foucras, B. Frappat, et al. 2016. Review: towards the agroecological management of ruminants, pigs and poultry through the development of sustainable breeding programmes: I-selection goals and criteria. *Animal* 10:1749–1759. doi:10.1017/S1751731116000926
- Pryce, J. E., M. P. Coffey, and G. Simm. 2001. The relationship between body condition score and reproductive

- performance. *J. Dairy Sci.* 84:1508–1515. doi:10.3168/jds.S0022-0302(01)70184-1
- Puillet, L., and O. Martin. 2017. A dynamic model as a tool to describe the variability of lifetime body weight trajectories in livestock females. *J. Anim. Sci.* 95:4846–4856. doi:10.2527/jas2017.1803
- Ricordeau, G., L. Tchamitchian, J. C. Brunel, T. C. Nguyen, and D. François. 1992. La race ovine INRA 401: un exemple de souche synthétique. *INRA Prod. Anim. (hs)*: 255–262.
- Rose, G., A. Kause, H. A. Mulder, J. H. van der Werf, A. N. Thompson, M. B. Ferguson, and J. A. van Arendonk. 2013. Merino ewes can be bred for body weight change to be more tolerant to uncertain feed supply. *J. Anim. Sci.* 91:2555–2565. doi:10.2527/jas.2012-5539
- Russel, A. J. F., J. M. Doney, and R. G. Gunn. 1969. Subjective assessment of body fat in live sheep. *J. Agric. Sci.* 72:451–454. doi:10.1017/S0021859600024874
- Safari, E., N. M. Fogarty, and A. R. Gilmour. 2005. A review of genetic parameter estimates for wool, growth, meat and reproduction traits in sheep. *Livest. Prod. Sci.* 92:271–289. doi:10.1016/j.livprodsci.2004.09.003
- Shackell, G. H., N. G. Cullen, and G. J. Greer. 2011. Genetic parameters associated with adult ewe liveweight and body condition. In: *Proc. 19th Assoc. Adv. Anim. Breed. Genet.* p. 103–106.
- Smith, G. L., N. C. Friggens, C. J. Ashworth, and M. G. G. Chagunda. 2017. Association between body energy content in the dry period and post-calving production disease status in dairy cattle. *Animal* 11:1590–1598. doi:10.1017/S1751731117000040
- Thorup, V. M., D. Edwards, and N. C. Friggens. 2012. On-farm estimation of energy balance in dairy cows using only frequent body weight measurements and body condition score. *J. Dairy Sci.* 95:1784–1793. doi:10.3168/jds.2011-4631

Journal of Animal Science

Supplementary materials

Title: Genetic analysis of robustness in meat sheep through body weight and body condition score changes over time

Authors: T. Macé, E. González-García, J. Pradel, S. Parisot, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, D. Hazard

Corresponding author: Tiphaine Macé (tiphaine.mace@inra.fr)

Supplemental Table 1. Summary statistics (\pm standard errors) for BW and BCS at the key physiological points.

| Traits | Mean | Percentiles | | |
|--------|--------------|-------------|-------|--------|
| | | 0 | 50 | 100 |
| BW-M | 53.16 (9.29) | 33.40 | 53.93 | 88.60 |
| BW-Pb | 62.03 (9.86) | 33.80 | 62.58 | 106.80 |
| BW-L | 58.41 (8.45) | 33.70 | 58.20 | 94.70 |
| BW-Sa | 58.61 (8.66) | 37.10 | 58.30 | 107.80 |
| BW-W | 55.79 (7.82) | 32.10 | 55.00 | 92.20 |
| BW-Wp | 55.63 (7.02) | 30.94 | 55.50 | 92.00 |
| BCS-M | 2.80 (0.25) | 2.00 | 2.80 | 3.70 |
| BCS-Pa | 2.93 (0.25) | 2.10 | 2.90 | 3.90 |
| BCS-L | 2.60 (0.23) | 1.70 | 2.60 | 3.60 |
| BCS-Sa | 2.50 (0.22) | 1.80 | 2.40 | 3.50 |
| BCS-W | 2.48 (0.22) | 1.40 | 2.40 | 3.40 |
| BCS-Wp | 2.56 (0.24) | 1.80 | 2.50 | 3.50 |

BW: Body Weight; BCS: Body Condition Score; M: Mating; Pa: Early pregnancy; Pb: Mid-pregnancy; L: Lambing; Sa: Early suckling; W: Weaning; Wp: Post-weaning.

Supplemental Table 2. Estimates (\pm standard errors) of variance components for BW and BCS.

| Variable | h^2 | c^2 | e^2 | r | σ_p^2 |
|----------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| BW-M | 0.45 (0.04) | 0.19 (0.04) | 0.37 (0.02) | 0.63 (0.02) | 23.98 (0.90) |
| BW-Pa | 0.57 (0.04) | 0.15 (0.04) | 0.28 (0.01) | 0.72 (0.01) | 28.73 (1.22) |
| BW-Pb | 0.57 (0.04) | 0.13 (0.03) | 0.29 (0.01) | 0.71 (0.01) | 36.38 (1.54) |
| BW-L | 0.52 (0.04) | 0.15 (0.04) | 0.33 (0.02) | 0.67 (0.02) | 36.90 (1.48) |
| BW-Sa | 0.44 (0.04) | 0.19 (0.04) | 0.37 (0.02) | 0.63 (0.02) | 39.71 (1.46) |
| BW-W | 0.52 (0.04) | 0.15 (0.03) | 0.33 (0.02) | 0.67 (0.02) | 37.69 (1.48) |
| BW-Wp | 0.58 (0.05) | 0.14 (0.04) | 0.28 (0.02) | 0.72 (0.02) | 29.36 (1.28) |
| BCS-M | 0.35 (0.04) | 0.03 (0.03) | 0.62 (0.02) | 0.38 (0.02) | 0.04 (0.00) |
| BCS-Pa | 0.37 (0.04) | 0.04 (0.03) | 0.60 (0.02) | 0.40 (0.02) | 0.05 (0.00) |
| BCS-Pb | 0.32 (0.03) | 0.04 (0.03) | 0.64 (0.02) | 0.36 (0.02) | 0.05 (0.00) |
| BCS-L | 0.26 (0.04) | 0.10 (0.03) | 0.64 (0.02) | 0.36 (0.02) | 0.04 (0.00) |
| BCS-Sa | 0.27 (0.03) | 0.04 (0.03) | 0.69 (0.02) | 0.31 (0.02) | 0.04 (0.00) |
| BCS-Sb | 0.26 (0.05) | 0.05 (0.05) | 0.69 (0.04) | 0.31 (0.04) | 0.05 (0.00) |
| BCS-W | 0.33 (0.04) | 0.05 (0.03) | 0.61 (0.02) | 0.39 (0.02) | 0.05 (0.00) |
| BCS-Wp | 0.33 (0.04) | 0.06 (0.03) | 0.61 (0.02) | 0.39 (0.02) | 0.04 (0.00) |

h^2 : heritability; c^2 : proportion of total phenotypic variance due to ewe permanent environmental effect; e^2 : proportion of total phenotypic variance due to temporary environmental effects; r: repeatability; σ_p^2 : total phenotypic variance; BW: Body Weight; BCS: Body Condition Score; M: Mating; Pa: Early pregnancy; Pb: Mid-pregnancy; L: Lambing; Sa: Early suckling; Sb: Mid-suckling; W: Weaning; Wp: Post-weaning.

Supplemental Table 3. Genetic and phenotypic correlations (\pm standard errors) for BW (A) and BCS (B).

A

| Variable | BW-M | BW-Pa | BW-Pb | BW-L | BW-Sa | BW-W | BW-Wp |
|----------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| BW-M | - | 0.97 (0.01) | 0.96 (0.01) | 0.92 (0.01) | 0.94 (0.01) | 0.93 (0.01) | 0.97 (0.01) |
| BW-Pa | 0.90 (0.01) | - | 0.97 (0.01) | 0.90 (0.02) | 0.92 (0.02) | 0.93 (0.01) | 0.95 (0.01) |
| BW-Pb | 0.86 (0.01) | 0.87 (0.01) | - | 0.93 (0.00) | 0.96 (0.01) | 0.95 (0.01) | 0.96 (0.01) |
| BW-L | 0.77 (0.01) | 0.77 (0.01) | 0.77 (0.01) | - | 0.96 (0.01) | 0.89 (0.02) | 0.90 (0.02) |
| BW-Sa | 0.75 (0.01) | 0.73 (0.01) | 0.73 (0.01) | 0.82 (0.01) | - | 0.97 (0.01) | 0.94 (0.01) |
| BW-W | 0.75 (0.01) | 0.75 (0.01) | 0.73 (0.01) | 0.74 (0.01) | 0.77 (0.01) | - | 0.96 (0.01) |
| BW-Wp | 0.80 (0.01) | 0.81 (0.01) | 0.77 (0.01) | 0.76 (0.01) | 0.75 (0.01) | 0.83 (0.01) | - |

B

| Variable | BCS-M | BCS-Pa | BCS-Pb | BCS-L | BCS-Sa | BCS-Sb | BCS-W | BCS-Wp |
|----------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| BCS-M | - | 0.93 (0.02) | 0.87 (0.03) | 0.82 (0.04) | 0.75 (0.05) | 0.72 (0.07) | 0.82 (0.04) | 0.92 (0.03) |
| BCS-Pa | 0.61 (0.01) | - | 0.91 (0.03) | 0.83 (0.04) | 0.75 (0.05) | 0.74 (0.07) | 0.77 (0.05) | 0.87 (0.03) |
| BCS-Pb | 0.51 (0.02) | 0.54 (0.01) | - | 0.89 (0.03) | 0.79 (0.04) | 0.72 (0.07) | 0.82 (0.04) | 0.86 (0.04) |
| BCS-L | 0.41 (0.02) | 0.41 (0.02) | 0.54 (0.01) | - | 0.90 (0.03) | 0.88 (0.05) | 0.84 (0.04) | 0.77 (0.05) |
| BCS-Sa | 0.35 (0.02) | 0.36 (0.02) | 0.45 (0.02) | 0.63 (0.01) | - | 0.87 (0.05) | 0.90 (0.03) | 0.71 (0.05) |
| BCS-Sb | 0.34 (0.02) | 0.37 (0.02) | 0.36 (0.02) | 0.48 (0.02) | 0.50 (0.02) | - | 0.93 (0.04) | 0.71 (0.08) |
| BCS-W | 0.38 (0.02) | 0.37 (0.02) | 0.42 (0.02) | 0.48 (0.02) | 0.58 (0.01) | 0.57 (0.02) | - | 0.82 (0.04) |
| BCS-Wp | 0.45 (0.02) | 0.45 (0.02) | 0.43 (0.02) | 0.47 (0.02) | 0.51 (0.02) | 0.49 (0.02) | 0.58 (0.02) | - |

Phenotypic correlations below the diagonal; genetic correlations above the diagonal; BW: Body Weight; BCS: Body Condition Score; M: Mating; Pa: Early pregnancy; Pb: Mid-pregnancy; L: Lambing; Sa: Early suckling; Sb: Mid-suckling; W: Weaning; Wp: Post-weaning.

Supplemental Table 4. Genetic (A) and phenotypic (B) correlations (\pm standard errors) for BW changes and BW.

A

| Variable | BW-M | BW-Pa | BW-Pb | BW-L | BW-Sa | BW-W | BW-Wp |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BW-M:Pb | 0.60 (0.09) | 0.65 (0.08) | 0.75 (0.06) | 0.69 (0.08) | 0.72 (0.08) | 0.70 (0.08) | 0.62 (0.09) |
| BW-Pb:W | -0.09 (0.14) | -0.20 (0.14) | -0.17 (0.13) | -0.16 (0.14) | -0.01 (0.15) | 0.01 (0.14) | -0.08 (0.15) |
| BW-Pb:L | -0.21 (0.11) | -0.27 (0.11) | -0.14 (0.11) | 0.10 (0.11) | -0.07 (0.12) | -0.21 (0.11) | -0.19 (0.12) |
| BW-L:Sa | 0.26 (0.12) | 0.26 (0.12) | 0.23 (0.12) | 0.01 (0.12) | 0.22 (0.12) | 0.39 (0.12) | 0.33 (0.13) |
| BW-W:Wp | -0.11 (0.12) | -0.15 (0.12) | -0.17 (0.12) | -0.22 (0.12) | -0.29 (0.12) | -0.47 (0.10) | -0.16 (0.13) |
| BW-W:M | 0.14 (0.12) | 0.09 (0.13) | 0.11 (0.12) | 0.01 (0.13) | -0.15 (0.14) | -0.44 (0.10) | 0.14 (0.13) |

B

| Variable | BW-M | BW-Pa | BW-Pb | BW-L | BW-Sa | BW-W | BW-Wp |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BW-M:Pb | 0.04 (0.02) | 0.21 (0.02) | 0.54 (0.02) | 0.24 (0.02) | 0.19 (0.02) | 0.18 (0.02) | 0.18 (0.02) |
| BW-Pb:W | -0.11 (0.02) | -0.15 (0.02) | -0.34 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.12 (0.02) | 0.32 (0.02) | 0.14 (0.02) |
| BW-Pb:L | -0.11 (0.02) | -0.14 (0.02) | -0.28 (0.02) | 0.37 (0.02) | 0.17 (0.02) | 0.06 (0.02) | 0.02 (0.03) |
| BW-L:Sa | 0.05 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.03 (0.02) | -0.21 (0.02) | 0.41 (0.02) | 0.14 (0.02) | 0.10 (0.02) |
| BW-W:Wp | -0.07 (0.03) | -0.06 (0.03) | -0.07 (0.03) | -0.12 (0.03) | -0.18 (0.03) | -0.41 (0.02) | 0.08 (0.03) |
| BW-W:M | -0.01 (0.03) | 0.00 (0.03) | -0.02 (0.03) | -0.07 (0.03) | -0.14 (0.03) | -0.43 (0.02) | -0.01 (0.03) |

NS: Non Significant; BW: Body Weight; M: Mating; Pa: Early pregnancy; Pb: Mid-pregnancy; L: Lambing; Sa: Early suckling; Sb: Mid-suckling; W: Weaning; Wp: Post-weaning.

Supplemental Table 5. Genetic (A) and phenotypic (B) correlations (\pm standard errors) for BCS changes and BCS.

A

| Variable | BCS-M | BCS-Pa | BCS-Pb | BCS-L | BCS-Sa | BCS-Sb | BCS-W | BCS-Wp |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BCS-M:Pa | 0.03 (0.15) | 0.42 (0.12) | 0.36 (0.14) | 0.30 (0.15) | 0.22 (0.15) | 0.31 (0.21) | 0.10 (0.16) | 0.19 (0.17) |
| BCS-Pa:W | -0.39 (0.11) | -0.55 (0.09) | -0.28 (0.12) | -0.19 (0.13) | -0.02 (0.13) | 0.27 (0.18) | 0.11 (0.13) | -0.17 (0.14) |
| BCS-Pa:L | -0.57 (0.10) | -0.62 (0.08) | -0.36 (0.13) | -0.12 (0.14) | -0.11 (0.14) | -0.10 (0.19) | -0.21 (0.14) | -0.40 (0.13) |
| BCS-L:Sa | -0.17 (0.19) | -0.21 (0.18) | -0.37 (0.17) | -0.27 (0.18) | 0.04 (0.20) | 0.27 (0.26) | 0.13 (0.20) | -0.08 (0.21) |
| BCS-W:Wp | 0.25 (0.16) | 0.29 (0.15) | 0.12 (0.16) | 0.07 (0.17) | -0.09 (0.18) | -0.18 (0.23) | -0.02 (0.18) | 0.37 (0.15) |
| BCS-W:M | 0.42 (0.14) | 0.33 (0.16) | 0.23 (0.16) | 0.15 (0.17) | -0.14 (0.18) | -0.29 (0.23) | -0.10 (0.16) | 0.13 (0.19) |

B

| Variable | BCS-M | BCS-Pa | BCS-Pb | BCS-L | BCS-Sa | BCS-Sb | BCS-W | BCS-Wp |
|-----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| BCS-M:Pa | -0.40 (0.02) | 0.47 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.02 (0.02) | 0.03 (0.02) | 0.03 (0.03) | 0.00 (0.02) | 0.02 (0.02) |
| BCS-Pa:W | -0.23 (0.02) | -0.60 (0.01) | -0.14 (0.02) | 0.04 (0.02) | 0.18 (0.02) | 0.30 (0.03) | 0.52 (0.02) | 0.15 (0.02) |
| BCS-Pa:L | -0.21 (0.02) | -0.58 (0.01) | -0.00 (0.02) | 0.50 (0.02) | 0.21 (0.02) | 0.11 (0.03) | 0.08 (0.02) | 0.03 (0.02) |
| BCS-L:Sa | -0.07 (0.02) | -0.06 (0.02) | -0.14 (0.02) | -0.43 (0.02) | 0.42 (0.02) | 0.10 (0.03) | 0.12 (0.02) | 0.08 (0.02) |
| BCS-W: Wp | 0.06 (0.03) | 0.06 (0.02) | 0.03 (0.02) | 0.02 (0.02) | -0.01 (0.02) | -0.08 (0.03) | -0.43 (0.02) | 0.44 (0.02) |
| BCS-W:M | 0.09 (0.03) | 0.10 (0.03) | 0.07 (0.03) | -0.02 (0.03) | -0.08 (0.03) | -0.19 (0.04) | -0.46 (0.02) | 0.06 (0.03) |

NS: Non Significant; BCS: Body Condition Score; M: Mating; Pa: Early pregnancy; Pb: Mid-pregnancy; L: Lambing; Sa: Early suckling; Sb: Mid-suckling; W: Weaning; Wp: Post-weaning.

Supplemental Table 6. Genetic (A) and phenotypic (B) correlations (\pm standard errors) for BCS changes and BW.

A

| Variable | BW-M | BW-Pa | BW-Pb | BW-L | BW-Sa | BW-W | BW-Wp |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BCS-M:Pa | 0.30 (0.13) | 0.36 (0.13) | 0.37 (0.13) | 0.45 (0.13) | 0.37 (0.14) | 0.29 (0.13) | 0.38 (0.14) |
| BCS-Pa:W | -0.06 (0.12) | -0.10 (0.12) | -0.04 (0.11) | -0.06 (0.12) | 0.08 (0.12) | 0.05 (0.11) | -0.14 (0.12) |
| BCS-Pa:L | -0.06 (0.12) | -0.03 (0.12) | 0.02 (0.12) | 0.06 (0.12) | 0.13 (0.13) | 0.04 (0.12) | -0.05 (0.13) |
| BCS-L:Sa | 0.10 (0.19) | 0.01 (0.18) | 0.11 (0.18) | 0.14 (0.18) | 0.15 (0.18) | 0.14 (0.18) | -0.04 (0.18) |
| BCS-W:Wp | -0.01 (0.16) | -0.08 (0.16) | -0.12 (0.16) | -0.16 (0.16) | -0.30 (0.16) | -0.18 (0.16) | -0.07 (0.16) |
| BCS-W:M | 0.22 (0.16) | 0.11 (0.16) | 0.09 (0.16) | -0.07 (0.17) | -0.23 (0.17) | -0.23 (0.16) | 0.10 (0.16) |

B

| Variable | BW-M | BW-Pa | BW-Pb | BW-L | BW-Sa | BW-W | BW-Wp |
|----------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
| BCS-M:Pa | -0.04 (0.02) | 0.04 (0.02) | 0.03 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.03 (0.02) | 0.01 (0.02) | 0.04 (0.02) |
| BCS-Pa:W | -0.05 (0.02) | -0.07 (0.02) | -0.07 (0.02) | 0.07 (0.02) | 0.11 (0.02) | 0.21 (0.02) | 0.13 (0.03) |
| BCS-Pa:L | 0.02 (0.02) | -0.04 (0.02) | -0.03 (0.02) | 0.20 (0.02) | 0.20 (0.02) | 0.14 (0.02) | 0.09 (0.02) |
| BCS-L:Sa | -0.02 (0.02) | -0.02 (0.02) | -0.04 (0.02) | -0.03 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.05 (0.02) | 0.03 (0.02) |
| BCS-W:Wp | -0.02 (0.03) | -0.03 (0.03) | -0.03 (0.03) | -0.06 (0.03) | -0.09 (0.03) | -0.09 (0.03) | 0.03 (0.03) |
| BCS-W:M | 0.07 (0.03) | 0.05 (0.03) | 0.05 (0.03) | -0.05 (0.03) | -0.07 (0.03) | -0.14 (0.03) | -0.00 (0.03) |

NS: Non Significant; BCS: Body Condition Score; BW: Body Weight; M: Mating; Pa: Early pregnancy; Pb: Mid-pregnancy; L: Lambing; Sa: Early suckling; Sb: Mid-suckling; W: Weaning; Wp: Post-weaning.

PARTIE B : ANALYSES D'ASSOCIATION PANGENOMIQUE

Article à soumettre au journal BMC Genomics

Après avoir montré qu'il existait une variabilité génétique des caractères définissant la DRC, l'étape suivante est de chercher s'il existe des régions du génome associées à ces caractères. La détection de QTL est une approche classique pour déterminer la génétique sous-jacente à un caractère et pour détecter s'il existe des régions du génome qui contrôlent ces variations.

Les objectifs de cette étude étaient ainsi de détecter les principales régions QTL qui jouent un rôle dans la DRC et d'identifier s'il existe des gènes candidats qui peuvent avoir un effet sur ce caractère.

Pour cette étude, 598 brebis Romane phénotypées pour les caractères de DRC et génotypées ont été utilisées. Cinq à sept stades physiologiques ont été considérés pour étudier les RC ainsi que la DRC grâce aux différences entre deux stades. Les brebis ont été génotypées grâce à trois puces à SNP de densité différente et imputées sur la puce moyenne densité (50k SNP). La détection de QTL a ensuite été réalisée pour ces brebis, ainsi qu'une recherche de gènes de candidats dans les régions génomiques identifiées.

Cinq régions QTL principales ont été déterminées sur les chromosomes 1, 3, 8, 9 et 11 parmi les 31 QTLs détectés dans cette analyse. Des gènes candidats ont aussi été identifiés en lien avec des caractères de gras et des voies métaboliques lipidiques.

Identification of QTL and candidate genes for body fatness in meat sheep

Tiphaine Macé¹, Eliel González-García², Julien Pradel³, Didier Foulquié³, Fabien Carrière³, Christian Durand³, Sebastien Douls³, Didier Marcon⁴, Sara Parisot³, and Dominique Hazard¹

¹GENPHYSE, Université de Toulouse, INRAE, ENVT, F-31326 Castanet-Tolosan, France; ²SELMET, INRAE, CIRAD, Montpellier SupAgro, Univ Montpellier, 34060 Montpellier, France; ³UE321 Domaine de la Fage, INRAE 12250 Roquefort-sursoulzon, France; ⁴UE332 Domaine de la Sapinière, INRAE, 18390 Osmoy, France.

Abstract

Animal adaptive capacities involve several traits representative of its capacity to be healthy, in good welfare and productive in response to variations in the environment. In ruminants, one of the key capacities to adapt themselves to variations in energetic balance is the body reserves (**BR**) dynamic (**BRD**, i.e. the ability to mobilize or restore energetic BR). The objective of this work was to detect the main QTL regions associated with BRD traits and to identify candidate genes in these genomic regions that might have an effect on these traits in meat sheep. Romane ewes (n=598) were phenotyped for BR using body condition score (**BCS**) measurements at eight physiological stages throughout each ewe productive cycle. BR levels and BR changes over time (**ΔBCS**) were used as phenotype for analyses. All ewes were genotyped with SNP beadchip and among 44k SNP were used for QTL detection performed using GEMMA software. Five main QTL regions were identified on sheep chromosomes (*Ovis Aries* Region, OAR) 1, 3, 8, 9 and 11 among the 31 QTLs detected in this analysis. The QTLs on OAR1, 3 and 8 showed significant associations with BR levels at mid-pregnancy and lambing. The QTLs on OAR9 and 11 were found to be associated with BR loss between lambing and suckling and between pregnancy to weaning. QTLs showed small effects. Several QTLs regions contain interesting candidate genes previously described to be linked with fat traits or involved in regulation of energy or lipid metabolism. Among these genes, *LEPR*, *GK5*, *PRKAG1* and *GRM1* appeared as the most interesting candidates. Present results will provide new opportunities for deeper understanding of the genetic component involved in body fatness in mammals.

Introduction

Breeding farm animals for adaptive traits is of growing concern in order to improve the sustainability of livestock. Due to climate change and the challenges associated, it is expected that feed supply fluctuations will increase, both in term of quantity and quality (Dumont et al., 2014). To cope with such challenges, animals rely on their energetic body reserves (BR) present in adipose tissues. Alternation of BR use or accretion periods, called body reserves dynamic (**BRD**; i.e. lipid mobilization

and accretion processes) in the present study, provides to animals a metabolic plasticity to respond to energetic challenges. Inclusion of BRD in future genetic programs is of particular interest to improve animals' adaptive capacities and to optimize feeding management, especially for ruminants which farming systems rely more and more on rangelands and roughages resources (Phocas et al., 2016).

Body condition score (BCS) is a common tool to estimate BR in ruminants (Russel, 1969; Mendizabal et al., 2011; Kenyon et al., 2014). Inter-individual variability for BR levels and BRD has been previously described for several species highlighting genetic component for such traits (Riska et al., 1984; Allison et al., 1994; Schousboe et al., 2003; Yang et al., 2015). In ruminants, heritabilities of BR levels estimated through **BCS** ranged between 0.08 and 0.45 for dairy cow and sheep, depending on the breed and the physiological stage of the measurement (Koenen et al., 2001; Shackell et al., 2011; Walkom et al., 2014a; 2014b; 2016; Macé et al., 2018). Heritabilities of BR changes over time (**ΔBCS**) ranged from 0.01 to 0.16 for sheep (Pryce et al., 2001; Dechow et al., 2002; Walkom et al., 2014a; 2014b; Macé et al., 2018). These results indicated that BR levels and BRD were heritable traits in ruminants and could be used in genetic selection. Recent developments in animal breeding give the opportunity to include favourable polymorphisms for traits of interest through genomic selection, recently developed in small ruminants in France. However, to our knowledge, while some studies have reported QTLs in sheep for fatness in carcass, no such studies have been undertaken for BR phenotypes on live animals and more particularly on productive females (Hu et al., 2019). Knowing the moderate to high heritabilities for BR phenotypes in sheep, we hypothesized the existence of some QTL regions, among the 26 chromosomes of sheep, underlying BR levels and BRD. Therefore, the objective of this study was to detect QTL regions associated with BR levels and BRD traits in sheep.

Material and methods

Ethical compliances

The experiments described here fully comply with applicable legislation on research involving animal subjects in accordance with the European Union Council directive (2010/63/UE). The investigators who carried out the experiments were certified by the relevant French governmental authority. All experimental procedures were performed according to the guidelines for the care and use of experimental animals and approved by the local ethics committees (approval numbers APAFIS#4597-2016031819254696.V3, APAFIS#9122-2017030117214997v3).

Animals and data

The experimental animals were *Romane* ewes, historically known as *INRA401*, a composite breed obtained from *Berrichon du Cher* and *Romanov* breeds (Ricordeau et al., 1992). The ewes were reared at the INRAE Experimental Farm *La Fage* (*Causse du Larzac*, Roquefort-sur-Soulzon, Aveyron, south of France) between 2012 and 2019 (n=532). They were reared exclusively outdoor, under extensive conditions, on approximately 280 ha of rangelands, in a flock of 250 reproductive females. First mating was performed at 7 (for ewes born in 2017 and 2018) or 19 (for ewes born earlier than 2017) months of age and in autumn each year to obtain a peak of lambing at spring. The *Romane* ewes produced on average 2.2 live lambs per lambing in our conditions. Ewes suckled lambs for approximately 80 days while they grazed successively fertilized and natural rangelands providing grass for the suckling period. The main features of management in this farming system have been previously described in details (Molenat et al., 2005; González-García et al., 2014; González-García and Hazard, 2016). Additional ewes (n=66), reared in indoor conditions (INRAE Experimental Farm *La Sapinière*, Osmoy, center of France) were included in the analyses. These ewes were half-sibs of those reared in extensive conditions. These ewes were added in order to increase power of QTL detection.

All the ewes were individually monitored for their BCS and their pedigree information were recorded. All the data were recorded in an INRAE experimental database for sheep and goats: GEEDOC (<https://germinal.toulouse.inra.fr/~mcbatut/GEEDOC/>). The BCS measurements used in this study were collected regularly during one to three productive cycles, according to the following physiological stage schedule: mating (-**M**; 15 days before, November), early pregnancy (-**Pa**; 40 ± 15 days after mating (**DAM**), December), mid-pregnancy (-**Pb**; 80 ± 14 DAM, January), lambing (-**L**; 160 ± 16 DAM, April), early suckling (-**Sa**; 190 ± 14 DAM, April), end of the suckling period (-**Sb**; 230 ± 15 DAM, June), weaning (-**W**; 250 ± 16 DAM, June) and post-weaning period (-**Wp**; 310 ± 12 DAM, August). The scale described by Russel et al. (1969) was used for BCS measurements and adapted with a subdivision of 0.1 increments ranging from 1 (emaciated) to 5 (obese). The same two operators systematically recorded the BCS measurements and underwent regular training sessions for calibration. To characterize BRD, differences in BCS between pairs of physiological stages were calculated and analysed (i.e. **BCS-M:Pa**, **BCS-Pa:L**, **BCS-L:Sa**, **BCS-Pa:W**, **BCS-W:Wp** and **BCS-W:M**; Macé et al., 2019). Ewes reared in extensive conditions had measurements at all the stages, whereas ewes reared in intensive conditions had only five measurements during a productive cycle (i.e. -**M**, -**Pa**, -**L**, -**Sa**, -**W**).

Descriptive Statistics

Analyses of variance were realised, taking into account the repeated measures, with the MIXED procedure of SAS (version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC) to test relevant effects and interactions

affecting BCS. The age at first lambing, the parity of the ewe, the litter size, the year of measurement and the breeding system of the ewe were identified as fixed effects. The age at first lambing effect took into account ewes lambing for the first time at 1 or 2 years old (classes 1 and 2, respectively), the parity effect took into account first, second, third and more lambing (classes 1, 2 and 3, respectively), the litter size effect took into account the number of lambs born and suckled (class 1, ewes lambing and suckling singletons; class 2 ewes lambing twins and suckling one lamb; class 3, ewes lambing and suckling twins; and class 4, ewes lambing and suckling more than twins), the breeding system effect took into account whether the ewe was reared in *extensive* or *intensive conditions* (classes 1 and 2, respectively). The first-order interactions between age at first lambing × litter size and parity × litter size were tested. An effect was considered significant if $P < 0.05$.

SNP genotypes and quality control

A total of 869 genotyped sheep were used including 603 ewes having BR phenotypes, 226 dams and 40 sires. Three SNP chips differing in the number of SNP were used for the genotyping: 463 sheep were genotyped with a medium density (**MD**) chip named Illumina OvineSNP50 Beadchip (i.e. 54,241 SNPs), 180 sheep were genotyped with a low density (**LD**) chip named 15K Beadchip (i.e. 16,560 SNPs) and 226 sheep were genotyped with a high density (**HD**) chip (i.e. 606,006 SNPs). Dams and sires were genotyped with either MD or HD chip (92 parents and 174 parents, respectively). Concerning ewes genotyped with LD chip, all ewes had their sire genotyped (i.e. 21 genotyped sires) and 160 ewes had both parents genotyped.

The same quality control of genotyping was performed for the three different chip. Individuals with a call rate below 0.95 and with Mendelian inconsistencies were discarded (i.e. 5 genotyped and phenotyped ewes removed). The SNPs with a call rate below 0.98, a minor allele frequency below 1 % or inconsistent Hardy-Weinberg disequilibrium were discarded. The PLINK software was used to detect incompatible genotypes between sires, dams and offspring (Chang et al., 2015). When the total number of incompatible SNPs was more than 2 % of all SNPs, ewes were kept in the analyses and the parents in error were replaced by missing values (14 ewes concerned). For ewes genotyped with the HD chip, only SNPs present on the MD chip or LD chip were kept. The ewes genotyped with LD chip were imputed to MD chip, using the Fimpute software (Sargolzaei et al., 2014). Finally, after quality controls and imputation, 598 ewes (167, 383, and 48 ewes originally genotyped with LD, MD and HD chip, respectively) and 43,924 autosomous SNPs were retained for QTL analyses.

QTL detection method

Genome-wide association (**GWAS**) analysis was performed with a univariate linear mixed model in GEMMA software (Zhou, 2012) for the whole population genotyped. The average value of BCS and

Δ BCS between parities, for each physiological stage considered, was used as phenotype in the GWAS analysis. This analysis was performed for all the 26 autosomes chromosomes. The percentage of variance explained by each SNP was calculated as follows [I] (Sanchez et al., 2019):

$$[I] \quad \% \sigma_p^2 = 100 \left(\frac{2p(1-p)\alpha^2}{\sigma_p^2} \right)$$

with σ_p^2 the phenotypic variance of the trait, p the frequency of allelic substitution effect of the SNP and α the estimated allelic substitution effect of the SNP. Chromosomewise [II] and genomewise [III] significance thresholds were obtained by correcting for multiple testing assuming that the number of independent tests were equal to the number of SNPs analysed (i.e. Bonferroni correction; Benjamini et Hochberg, 1995). Formula to get thresholds were the following:

$$[II] \quad \text{BONF}_{\text{chr } i} = -\log_{10} \left(\frac{\alpha}{\text{SNPs } i} \right)$$

$$[III] \quad \text{BONF}_{\text{geno}} = -\log_{10} \left(\frac{\alpha}{\text{SNPs } \textit{geno}} \right)$$

with *SNPs i* the number of SNPs for chromosome *i* and *SNPs geno* the total number of SNPs at the genome level (i.e. 43,924 autosomous SNPs) and considering $\alpha=5\%$. The genomewise significance threshold was thus equal to 5.94. In this study, a region was qualified as a QTL region if at least one SNP of a peak was above the significance thresholds. Manhattan plots of the GWAS results were produced with R software (Rstudio desktop, version 1.2.5042). Candidate genes were searched in the identified QTL regions (with an interval of $\pm 1\text{Mb}$) using the Ensembl and Uniprot database (Consortium T.U. Uniprot, 2018; Yates et al., 2020).

Genotype Effect

Analyses of variance were realised to test the effect of some genotypes on BCS and Δ BCS with the MIXED procedure of SAS (version 9.4; SAS Institute Inc., Cary, NC), considering the SNP as a fixed effect. The genotype effect was assessed for the most significant SNPs in GWAS (i.e. at genomewise level) and for the SNP located in the LEPR gene previously identified to be linked with BR (Halder et al., 2014).

Results

Descriptive statistics

The BCS and Δ BCS traits, calculated over several productive cycles, were significantly affected by the parity and the age at first lambing of the ewe, the litter size, the year of measurements and the breeding system at several physiological stages (Tables1 & 2). The first-order interaction parity \times litter size was significant ($P < 0.05$) for BCS traits except for BCS-L and BCS-W and were only significant for BCS-Pa:L and BCS-W:Wp ($P < 0.05$) and not for the other Δ BCS traits. The first-order

interaction age at first lambing \times litter size was only significant ($P < 0.05$) for BCS-M, BCS-Sb and BCS-M:Pa.

A significant increase ($P < 0.01$) in BCS was observed for BCS-Pb, BCS-Sa, BCS-W, BCS-Wp between parities 1 to 3 and a decrease in BCS was observed for BCS-M and BCS-Pa between parities 1 and 2 (Table 1). A significant ($P < 0.05$) increase in BCS gain was observed for BCS-M:Pa (i.e. between parities 1 and 2) whereas a decrease in BCS gain was observed for BCS-W:Wp (i.e., between parities 2 and 3) with the increase in parity (Table 2). A decrease in BCS loss was observed for BCS-Pa:W and BCS-Pa:L with the increase in parity (Table 2). The litter size effect was significant ($P < 0.05$) for BCS-L, BCS-Sa, BCS-Sb, BCS-W and BCS-Wp with a decrease in BCS for larger litter size (Table 1). BCS loss increased for BCS-Pa:W, BCS-Pa:L, BCS-L:Sa and BCS gain decreased for BCS-M:Pa for larger litter size ($P < 0.05$; Table 2). The effect of the age at first lambing was significant ($P < 0.05$) for all BCS traits, except BCS-Sa, BCS-Sb and BCS-W, with a higher BCS for younger ewes at BCS-M, BCS-Pa, BCS-Pb, BCS-L and a lower BCS for younger ewes at BCS-Wp (Table 1). A significant ($P < 0.01$) increase in BCS gain was observed for BCS-M:Pa, BCS-W:Wp and a decrease in BCS loss was observed for BCS-Pa:W, BCS-L:Sa for ewes that lambed at 2 years of age (Table 2). The breeding system and the year effects were significant ($P < 0.01$) for all BCS traits and Δ BCS. Ewes had higher BCS levels in intensive conditions than extensive conditions whatever the physiological stage considered. Effect of breeding system on BCS gains and losses varied depending on the physiological stage.

GWAS analyses

The QTLs reaching the chromosomewise (CW) or genomewise (GW) thresholds were reported in Table 3. Three QTLs reached the GW significance threshold and 28 reached the CW significance thresholds. Among these 31 QTLs, sixteen were related to BCS traits and 15 were related to Δ BCS. These QTLs were located on 12 chromosomes. Estimated QTL effects ranged from 1.03 (BCS-L on OAR2) to 4.10 % (BCS-W:Wp on OAR12) of the respective phenotypic variance.

On OAR1, four significant associations at the CW significance threshold were found between BCS-Pb and SNPs located between 39.06 and 40.87 Mb, explaining 2.23 to 2.72 % of the variance for the trait (Figure 1 and Table 3). Three significant associations were identified for BCS-Sb on OAR3 between 137.12 and 137.19 Mb. One significant association was also identified for BCS-Sb on OAR10 at 59.52 Mb. Only one QTL were identified for BCS-M, BCS-W and BCS-Wp on OAR17, OAR1 and OAR19, respectively (Table 3).

Three QTLs were identified for BCS-Pa, on OAR1, OAR11 and OAR17 (Figure 1 and Table 3). The QTL on OAR 11 was also significantly associated with BCS-Pa:W at exactly the same location (59.04 Mb; i.e. the same SNP involved) and was significant at the GW threshold (Figure 1). Three others

associations were identified for BCS-Pa:W in OAR6 between 47.9 and 53.13 Mb at CW threshold. Three QTLs were identified for BCS-L on OAR1, OAR2 at the CW threshold and on OAR8 at the GW threshold (Figure 1 and Table 3). This QTL region on OAR8 (i.e. 70.52 Mb) was also significantly associated with BCS-L:Sa at the CW threshold. An additional association was detected on OAR8, at 8 Mb from this last QTL, for BCS-L:Sa. A third QTL was found for BCS-L:Sa on OAR9 at the GW threshold (Figure 1). Two QTLs were associated at CW threshold with BCS-W:M on OAR9 (i.e. at 4 Mb from the QTL associated with BCS-L:Sa) and on OAR19. Three QTLs were identified for BCS-M:Pa on OAR9, OAR12 and OAR20, always at the beginning of each chromosome (Table 3). Finally, two QTLs were identified for BCS:W-Wp on OAR11 and OAR12.

Genotypes analyses

Body condition score levels at several physiological stages significantly varied depending on the genotypes of the SNP *oar3_OAR1_40857869* ($P < 0.05$) (Table 4). Homozygous (AA) ewes for the SNP showed higher BCS at all physiological stages, except at BCS-M and BCS-Wp, compared to homozygous (GG) ewes. The heterozygous (AG) ewes for the SNP had a similar BCS compared to homozygous (GG) ewes at almost all physiological stages, except at BCS-Pb and BCS-Sa where BCS levels were intermediate compared to those in homozygous (G/G and A/A) ewes.

The SNP *OAR8_75757143.1* affected significantly ($P < 0.05$) BCS-Pb, BCS-L, BCS-Pa:L and BCS-L:Sa (Table 4). Heterozygous ewes (AC) for this SNP had a higher BCS-Pb, a lower BCS-L, a higher loss of BCS between early pregnancy and lambing (BCS-Pa:L) and a lowest loss of BCS between lambing and early suckling (BCS-L:Sa) compared to homozygous ewes C/C. Homozygous ewes A/A for this SNP had similar BCS and Δ BCS compared to homozygous ewes C/C. Heterozygous ewes A/C also had similar BCS and Δ BCS to homozygous ewes A/A.

The SNP *OAR9_65510653.1* affected significantly ($P < 0.05$) BCS and Δ BCS traits (Table 4). Heterozygous ewes A/C had a higher BCS-Pa, BCS-L and a lower BCS-Sa and BCS-Wp compared to homozygous ewes C/C. Heterozygous ewes A/C had a higher loss of BCS, up to three fold, between early pregnancy and weaning (BCS-Pa:W) and between lambing to early suckling (BCS-L:Sa), a lower loss between early pregnancy and lambing (BCS-Pa:L) compared to homozygous ewes C/C. Finally, heterozygous ewes A/C had a two fold higher BCS gain between weaning and mating (BCS-W:M) when compared to homozygous ewes C/C. Homozygous ewes for the genotype A/A were not found in this study.

The SNP *OAR11_63846580.1* significantly affected ($P < 0.05$) several BCS and Δ BCS traits (Table 4). Homozygous ewes A/A for this SNP and heterozygous ewes A/G had a higher BCS-Pa and BCS-L compared to homozygous ewes G/G. Homozygous ewes A/A for this SNP and heterozygous ewes A/G

had also a higher loss in BCS, up to two fold, between early pregnancy to weaning (BCS-Pa:L) and between lambing to suckling (BCS-L:Sa) compared to homozygous ewes G/G. Heterozygous ewes A/G also showed a higher gain in BCS between mating and early pregnancy (BCS-M:Pa) compared to homozygous ewes G/G. The BCS of homozygous ewes for the mutation A/A was not different from heterozygous ewes A/G whatever the physiological stage or the changes in BCS.

Discussion

The aim of the present study was to provide new knowledge about genomic loci underlying BR traits in sheep. This was achieved by studying a range of BCS traits at and between different physiological stages through successive productive cycles in Romane ewes, and by analysing SNP information to detect QTLs.

Body reserve dynamics

Body reserves changes throughout ewe productive cycles described in the present study were consistent with those previously described in our experimental conditions (Macé et al., 2018; 2019). Body reserves changes over time were highly influenced by physiological stages. Generally, BR accretion was observed from weaning to early pregnancy whereas BR mobilization was observed from mid-pregnancy to weaning, which is likely linked to the negative energy balance induced by the increase in energetic requirements during pregnancy and suckling periods. The biological effects on BCS levels and BCS changes over time found in the present study were fully consistent with those described in previous studies (Macé et al., 2018; 2019).

QTLs for BR traits

As far as we know, this is the first study for ruminants mapping QTLs for BR levels and changes at keys physiological stages. Plenty of QTLs have been found previously for conformation traits and carcass fatness in sheep (Hu et al., 2019), but not yet for BR traits in living and productive ewes.

The GWAS analyses resulted in mapping many QTLs involved in BR levels and BRD traits. Findings were of most interest for a few regions due to several correlated traits mapping to a limited region (OAR8, 11), several close SNPs associated with same trait (OAR1, 3, 6) and/or a high level of significance (OAR8, 9 and 11). The QTL regions detected on OAR8 (i.e. 70.53Mb) and OAR11 (i.e. 59.04Mb) were each associated with two correlated traits and showed high level of significance for one of the two traits. The two correlated traits on OAR8 QTL region were a BR level at lambing (BCS-L), and BR change between lambing and early suckling (BCS-L:Sa). The two correlated traits on OAR11 QTL region were a BR level at early pregnancy (BCS-Pa) and BR change between early pregnancy and weaning (BCS-Pa:W). Interestingly, these two QTL regions on OAR8 and OAR11 appeared both associated BR mobilization traits. When looking for the genotype effects of the two significant SNPs

(i.e. OAR8_75757143.1 and OAR11_63846580.1, respectively) in these regions, the effects on the associated traits were confirmed. In addition, these two SNPs also showed additional effects on other BR traits while no significant associations were found by GWAS. These results confirmed these two significant SNPs do have an effect on ewe's BRD. The QTL region on OAR11 (at 59.04 Mb) appeared as the most interesting one for BR mobilization since BR loss between early pregnancy to weaning was previously reported as the most heritable trait (Macé et al., 2018). Interestingly, analyses of the genotype effects of the SNP associated in this QTL region highlight not only higher BR mobilization but also higher BR levels during pregnancy and suckling in homozygous ewes for the lowest frequent genotype compared to the other ewes. In addition, a previous study realized on sheep (Hazard, personal communication) also showed a QTL region on OAR11 at 58.50 Mb associated with BCS levels at mating, lambing and weaning. The third highly significant QTL region found in the present study was located on OAR9 (i.e. 62.13Mb) and associated with BR loss between lambing and early suckling. When looking for the genotype effect of the significant SNP present in this region (i.e. OAR9_65510653.1), in addition to affect BR levels at several physiological stages, all the traits related to BR loss were affected by the genotype and the highest effect was found for the associated trait detected in GWAS. These results confirmed the relevance of this QTL region on OAR9 for BR traits. Interestingly, Zhang et al. (2013) previously reported QTLs region associated with post-weaning growth in sheep on OAR8 at 70.30 Mb, OAR9 at 61.36 Mb and OAR11 at 28.02 Mb, very close to the QTLs associated with BR traits found in the present study, on OAR8, 9 and 11 at 70.53 Mb, 62.13 Mb and 27.64 Mb, respectively. Considering these previous results and present ones, one cannot exclude that the three most significant QTL regions found to be associated with BR traits in the present study, may be also involved in growth traits.

A consistent region was also found in the present study on OAR1 exhibiting four close SNPs associated with BR level at mid-pregnancy. Interestingly, a previous study also reported QTLs on OAR1, at 44.73 Mb, associated with BCS levels at mating, pregnancy, lambing and weaning, and at 38.23 Mb associated with changes in non-esterified fatty acids levels between lambing and suckling (Hazard, personal communication). When looking for the genotype effect of the SNP oar3_OAR1_40857869, the effect on the associated trait was confirmed. This SNP also showed additional effects on BCS levels at several physiological stages but not on BCS changes over time. Similarly to the QTL region on OAR1, QTL regions on OAR3 and 6 exhibited each several close SNPs associated with the same trait. SNPs located in the QTL on OAR3 were associated with BR level at late suckling and those located in the QTL on OAR6 were associated with BR loss between early pregnancy and weaning. Previous studies in sheep identified QTLs for body weight and composition traits on OAR6 but the genomic region previously found (i.e. between 36.15 and 38.56 Mb) did not

overlap with the region identified in the present study (between 47.91 and 53.13 Mb) (Riggio et al., 2013; Al-Mamun et al., 2015).

Genes underlying BRD traits

Even if further studies are needed to validate the QTL effects found in this study, some candidate genes that may underlying relevant QTL effects are describe here. Bioinformatics tools were used to search for common regions between present QTLs and the location of genes already described to be associated with fatness traits in mammals or involved in biological functions related to fatness (Consortium T.U. Uniprot, 2018; Yates et al., 2020). Candidate genes are presented in Table 5 for all QTL regions identified. We described below candidate genes found in five main QTL regions on OAR1, OAR3, OAR8, OAR9 and OAR11.

The QTL region on chromosome 1 (39.06 to 40.87 Mb) associated with BR levels at mid-pregnancy, maps with two interesting candidate genes: *PGM1* (phosphoglucomutase 1) and *LEPR* (leptin receptor). *PGM1* is known to have a central role in gluconeogenesis and glycolysis in human (Putt et al., 1993). Involvement of PGM1 in energy metabolism and the QTL found close to this gene in the present study makes PGM1 a potential candidate also for BR regulation in sheep and more generally in mammals. The *LEPR* gene codes for the receptor of the leptin hormone. The leptin hormone is secreted by adipose tissue and, among its numerous actions, can induce lipolysis when present in large quantity (Heiman et al., 1999). By using a candidate gene approach in Davedale ewes, Haldar et al. (2014) identified SNPs in *LEPR* gene. One of the SNP they identified is located at 40,857,869 bp on chromosome 1, the same position than one of the four SNPs we identified on OAR1 in our study. Haldar et al. (2014) described a mutation that occurred at this position, modifying a guanine (G) to an adenine (A). This mutation consisted in a substitution in amino acid from Proline to Serine (a polar to a nonpolar amino acid substitution) in a relatively conserved domain, whereas this Serine is not observed in other species (Haldar et al., 2014). They identified a strong association ($P < 0.001$) between this SNP and adult body weight, with ewes having the mutation being heavier than the other ewes. They also identified that, for ewes homozygous for the mutation, BCS at 18 months of age was 5 to 10 % greater ($P < 0.05$) than for the wild-typed ewes. This is in accordance with our present results showing higher fatness in ewes carrying the mutation. The action of the *LEPR* gene was also described in mice, with mutations leading to leptin signalling deficiency associated to obesity whereas overexpression was associated with skinny mouse (Yura et al., 2000; Donato et al., 2011). In pigs, the *LEPR* gene was associated with backfat thickness and fat storage (Lee et al., 2006). An additional QTL associated with BR levels during pregnancy was found on chromosome 1 at 244.63 Mb. In this region, the QTL associated with BCS at early pregnancy overlaps with *GK5* (glycerol kinase

5, 244,754,098 – 244,830,826bp) gene. The *GK5* gene was previously described to participate to the regulation of cellular glycerol uptake in beef cattle (Lindholm-Perry et al., 2017). Knowing that glycerol is one of the product of lipolysis in adipose tissue (Langin, 2006), *GK5* may be involved in fatness regulation in ruminants.

Several candidate genes are located close to the QTL on chromosome 3 (137.12 to 137.19 Mb), found to be associated with BR level at mid-pregnancy in our study. Among the genes, one is of particular interest, the *PRKAG1* (protein kinase ATP-activated non catalytic subunit gama 1) gene, which is supposed to have an impact on backfat thickness in pigs (Demeure et al., 2004). On chromosome 17, the QTL mapped at 14,52 Mb and associated with BR level at mating, was close to the *GAB1* gene (GRB2 associated binding protein 1). This gene is probably involved in signalling by the epidermal growth factor receptor and the insulin receptor (Holgado-Madruga et al., 1996).

One of the two QTL regions identified on chromosome 8 (at 70.53 Mb) associated with BR level at lambing and BR loss between lambing and early suckling maps within an interesting candidate gene named *GRM1* (glutamate metabotropic receptor 1). This gene is known to be a critical regulator of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis that regulates many metabolic pathways, including energy storage and expenditure (Menke et al., 2012). This gene was also identified by Zhang et al. (2013) to be associated with post-weaning body weight gain.

Two candidate genes, associated with growth and fatness traits, are located close to the QTL region on OAR9 (between 62.13 and 66.78 Mb) found in our study associated with BR loss between lambing and early suckling and BR gain between weaning and mating. These two genes are *TRPS1* and *SYBU* (tricho-rhino-phalangeal syndrome type I and syntabulin, respectively). Zhang et al. (2013) found a QTL, close to *TRPS1* gene, and associated with post-weaning body weight gain in sheep. The *SYBU* gene is a microtubule involved in glucose-stimulated insulin secretion in mice (Ying et al., 2012). Knowing the active role of insulin regulations on lipogenesis in adipose tissue (Chilliard et al., 1998), *SYBU* gene constitutes an interesting candidate gene for BR regulation in ruminants.

The QTL region on chromosome 11 (59.05 Mb), associated with BR level at early pregnancy and BR loss between early pregnancy to weaning, maps close to several candidate genes involved in lipid transportation. These genes are *ABCA5*, *ABCA6* and *ABCA10* (ATP binding cassette subfamily A member 5, 6 and 10, respectively) and known to have a lipid transporter activity, at least in mouse and human (Albrecht and Viturro, 2007). The other QTL found in the present study on OAR11 (27.64Mb) and associated with BR gain is located very proximate to three candidate genes of the same family, *ALOX15B*, *ALOX12B*, *ALOXE3* (arachinodate 15-lipoxygenase B, arachinodate 12-

lipoxygenase B, hydroperoxide isomerase, respectively). These three genes are known to be a part of the lipid metabolic process (Yoshimoto and Yamamoto, 1995).

Last, other candidate genes in the QTL region on chromosome 19 (43.46 Mb), *HTD2*, *ABHD6* and *APPL1* were also of interest due to their role in fatty acid metabolic process, insulin signalling pathways and glucose import (Fang et al., 2008; Hiltunen et al., 2009; Thomas et al., 2013). On chromosome 2, the QTL region contained one interesting candidate gene named *PID1*, known to be an important mediator in the development of obesity-related insulin resistance in humans and animals (Xu et al., 2013).

Conclusion

The work reported here is the first SNP-based QTL detection for body reserves traits at key physiological stages in sheep. We reported various QTLs with low to moderate effects. Five main QTL regions associated with BR levels and BR gain or loss were identified on OAR1, OAR3, OAR8, OAR9 and OAR11. These QTL regions harbour several interesting candidate genes previously described to be associated with fatness, weight and composition traits or involved in energy or lipid metabolism. The present identification of QTLs and candidate genes associated with body reserves traits will provide new opportunities for deeper understanding of the genetic regulation involved in body reserves management in mammals.

References

- Albrecht, C., and E. Viturro. 2007. The ABCA Subfamily—Gene and Protein Structures, Functions and Associated Hereditary Diseases. *Pflügers Archiv - European Journal of Physiology* 453 (5): 581-89. <https://doi.org/10.1007/s00424-006-0047-8>.
- Al-Mamun, H. A., P. Kwan, S. A. Clark, M. H. Ferdosi, R. Tellam, and C. Gondro. 2015. Genome-wide association study of body weight in Australian Merino sheep reveals an orthologous region on OAR6 to human and bovine genomic regions affecting height and weight. *Genetics Selection Evolution* 47 (1): 66. <https://doi.org/10.1186/s12711-015-0142-4>.
- Benjamini, Y., and Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate - A practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B-Methodological*, 57, 289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>.
- Bolormaa, S., K. Gore, J. H. J. van der Werf, B. J. Hayes, and H. D. Daetwyler. 2015. Design of a Low-Density SNP Chip for the Main Australian Sheep Breeds and Its Effect on Imputation and Genomic Prediction Accuracy. *Animal Genetics* 46 (5): 544-56. <https://doi.org/10.1111/age.12340>.

- Chang, C. C., C. C. Chow, L. C. Tellier, S. Vattikuti, S. M. Purcell, and J. J. Lee. 2015. Second-Generation PLINK: Rising to the Challenge of Larger and Richer Datasets. *GigaScience* 4 (1).
<https://doi.org/10.1186/s13742-015-0047-8>.
- Chiu, C. Y., S. Leng, K. A. Martin, E. Kim, S. Gorman, and D. M. J. Duhl. 1999. Cloning and Characterization of T-Cell Lymphoma Invasion and Metastasis 2 (TIAM2), a Novel Guanine Nucleotide Exchange Factor Related to TIAM1. *Genomics* 61 (1): 66-73.
<https://doi.org/10.1006/geno.1999.5936>.
- Chilliard, Y., F. Bocquier, and M. Doreau. 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reproduction Nutrition Development* 38 (2): 131-52. <https://doi.org/10.1051/rnd:19980201>.
- Dechow, C. D., G. W. Rogers, and J. S. Clay. 2002. Heritability and Correlations Among Body Condition Score Loss, Body Condition Score, Production and Reproductive Performance. *Journal of Dairy Science* 85 (11): 3062-70. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(02\)74393-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(02)74393-2).
- Demeure, O., L. Liaubet, J. Riquet, and D. Milan. 2004. Determination of PRKAG1 Coding Sequence and Mapping of PRKAG1 and PRKAG2 Relatively to Porcine Back Fat Thickness QTL. *Animal Genetics* 35 (2): 123-25. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2004.01102.x>.
- Donato Jr, J., R. M. Cravo, R. Frazão, and C. F. Elias. 2011. Hypothalamic Sites of Leptin Action Linking Metabolism and Reproduction. *Neuroendocrinology* 93 (1): 9-18.
<https://doi.org/10.1159/000322472>.
- Dong, Q., H. N. Ginsberg, and B. F. Erlanger. 2001. Overexpression of the A1 adenosine receptor in adipose tissue protects mice from obesity-related insulin resistance. *Diabetes, Obesity and Metabolism* 3 (5): 360-66. <https://doi.org/10.1046/j.1463-1326.2001.00158.x>.
- Dumont, B., E. González-García, M. Thomas, L. Fortun-Lamothe, C. Ducrot, J. Y. Dourmad, and M. Tichit. 2014. Forty Research Issues for the Redesign of Animal Production Systems in the 21st Century. *Animal* 8 (8): 1382-93. <https://doi.org/10.1017/S1751731114001281>.
- Fang Q. C., Jia W. P., Gao F., Zhang R., Hu C., Wang C. R., Wang C., et al. 2008. Association of Variants in APPL1 Gene With Body Fat and Its Distribution in Chinese Patients With Type 2 Diabetic Mellitus. *Zhonghua Yi Xue Za Zhi* 88 (6): 369-72.
<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18581887/>.
- González-García, E., V. Gozzo de Figuereido, D. Foulquie, E. Jousserand, P. Aufran, S. Camous, A. Tesniere, F. Bocquier, and M. Jouven. 2014. Circannual body reserve dynamics and metabolic

- profile changes in Romane ewes grazing on rangelands. *Domestic Animal Endocrinology* 46 (janvier): 37-48. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2013.10.002>.
- González-García, E., and D. Hazard. 2016. Growth rates of Romane ewe lambs and correlated effects of being mated as hoggets or two-tooth ewes on first offspring performance. *Livestock Science* 189 (C): 63-69. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2016.04.022>.
- González-García, E., A. Tesniere, S. Camous, F. Bocquier, F. Barillet, and P. Hassoun. 2015. The Effects of Parity, Litter Size, Physiological State, and Milking Frequency on the Metabolic Profile of Lacaune Dairy Ewes. *Domestic Animal Endocrinology* 50 (janvier): 32-44. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2014.07.001>.
- Haldar, A., M. C. French, R. Brauning, S. J. Edwards, A. R. O'Connell, P. A. Farquhar, G. H. Davis, P. D. Johnstone, and J. L. Juengel. 2014. Single-Nucleotide Polymorphisms in the LEPR Gene Are Associated with Divergent Phenotypes for Age at Onset of Puberty in Davigdale Ewes. *Biology of Reproduction* 90 (2). <https://doi.org/10.1095/biolreprod.113.115923>.
- Heiman, M.L., Sloop, K.W., Chen, Y. and Caro, J.F. 1999. Extension of neuroendocrine axes to include leptin. *Journal of Animal Science*, 77 (3), 33-42. https://doi.org/10.2527/1999.77suppl_333x
- Hiltunen, J. K., M. S. Schonauer, K. J. Autio, T. M. Mittelmeier, A. J. Kastaniotis, and C. L. Dieckmann. 2009. Mitochondrial Fatty Acid Synthesis Type II: More than Just Fatty Acids. *Journal of Biological Chemistry* 284 (14): 9011-15. <https://doi.org/10.1074/jbc.R800068200>.
- Holgado-Madruga, M., D. R. Emler, D. K. Moscatello, A. K. Godwin, and A. J. Wong. 1996. A Grb2-Associated Docking Protein in EGF- and Insulin-Receptor Signalling. *Nature* 379 (6565): 560-64. <https://doi.org/10.1038/379560a0>.
- Hu, Z. L., C. A. Park, and J. M. Reecy. 2019. Building a Livestock Genetic and Genomic Information Knowledgebase through Integrative Developments of Animal QTLdb and CorrDB. *Nucleic Acids Research* 47 (D1): D701-10. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1084>.
- Katayama, K., K. Yamada, V. G. Ornthalalai, T. Inoue, M. Ota, N. P. Murphy, and J. Aruga. 2010. Slitrk1 -Deficient Mice Display Elevated Anxiety-like Behavior and Noradrenergic Abnormalities. *Molecular Psychiatry* 15 (2): 177-84. <https://doi.org/10.1038/mp.2008.97>.
- Kenyon, P. R., S. K. Maloney, and D. Blache. 2014. Review of sheep body condition score in relation to production characteristics. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 57 (1): 38-64. <https://doi.org/10.1080/00288233.2013.857698>.

- Koenen, E. P. C., R. F. Veerkamp, P. Dobbelaar, and G. De Jong. 2001. Genetic Analysis of Body Condition Score of Lactating Dutch Holstein and Red-and-White Heifers. *Journal of Dairy Science* 84 (5): 1265-70. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)74588-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)74588-2).
- Langin, D. 2006. Control of Fatty Acid and Glycerol Release in Adipose Tissue Lipolysis. *Comptes Rendus Biologies, Maladies du tissu adipeux*, 329 (8): 598-607. <https://doi.org/10.1016/j.crvl.2005.10.008>.
- Lee, K. T., E. W. Park, S; Moon, H. S. Park, H. Y. Kim, G. W. Jang, B. H. Choi, et al. 2006. Genomic Sequence Analysis of a Potential QTL Region for Fat Trait on Pig Chromosome 6. *Genomics* 87 (2): 218-24. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2005.09.002>.
- Lindholm-Perry, A. K., H. C. Cunningham, L. A. Kuehn, J. L. Vallet, J. W. Keele, A. P. Foote, K. M. Cammack, and H. C. Freetly. 2017. Relationships between the Genes Expressed in the Mesenteric Adipose Tissue of Beef Cattle and Feed Intake and Gain. *Animal Genetics* 48 (4): 386-94. <https://doi.org/10.1111/age.12565>.
- Macé, T., E. González-García, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, C. Robert-Granié, and D. Hazard. 2019. Intra-Flock Variability in the Body Reserve Dynamics of Meat Sheep by Analyzing BW and Body Condition Score Variations over Multiple Production Cycles. *Animal* 13 (9): 1986-98. <https://doi.org/10.1017/S175173111800352X>.
- Macé, T., E. González-García, J. Pradel, S. Parisot, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, and D. Hazard. 2018. Genetic Analysis of Robustness in Meat Sheep through Body Weight and Body Condition Score Changes over Time. *Journal of Animal Science*, août. <https://doi.org/10.1093/jas/sky318>.
- Mendizabal, J. A., R. Delfa, A. Arana, and A. Purroy. 2011. Body condition score and fat mobilization as management tools for goats on native pastures. *Small Ruminant Research*, Special Issue: Technological development and associative attempts to a sustainable goat production, 98 (1): 121-27. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2011.03.029>.
- Menke, A., P. Sämann, S. Kloiber, D. Czamara, S. Lucae, J. Hennings, A. Heck, et al. 2012. Polymorphisms within the Metabotropic Glutamate Receptor 1 Gene Are Associated with Depression Phenotypes. *Psychoneuroendocrinology* 37 (4): 565-75. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2011.09.003>.
- Moghaddar, N., K. P. Gore, H. D. Daetwyler, B. J. Hayes, and J. H. J. van der Werf. 2015. Accuracy of genotype imputation based on random and selected reference sets in purebred and

- crossbred sheep populations and its effect on accuracy of genomic prediction. *Genetics Selection Evolution* 47 (1): 97. <https://doi.org/10.1186/s12711-015-0175-8>.
- Molenat, G., D. Foulquie, P. Autran, J. Bouix, D. Hubert, M. Jacquin, F. Bocquier, and B. Bibe. 2005. Pour un élevage ovin allaitant performant et durable sur parcours : un système expérimental sur le Causse du Larzac. *Productions Animales-Paris-Institut National de la Recherche Agronomique* 18 (5): 323.
- Phocas, F., C. Belloc, J. Bidanel, L. Delaby, J. Y. Dourmad, B. Dumont, P. Ezanno, et al. 2016. Review: Towards the Agroecological Management of Ruminants, Pigs and Poultry through the Development of Sustainable Breeding Programmes: « Selection Goals and Criteria ». *Animal* 10 (11): 1749-59. <https://doi.org/10.1017/S1751731116000926>.
- Pryce, J. E., M. P. Coffey, and G. Simm. 2001. The Relationship Between Body Condition Score and Reproductive Performance. *Journal of Dairy Science* 84 (6): 1508-15. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)70184-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)70184-1).
- Putt, W., J. H. Ives, M. Hollyoake, D. A. Hopkinson, D. B. Whitehouse, and Y. H. Edwards. 1993. Phosphoglucosyltransferase 1: A Gene with Two Promoters and a Duplicated First Exon. *Biochemical Journal* 296 (2): 417-22. <https://doi.org/10.1042/bj2960417>.
- Ricordeau, G., L. Tchamitchian, J. C. Brunel, T. C. Nguyen, and D. François. 1992. La race ovine INRA 401: un exemple de souche synthétique.
- Riggio, V., O. Matika, R. Pong-Wong, M. J. Stear, and S. C. Bishop. 2013. Genome-Wide Association and Regional Heritability Mapping to Identify Loci Underlying Variation in Nematode Resistance and Body Weight in Scottish Blackface Lambs. *Heredity* 110 (5): 420-29. <https://doi.org/10.1038/hdy.2012.90>.
- Russel, A. J. F., J. M. Doney, and R. G. Gunn. 1969. Subjective Assessment of Body Fat in Live Sheep. *The Journal of Agricultural Science* 72 (3): 451-54. <https://doi.org/10.1017/S0021859600024874>.
- Sanchez, M. P., Y. Ramayo-Caldas, V. Wolf, C. Laithier, M. El Jabri, A. Michenet, M. Boussaha, S. Taussat, S. Fritz, A. Delacroix-Buchet, and M. Brochard. 2019. Sequence-based GWAS, network and pathway analyses reveal genes co-associated with milk cheese-making properties and milk composition in Montbéliarde cows. *Genetics Selection Evolution* 51 (1): 34. <https://doi.org/10.1186/s12711-019-0473-7>.
- Sargolzaei, M., Chesnais, J. and Schenkel, F. S., 2014. *Flmpute Users' Guide*. 17.

- Schousboe, K., G. Willemsen, K. O. Kyvik, J. Mortensen, D. I. Boomsma, B. K. Cornes, C. J. Davis, C. Fagnani, J. Hjelmberg, J. Kaprio, and M. De Lange. 2003. Sex Differences in Heritability of BMI: A Comparative Study of Results from Twin Studies in Eight Countries. *Twin Research and Human Genetics* 6 (5): 409-21. <https://doi.org/10.1375/twin.6.5.409>.
- Shackell, G. H., N. G. Cullen, and G. J. Greer. 2011. Genetic parameters associated with adult ewe liveweight and body condition. In: Proc. 19th Assoc. Adv. Anim. Breed. Genet. 103–6.
- Thomas, G., J. L. Betters, C. C. Lord, A. L. Brown, S. Marshall, D. Ferguson, J. Sawyer, M. A. Davis, J. T. Melchior, L. C. Blume, and A. C. Howlett. 2013. The Serine Hydrolase ABHD6 Is a Critical Regulator of the Metabolic Syndrome. *Cell Reports* 5 (2): 508-20. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2013.08.047>.
- UniProt: A Worldwide Hub of Protein Knowledge. 2019. *Nucleic Acids Research* 47 (D1): 506-15. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1049>.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, N. M. Fogarty, S. Hatcher, and W. S. Pitchford. 2014a. Season and Reproductive Status Rather than Genetics Factors Influence Change in Ewe Weight and Fat over Time. 1. Analysis of crossbred ewes. *Animal Production Science* 54 (6): 802-13. <https://doi.org/10.1071/AN13247>.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, N. M. Fogarty, S. Hatcher, and W. S. Pitchford. 2014b. Season and Reproductive Status Rather than Genetics Factors Influence Change in Ewe Weight and Fat over Time. 3. Analysis of Merino Ewes. *Animal Production Science* 54 (6): 821-30. <https://doi.org/10.1071/AN13247>.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, and W. S. Pitchford. 2016. The Impact of Selecting for Increased Ewe Fat Level on Reproduction and Its Potential to Reduce Supplementary Feeding in a Commercial Composite Flock. *Animal Production Science* 56 (4): 698-707. <https://doi.org/10.1071/AN14579>.
- Xu, H., G. Xu, D. Wang, C. Zheng, and L. Wan. 2013. Molecular Cloning and Tissue Distribution of the Phosphotyrosine Interaction Domain Containing 1 (PID1) Gene in Tianfu Goat. *Gene* 515 (1): 71-77. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.11.025>.
- Yang, J., A. Bakshi, Z. Zhu, G. Hemani, A. A. E. Vinkhuyzen, S. H. Lee, M. R. Robinson, J. R. Perry, I. M. Nolte, J. V. van Vliet-Ostaptchouk, and H. Snieder. 2015. Genetic variance estimation with imputed variants finds negligible missing heritability for human height and body mass index. *Nature genetics* 47 (10): 1114-20. <https://doi.org/10.1038/ng.3390>.

- Yates, A. D., P. Achuthan, W. Akanni, J. Allen, J. Allen, J. Alvarez-Jarreta, M.R. Amode, I.M. Armean, A.G. Azov, R. Bennett, and J. Bhai, 2020. Ensembl 2020. *Nucleic acids research*, 48(D1), 682-8. <http://doi:10.1093/nar/gkz966>.
- Ying, Y., L. Li, W. Cao, D. Yan, Q. Zeng, X. Kong, L. Lu, et al. 2012. The Microtubule Associated Protein Syntabulin Is Required for Glucose-Stimulated and CAMP-Potentiated Insulin Secretion. *FEBS Letters* 586 (20): 3674-80. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2012.08.025>.
- Yoshimoto, T., and S. Yamamoto. 1995. Arachidonate 12-Lipoxygenase. *Journal of Lipid Mediators and Cell Signalling, Molecular Biology of the Arachidonate Cascade*, 12 (2): 195-212. [https://doi.org/10.1016/0929-7855\(95\)00019-M](https://doi.org/10.1016/0929-7855(95)00019-M).
- Yura, S., Y. Ogawa, N. Sagawa, H. Masuzaki, H. Itoh, K. Ebihara, M. Aizawa-Abe, S. Fujii, and K. Nakao. 2000. Accelerated Puberty and Late-Onset Hypothalamic Hypogonadism in Female Transgenic Skinny Mice Overexpressing Leptin. *The Journal of Clinical Investigation* 105 (6): 749-55. <https://doi.org/10.1172/JCI8353>.
- Zhang, L., J. Liu, F. Zhao, H. Ren, L. Xu, J. Lu, S. Zhang, et al. 2013. Genome-Wide Association Studies for Growth and Meat Production Traits in Sheep. *PLoS ONE* 8 (6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066569>.
- Zhou, X., and Stephens M. 2012. Genome-Wide efficient mixed-model analysis for association studies. *Nature Genetics* 44: 821-24

Table 1. Summary of least-squares means for body condition score (BCS) variables (\pm standard error) at each physiological stage, according to the parity, the litter size, the age of the ewe at first lambing, the breeding system (extensive or intensive conditions) and the first-order interactions

| | | BCS-M | BCS-Pa | BCS-Pb | BCS-L | BCS-Sa | BCS-Sb | BCS-W | BCS-Wp |
|----------------------------------|-------|----------------|----------------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| Obs. | | 1153 | 1105 | 978 | 1104 | 1033 | 835 | 1069 | 920 |
| Parity | 1 | 3.20 (0.03) a | 3.46 (0.03) a | 2.72 (0.03) a | 3.15 (0.03) a | 2.54 (0.02) a | 2.47 (0.02) a | 2.50 (0.02) | 2.48 (0.02) a |
| | 2 | 2.96 (0.04) b | 3.39 (0.03) b | 2.74 (0.04) a | 3.15 (0.03) a | 2.59 (0.03) b | 2.49 (0.02) a | 2.51 (0.02) | 2.54 (0.03) b |
| | 3 | 3.12 (0.04) c | 3.47 (0.04) a | 2.90 (0.04) b | 3.19 (0.04) a | 2.63 (0.03) b | 2.51 (0.03) a | 2.58 (0.03) | 2.50 (0.03) a |
| | Sign. | *** | ** | *** | NS | *** | NS | ** | *** |
| Litter size | 1 | 2.96 (0.03) ab | 3.09 (0.03) ab | 2.85 (0.03) a | 2.93 (0.03) a | 2.69 (0.03) a | 2.63 (0.03) a | 2.53 (0.03) a | 2.61 (0.03) a |
| | 2 | 2.95 (0.03) a | 3.08 (0.03) a | 2.79 (0.03) b | 2.79 (0.03) b | 2.61 (0.03) b | 2.52 (0.03) b | 2.47 (0.03) b | 2.53 (0.03) b |
| | 3 | 3.00 (0.03) ab | 3.08 (0.03) a | 2.77 (0.04) b | 2.75 (0.03) b | 2.49 (0.03) c | 2.41 (0.03) c | 2.34 (0.03) c | 2.45 (0.03) c |
| | 4 | 3.10 (0.08) b | 3.21 (0.07) b | 2.73 (0.08) ab | 2.68 (0.07) b | 2.40 (0.03) d | 2.39 (0.04) c | 2.27 (0.03) d | 2.44 (0.04) c |
| | Sign. | NS | NS | NS | *** | *** | *** | *** | *** |
| Age at first lambing | 1 | 3.23 (0.05) a | 3.18 (0.05) a | 2.84 (0.06) a | 2.85 (0.05) a | 2.56 (0.04) a | 2.51 (0.04) a | 2.37 (0.03) a | 2.41 (0.04) a |
| | 2 | 2.77 (0.02) b | 3.05 (0.02) b | 2.73 (0.02) b | 2.72 (0.02) b | 2.54 (0.02) a | 2.47 (0.01) a | 2.43 (0.02) a | 2.61 (0.02) b |
| | Sign. | *** | ** | * | ** | NS | NS | NS (0.08) | *** |
| Breeding system | 1 | 2.97 (0.03) a | 3.02 (0.03) a | NA | 2.68 (0.03) a | 2.53 (0.02) a | NA | 2.37 (0.02) a | NA |
| | 2 | 3.22 (0.04) b | 3.85 (0.04) b | NA | 3.65 (0.04) b | 2.63 (0.03) b | NA | 2.70 (0.03) b | NA |
| | Sign. | *** | *** | NA | *** | ** | NA | *** | NA |
| Year | Sign. | *** | *** | *** | *** | *** | *** | *** | *** |
| Parity*Litter size | Sign. | *** | *** | * | NS | * | * | NS | ** |
| Age at first lambing*Litter size | Sign. | * | NS | NS | NS | NS | *** | NS | NS |

The significance probabilities for each fixed effect are provided.

a,b,c within a column and a fixed effect, values not sharing a common letter are different.

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

Obs., number of records; M, Mating; Pa, Early pregnancy; Pb, Mid-pregnancy; L, Lambing; Sa, Early suckling; Sb, End of suckling; W, Weaning; Wp, Post-weaning period; Sign., Significance probabilities; NS, Not Significant; NA, Not available.

Table 2. Summary of least-squares means for changes in body condition score (BCS) (\pm standard error) at each physiological stage, according to the parity, the litter size, the age of the ewe at first lambing, the breeding system (extensive or intensive conditions) and the first-order interactions

| | | BCS-M:Pa | BCS-Pa:W | BCS-Pa:L | BCS-L:Sa | BCS-W:Wp | BCS-W:M |
|----------------------------------|-------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|
| Obs. | | 1099 | 1065 | 1100 | 1028 | 915 | 710 |
| Parity | 1 | 0.29 (0.03) a | -0.94 (0.03) a | -0.29 (0.03) a | -0.63 (0.02) a | 0.14 (0.02) ab | 0.16 (0.03) a |
| | 2 | 0.46 (0.03) b | -0.81 (0.03) b | -0.21 (0.03) b | -0.61 (0.03) a | 0.17 (0.02) a | 0.15 (0.04) a |
| | 3 | 0.43 (0.04) b | -0.87 (0.04) c | -0.24 (0.04) ab | -0.58 (0.04) a | 0.09 (0.03) b | 0.11 (0.04) a |
| | Sign. | *** | *** | * | NS | ** | NS |
| Litter size | 1 | 0.18 (0.03) a | -0.55 (0.03) a | -0.16 (0.03) a | -0.26 (0.03) a | 0.14 (0.03) a | 0.30 (0.04) a |
| | 2 | 0.17 (0.02) a | -0.60 (0.03) a | -0.28 (0.03) b | -0.18 (0.03) b | 0.13 (0.03) a | 0.35 (0.04) a |
| | 3 | 0.10 (0.03) b | -0.72 (0.03) c | -0.33 (0.03) b | -0.33 (0.03) c | 0.11 (0.03) a | 0.34 (0.03) a |
| | 4 | 0.12 (0.07) ab | -0.79 (0.04) c | -0.52 (0.07) c | -0.33 (0.04) ac | 0.16 (0.04) a | 0.37 (0.05) a |
| | Sign. | * | *** | * | *** | NS | NS |
| Age at first lambing | 1 | -0.03 (0.05) a | -0.72 (0.04) a | -0.33 (0.05) a | -0.36 (0.04) a | 0.06 (0.04) a | 0.31 (0.05) a |
| | 2 | 0.31 (0.02) b | -0.61 (0.02) b | -0.32 (0.02) a | -0.19 (0.02) b | 0.21 (0.02) b | 0.36 (0.02) a |
| | Sign. | *** | ** | NS | *** | *** | NS |
| Breeding system | 1 | 0.07 (0.03) a | -0.62 (0.03) a | -0.34 (0.03) a | -0.18 (0.02) a | NA | 0.42 (0.03) a |
| | 2 | 0.72 (0.04) b | -1.13 (0.04) b | -0.21 (0.04) b | -1.03 (0.03) b | NA | -0.13 (0.04) b |
| | Sign. | *** | *** | *** | *** | NA | *** |
| Year | Sign. | *** | *** | *** | *** | *** | *** |
| Parity*Litter size | Sign. | NS | NS | ** | NS | * | NS |
| Age at first lambing*Litter size | Sign. | * | NS | NS | NS | NS | NS |

The significance probabilities for each fixed effect are provided.

a,b,c within a column and a fixed effect, values not sharing a common letter are different.

*** $P < 0.001$; ** $P < 0.01$; * $P < 0.05$.

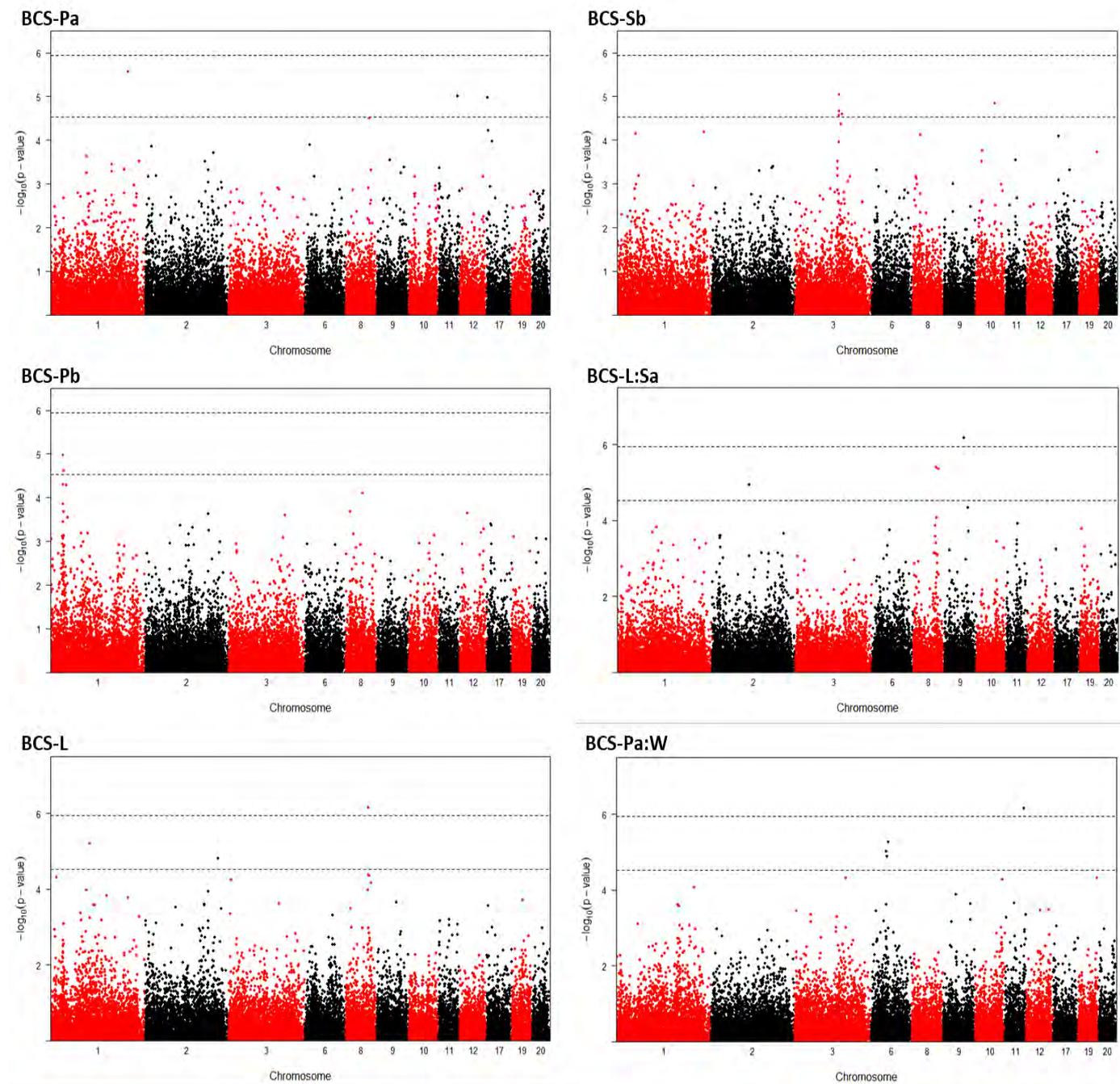
Obs., number of records; M, Mating; Pa, Early pregnancy; Pb, Mid-pregnancy; L, Lambing; Sa, Early suckling; Sb, End of suckling; W, Weaning; Wp, Post-weaning period; Sign., Significance probabilities; NS, Not Significant; NA, Not available.

Table 3. Summary of QTL detected for body condition score (BCS) traits at each physiological stage and candidate genes found in the QTL region

| OAR | Trait | Position (Mb) | SNP | Sign. | Effect of QTL (%) | Candidate gene |
|-----|----------|---------------|--------------------|-------|-------------------|---------------------------------|
| 1 | BCS-Pa | 244.627095 | OAR1_264353523.1 | CW | 2.07 | <i>GK5</i> |
| 1 | BCS-Pb | 39.065543 | OAR1_40384708.1 | CW | 2.72 | <i>PGM1</i> |
| 1 | BCS-Pb | 40.848298 | oar3_OAR1_40848298 | CW | 2.23 | <i>LEPR</i> |
| 1 | BCS-Pb | 40.857869 | oar3_OAR1_40857869 | CW | 2.23 | <i>LEPR</i> |
| 1 | BCS-Pb | 40.865586 | oar3_OAR1_40865586 | CW | 2.23 | <i>LEPR</i> |
| 1 | BCS-L | 123.893587 | OAR1_134436622.1 | CW | 1.50 | - |
| 1 | BCS-W | 231.944661 | OAR1_250301991.1 | CW | 2.46 | - |
| 2 | BCS-L | 229.937920 | s33378.1 | CW | 1.03 | <i>PID1</i> |
| 3 | BCS-Sb | 137.121020 | OAR3_146751517.1 | CW | 2.94 | <i>PRKAG1</i> |
| 3 | BCS-Sb | 137.147746 | OAR3_146778162.1 | CW | 2.64 | <i>PRKAG1</i> |
| 3 | BCS-Sb | 137.186991 | OAR3_146824324.1 | CW | 2.57 | <i>PRKAG1</i> |
| 6 | BCS-Pa:W | 47.907387 | DU523483_560.1 | CW | 2.31 | - |
| 6 | BCS-Pa:W | 49.041103 | OAR6_54407010.1 | CW | 2.15 | - |
| 6 | BCS-Pa:W | 53.130476 | OAR6_53130476.1 | CW | 2.28 | - |
| 8 | BCS-L | 70.528795 | OAR8_75757143.1 | GW | 1.75 | <i>GRM1</i> |
| 8 | BCS-L:Sa | 70.528795 | OAR8_75757143.1 | CW | 1.82 | <i>GRM1</i> |
| 8 | BCS-L:Sa | 78.154795 | OAR8_78154795.1 | CW | 1.89 | <i>TIAM2</i> |
| 9 | BCS-M:Pa | 5.535614 | OAR9_5399081.1 | CW | 1.37 | - |
| 9 | BCS-L:Sa | 62.125763 | OAR9_65510653.1 | GW | 1.84 | <i>TRPS1</i> |
| 9 | BCS-W:M | 66.778735 | OAR9_70910098.1 | CW | 2.82 | <i>SYBU</i> |
| 10 | BCS-Sb | 59.522966 | OAR10_61040833.1 | CW | 2.66 | <i>SLITRK1</i> |
| 11 | BCS-Pa | 59.039222 | OAR11_63846580.1 | CW | 1.39 | <i>ABCA5, ABCA6, ABCA10</i> |
| 11 | BCS-Pa:W | 59.039222 | OAR11_63846580.1 | GW | 2.12 | <i>ABCA5, ABCA6, ABCA10</i> |
| 11 | BCS-W:Wp | 27.642440 | OAR11_29352633.1 | CW | 3.76 | <i>ALOX15B, ALOX12B, ALOXE3</i> |
| 12 | BCS-M:Pa | 0.521903 | OAR12_579872.1 | CW | 1.35 | <i>ADORA1</i> |
| 12 | BCS-W:Wp | 45.809789 | s16442.1 | CW | 4.10 | - |
| 17 | BCS-M | 14.520500 | s44672.1 | CW | 1.65 | <i>GAB1</i> |
| 17 | BCS-Pa | 0.866636 | OAR17_1129890.1 | CW | 2.00 | <i>CPE</i> |
| 19 | BCS-Wp | 43.461551 | OAR19_45719557_X.1 | CW | 3.15 | <i>HTD2, ABHD6, APPL1</i> |
| 19 | BCS-W:M | 22.577261 | s10701.1 | CW | 3.07 | - |
| 20 | BCS-M:Pa | 4.156451 | oar3_OAR20_4156451 | CW | 2.45 | - |

Sign., Significance level; M, Mating; Pa, Early pregnancy; Pb, Mid-pregnancy; L, Lambing; Sa, Early suckling; Sb, End of suckling; W, Weaning; Wp, Post-weaning period; BCS-M:Pa/Pb/L/Sa/Sb/W/Wp, BCS levels; BCS-M:Pa:Pa:W/L:Sa/W:Wp/W:M, BCS changes over time.

Figure 1. Chromosomes plots of $-\log_{10}(p\text{-value})$ for body condition score (BCS) levels at early pregnancy, mid-pregnancy, lambing and late suckling, and for BCS changes between lambing and suckling and early pregnancy to weaning. All SNP were plotted for chromosomes 1, 2, 3, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 17, 19 and 20



First dot line: Genomewide significance threshold ($BONF_{gen} = 5.94$); Second dot line: Mean chromosomewise significance threshold ($BONF_{chr} = 4.53$); Pa, Early pregnancy; Pb, Mid-pregnancy; L, Lambing; Sa, Early suckling; Sb, late suckling; W, Weaning; BCS, body condition score. Chromosewise significance threshold, OAR1, 4.98; OAR2, 4.97; OAR3, 4.91; OAR6, 4.69; OAR8, 4.53; OAR9, 4.54; OAR10, 4.53; OAR11, 4.32; OAR12, 4.47; OAR17, 4.38; OAR19, 4.32; OAR20, 4.29.

Table 4. The mean of body condition score (BCS) traits at each physiological stages for each genotype of SNP OAR8_75757143.1, SNP OAR9_65510653.1, SNP OAR11_63846580.1 and SNP oar3_OAR1_40857869

| | SNP OAR8_75757143.1 | | | SNP OAR9_65510653.1 | | | SNP OAR11_63846580.1 | | | SNP oar3_OAR1_40857869 | | |
|----------|---------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|--------------------|----------------------|--------------------|--------------------|------------------------|--------------------|--------------------|
| | AA | AC | CC | AA | AC | CC | AA | AG | GG | AA | AG | GG |
| n (%) | 2.1 | 28.5 | 69.4 | 0 | 2.6 | 97.4 | 3.5 | 24.5 | 72.0 | 8.7 | 40.2 | 51.1 |
| BCS-M | 2.87 ^a | 2.82 ^a | 2.83 ^a | - | 2.93 ^a | 2.82 ^a | 2.93 ^a | 2.85 ^a | 2.81 ^a | 2.86 ^a | 2.85 ^a | 2.80 ^a |
| BCS-Pa | 3.02 ^a | 2.99 ^a | 3.03 ^a | - | 3.21 ^a | 3.01 ^b | 3.20 ^a | 3.12 ^a | 2.97 ^b | 3.12 ^a | 3.05 ^a | 2.98 ^b |
| BCS-Pb | 2.73 ^{ab} | 2.72 ^a | 2.67 ^b | - | 2.64 ^a | 2.69 ^a | 2.76 ^a | 2.70 ^a | 2.68 ^a | 2.84 ^a | 2.72 ^b | 2.64 ^c |
| BCS-L | 2.74 ^{ab} | 2.72 ^a | 2.82 ^b | - | 3.20 ^a | 2.78 ^b | 3.01 ^a | 2.90 ^a | 2.74 ^b | 2.88 ^a | 2.82 ^a | 2.75 ^b |
| BCS-Sa | 2.55 ^a | 2.48 ^a | 2.50 ^a | - | 2.39 ^a | 2.50 ^b | 2.53 ^a | 2.51 ^a | 2.49 ^a | 2.59 ^a | 2.52 ^b | 2.45 ^c |
| BCS-Sb | 2.50 ^a | 2.48 ^a | 2.44 ^a | - | 2.39 ^a | 2.45 ^a | 2.51 ^a | 2.45 ^a | 2.45 ^a | 2.53 ^a | 2.47 ^a | 2.42 ^b |
| BCS-W | 2.33 ^a | 2.35 ^a | 2.35 ^a | - | 2.31 ^a | 2.35 ^a | 2.35 ^a | 2.36 ^a | 2.34 ^a | 2.42 ^a | 2.35 ^{ab} | 2.33 ^b |
| BCS-Wp | 2.59 ^a | 2.51 ^a | 2.50 ^a | - | 2.28 ^a | 2.51 ^b | 2.60 ^a | 2.50 ^a | 2.50 ^a | 2.55 ^a | 2.51 ^a | 2.49 ^a |
| BCS-M:Pa | 0.14 ^a | 0.18 ^a | 0.21 ^a | - | 0.34 ^a | 0.20 ^a | 0.26 ^{ab} | 0.28 ^a | 0.17 ^b | 0.26 ^a | 0.21 ^a | 0.19 ^a |
| BCS-Pa:W | -0.67 ^a | -0.65 ^a | -0.68 ^a | - | -0.91 ^a | -0.67 ^b | -0.85 ^a | -0.78 ^a | -0.62 ^b | -0.69 ^a | -0.69 ^a | -0.65 ^a |
| BCS-Pa:L | -0.28 ^{ab} | -0.27 ^a | -0.20 ^b | - | -0.04 ^a | -0.23 ^b | -0.18 ^a | -0.21 ^a | -0.23 ^a | -0.24 ^a | -0.22 ^a | -0.23 ^a |
| BCS-L:Sa | -0.15 ^{ab} | -0.23 ^a | -0.32 ^b | - | -0.81 ^a | -0.27 ^b | -0.48 ^a | -0.39 ^a | -0.24 ^b | -0.30 ^a | -0.29 ^a | -0.28 ^a |
| BCS-W:Wp | 0.25 ^a | 0.17 ^a | 0.16 ^a | - | 0.14 ^a | 0.17 ^a | 0.20 ^a | 0.19 ^a | 0.16 ^a | 0.15 ^a | 0.17 ^a | 0.16 ^a |
| BCS-W:M | 0.40 ^a | 0.30 ^a | 0.23 ^a | - | 0.47 ^a | 0.25 ^b | 0.38 ^a | 0.29 ^a | 0.23 ^a | 0.18 ^a | 0.24 ^a | 0.27 ^a |

^{a,b,c} Within a row, values not sharing a common letter are different ($P < 0.05$)

n (%), proportion of ewes in each class of alleles; M, Mating; Pa, Early pregnancy; Pb, Mid-pregnancy; L, Lambing; Sa, Early suckling; Sb, End of suckling; W, Weaning; Wp, Post-weaning period.

Table 5. Summary of candidates' genes found in QTL regions associated with body condition score (BCS) traits

| Symbol | Name | OAR | Position (bp) | Biological functions | References |
|---------|---|-----|------------------------------|--|---|
| GK5 | glycerol kinase 5 | 1 | 244,754,098 – 244,830,826 | Regulation of cellular glycerol uptake | Lindholm-Perry et al. (2017) |
| PGM1 | phosphoglucomutase 1 | 1 | 38,621,085 – 38,687,692 | Role in gluconeogenesis and glycolysis | Putt et al. (1993) |
| LEPR | leptine receptor | 1 | 40,760,256 – 40,853,979 | Adult body weight Obesity BCS Backfat thickness Fat storage | Haldar et al. (2014) Yura et al. (2000) Donato et al. (2011) Lee et al. (2006) |
| PID1 | phosphotyrosine interaction domain containing 1 | 2 | 230,096,348 – 230,367,587 | Mediator in the development of obesity-related insulin resistance | Xu et al. (2013) |
| PRKAG1 | protein kinase ATP-activated non catalytic subunit gama 1 | 3 | 137,032,738 – 137,035,155 | Backfat thickness | Demeure et al. (2004) |
| GRM1 | glutamate metabotropic receptor 1 | 8 | 70,235,268 – 70,670,365 | Regulator of the hypothalamic-pituitary-adrenal axis (energy storage and expenditure, post-weaning gain) | Menke et al. (2012) Zhang et al. (2013) |
| TIAM2 | T-lymphomania invasion and metastasis-inducing protein 2 | 8 | 78,339,758 – 78,484,825 | Inhibit cell growth and play a role in neural development, especially in adult forebrain | Chiu et al. (1999) |
| TRPS1 | tricho-rhino-phalangeal syndrome type I | 9 | 61,479,981 – 61,752,577 | Post-weaning gain | Zhang et al. (2013) |
| SYBU | syntabulin | 9 | 67,362,234 – 67,490,064 | Glucose-stimulated insulin secretion | Ying et al. (2012) |
| SLITRK1 | SLIT and NTRK-like protein 1 | 10 | 59,239,349 – 59,241,438 | Anxiety-like behavior Increase immobility | Katayama et al. (2010) |
| ABCA5 | ATP binding cassette subfamily A | 11 | 60,194,810 – 60,242,691 | Lipid transporter activity | Albrecht and Vitorro (2007) |

| | | | | | |
|---------|---|----|--------------------------|---|--|
| | member 5 | | | | |
| ABCA6 | ATP binding cassette subfamily A member 6 | 11 | 60,258,964 – 60,303,112 | Lipid transporter activity | Albrecht and Viturro (2007) |
| ABCA10 | ATP binding cassette subfamily A member 10 | 11 | 60,315,569 – 30,375,391 | Lipid transporter activity | Albrecht and Viturro (2007) |
| ALOX15B | arachinodate 15-lipoxygenase B | 11 | 27,256,343 – 27,268,302 | Part of the lipid metabolic process | Yoshimoto and Yamamoto (1995) |
| ALOX12B | arachinodate 12-lipoxygenase B | 11 | 27,280,319 – 27, 291,308 | Part of the lipid metabolic process | Yoshimoto and Yamamoto (1995) |
| ALOXE3 | hydroperoxide isomerase | 11 | 27,299,950 – 27,321,627 | Part of the lipid metabolic process | Yoshimoto and Yamamoto (1995) |
| ADORA1 | adenosine A1 receptor | 12 | 0.303,149 – 0.342,637 | Inhibition of lipolysis Stimulation of lipogenesis Enhancement of the action of insulin on glucose metabolism | Dong et al. (2001) |
| GABI | GRB2 associated binding protein 1 | 17 | 14,107,124 – 14,229,603 | Signaling by the epidermal growth factor receptor and the insulin receptor | Holgado-Madruga et al. (1996) |
| CPE | carboxypeptidase E | 17 | 0.444,243 – 0.586,279 | Obesity–diabetes syndrome | Naggert et al. (1995) |
| HTD2 | hydroxyacyl-thioester dehydratase type 2 | 19 | 43,028,815 – 43,029,318 | Fatty acid metabolic process | Fang et al. (2008) Hiltunen et al. (2009) Thomas et al. (2013) |
| ABHD6 | abhydrolase domain containg 6 | 19 | 43,044,762 – 43,093,148 | Regulating insulin signaling pathways | Fang et al. (2008) Hiltunen et al. (2009) Thomas et al. (2013) |
| APPL1 | adaptor protein phosphotyrosine interacting with PH domain and leucine zipper 1 | 19 | 43,854,675 – 43,876,438 | Regulating glucose import | Fang et al. (2008) Hiltunen et al. (2009) Thomas et al. (2013) |

Genome version: OAR_v3.1

Discussion générale et perspectives

L'objectif général de cette thèse était de caractériser la dynamique des réserves corporelles au cours de cycles successifs de production, ainsi que d'étudier son déterminisme génétique. Ceci a été réalisé en étudiant plusieurs caractères liés au PV et à la NEC de brebis Romane, élevées en plein air intégral sur les parcours des Causses du Larzac au sud du Massif Central français.

1. Intérêts et limites des choix expérimentaux et méthodologiques

Le modèle expérimental choisi est la brebis allaitante Romane élevée en plein air intégral sur le domaine de La Fage. La Romane est une race reconnue pour sa rusticité qui semble donc intéressante à étudier dans un milieu variable, tel que sur le domaine de La Fage dans les Causses du Larzac, que ce soit au niveau climatique ou alimentaire. L'alimentation du troupeau Romane est ainsi très dépendant de la disponibilité en biomasse fourragère au cours de l'année sur le parcours. De plus, l'utilisation du domaine de La Fage permet un suivi fin et rigoureux à l'échelle individuelle, permettant d'approfondir la compréhension de ce caractère complexe qu'est la DRC.

1.1. La brebis allaitante comme modèle expérimental

Des brebis allaitantes ont été étudiées dans cette thèse pour estimer la DRC au cours d'un ou plusieurs cycles de production. Des brebis laitières auraient pu être utilisées au vu de l'importance de leur déficit énergétique depuis la fin de gestation jusqu'à la lactation (Drackley, 1999). De plus, les brebis laitières telles que les Lacaune, sélectionnées sur la production de lait et également présentes sur le domaine de La Fage, ont un fort niveau de production laitier qui risque d'accroître ce déficit énergétique et impliquer des troubles métaboliques tels que la toxémie de gestation, souvent fatale (Rook, 2000). L'importance des RC, de ses variations au cours d'un cycle de production et des troubles métaboliques associés au manque de ces RC indiquent que la brebis laitière pourrait être plus adaptée pour étudier la dynamique des RC, si l'objectif de l'étude avait été de cibler un stade physiologique donné, par exemple la phase critique après la mise-bas. Il est donc logique de s'interroger sur notre choix du modèle brebis allaitante plutôt que brebis laitière pour étudier cette dynamique.

Même si l'alternance de périodes de mobilisation et de reconstitution des RC semble plus marquée chez les ovins laitiers, cette dynamique existe aussi en ovins allaitants (González-García et al., 2014). De plus, les brebis allaitantes peuvent aussi présenter des maladies métaboliques en fin de gestation et début d'allaitement, avec un taux de concentration plasmatique de β -OHB proche de la limite de 0,8 mm/L (environ 0,6 mm/L pour les brebis Romane ; González-García et al., 2014 ; Panousis et al.,

2018), ce qui témoigne d'une situation métabolique particulière par rapport au reste du cycle productif et d'une forte capacité de mobilisation des RC. Par ailleurs, de nombreux élevages d'ovins allaitants sont, ou seront, réalisés en plein air et donc sujets aux perturbations induites par le CC, dans des systèmes qui tendent à demander une forte capacité d'adaptation pour que l'animal puisse continuer à produire et à se reproduire à des niveaux économiquement viables pour les éleveurs. Le choix du modèle expérimental s'est donc porté vers l'étude d'un troupeau d'ovins allaitants, élevés en plein air intégral à La Fage.

Cependant, les résultats obtenus durant cette thèse pourront servir à d'autres races ou espèces de ruminants, ainsi qu'à d'autres finalités productives (lait, laine ou double ou triple finalité) même si des études complémentaires devront être réalisées dans ces autres races.

1.2. Choix de la race et du système d'élevage

1.2.1. Choix de la race

Dans notre modèle expérimental, nous avons utilisé la race ovine Romane (cf. anciennement nommée INRA401) fruit d'un programme de l'INRAE créé dans les années 1960 à la suite de la volonté de combiner une bonne prolificité avec des aptitudes bouchères correctes. Avant que le choix ne se porte sur la brebis Romane pour pâturer sur le parcours de La Fage, de nombreux et divers essais d'élevage avaient été réalisés dans les conditions de ce parcours. Ainsi, plusieurs races, telles que les races Romanov et Lacaune, et des croisements, tels que Romanov × Lacaune, Berrichon-du-Cher × Lacaune, Berrichon-du-Cher × Romanov et Berrichon-du-Cher × Lacaune × Romanov ont été étudiés. Les performances de production de ces différentes lignées ont ensuite été étudiées sur parcours pour déterminer laquelle pourrait être la plus intéressante pour être élevée en plein air intégral. En comparant des données de gain moyen quotidien, de survie et de poids à la naissance des agneaux, Bouix et al. (2002) ont déterminé que la race Lacaune ne semblait pas adaptée à l'élevage plein air dans les Causses du Larzac, à cause d'une faible croissance à l'engraissement des agneaux, associée à une mortalité des agneaux plus élevée. Cette faible croissance se retrouvait aussi chez les agneaux des brebis Romanov, au contraire de ceux nés en croisement avec la race Berrichon-du-Cher. De plus, le croisement avec la Romanov permet de conserver les qualités maternelles des brebis et une taille de portée conséquente. Ainsi, les résultats supérieurs des brebis croisées ont conduit au choix du croisement Berrichon-du-Cher × Romanov qui a donné la race Romane, adaptée à différents types de système d'élevage (cf. bergerie, parcours, garrigues ; Ricordeau et al., 1978). Cette race est ainsi capable de produire et de se reproduire dans une large variété d'environnements, d'un élevage plein air intégral à un élevage exclusivement en bergerie, ce qui en fait une race intéressante pour l'étude de la DRC. En effet, le fait que la Romane

soit une race rustique devrait pouvoir permettre d'étudier la variabilité et les mécanismes de la DRC qui ne sont pas ou peu présents chez d'autres races considérées comme spécialisées ou sensibles. La race Romane est donc intéressante à étudier pour comprendre pourquoi elle s'adapte mieux que d'autres races ou croisement à ce système d'élevage en plein air intégral. De plus, les variations dans la DRC avaient été démontrées dans une étude préliminaire menée au cours d'un seul cycle de production avec un nombre limité de brebis (n=40), que ce soit au niveau des NEC, du PV ou de certains métabolites et hormones tels que les AGNE, β -OHB, T_3 et insuline (González-García et al., 2014).

1.2.2. Choix du système d'élevage

Dans cette thèse, la brebis Romane a été étudiée dans un système d'élevage particulier, celui de plein air intégral, dans les Causses du Larzac. L'intérêt de cet environnement est qu'il est assez contraignant pour pouvoir observer des fluctuations dans la disponibilité de biomasse induisant des restrictions alimentaires chez les brebis lors de périodes de sécheresse, tout en permettant une valorisation de son espace par la Romane (Molenat et al., 2005). Cependant, les Causses du Larzac sont situées dans une zone avec un climat soumis aux influences méditerranéennes et continentales, avec des conditions assez rudes (cf. des froids intenses en hiver et des sécheresses estivales) auxquelles s'ajoute l'effet de l'altitude. De plus, la nature du sol des Causses du Larzac est aussi à prendre en compte. Ce sol sableux et calcaire n'est pas capable de retenir l'eau, impliquant de fortes sécheresses estivales dès que les intervalles sans pluviométrie s'allongent et le manque d'eau pour la végétation apparaît alors très rapidement (Molenat et al., 2005). L'élevage de plein air dans les Causses du Larzac est ainsi contraignant au niveau des aléas climatiques en comparaison avec d'autres environnements français. Pour observer des brebis dans un environnement encore plus contraignant, peut-être aurait-on pu les observer dans d'autres latitudes, avec de fortes variations saisonnières encore plus marquées, ce qui pourrait par exemple être réalisé dans le centre INRAE Antilles-Guyane, implanté en Guadeloupe et en Guyane.

1.3. Utilisation des notes d'état corporel et du poids vif pour caractériser la dynamique des réserves corporelles

La DRC, chez les ruminants, est caractérisée par une alternance entre des périodes de mobilisation (généralement entre la fin de gestation et la fin de la période de lactation) et de reconstitution des RC (généralement entre le sevrage de la portée et le milieu de la gestation suivante) au cours d'un cycle de production (González-García et al., 2014 ; 2015). Cette dynamique est donc caractérisée par une aptitude de la brebis à « faire le yoyo » au cours de plusieurs cycles de production (cf. alternance entre plusieurs périodes de mobilisation et de reconstitution des RC). Le PV et la NEC sont des

mesures utilisées en routine en zootechnie, puisque ce sont des caractères assez facilement mesurables. Ce sont des caractères considérés comme typique lorsqu'il s'agit d'estimer l'état corporel des animaux et donc le niveau des RC des individus. Ces mesures permettent ainsi des prises de décision pour améliorer la conduite du troupeau, par exemple pour des volets comme l'alimentation, l'état de santé ou la mise à la reproduction (Pryce et al., 2002 ; Thorup et al., 2012 ; Brown et al., 2015).

1.3.1. Avantages et limites de la note d'état corporel et du poids vif

L'une des limites de l'utilisation du PV pour estimer les RC des brebis est que cette mesure n'estime pas uniquement la quantité de réserves énergétiques, mais intègre aussi le poids de ses organes, son gabarit, le poids de sa toison et peut être affecté par le moment de la journée, le statut nutritionnel de l'animal ou son stade physiologique. Quant à la NEC, il existe un consensus sur sa subjectivité puisque c'est l'opérateur qui juge de l'état d'engraissement de l'animal par palpation. Certains auteurs ont ainsi estimés que les mesures de NEC pouvaient être variables, que ce soit inter ou intra-opérateurs en fonction de la qualité et de la fréquence des formations qu'ils ont pu réaliser (Russel et al., 1969 ; Edmonson et al., 1989 ; Kenyon et al., 2014). L'une des façons de limiter cette subjectivité est de garder les mêmes opérateurs au cours du temps, qu'ils soient formés et qu'ils réalisent des ateliers de calibration pour croiser leurs résultats et homogénéiser leur pratique de notation. Ainsi, sur le domaine de La Fage où se situent les brebis Romane de cette étude, deux opérateurs formés ont réalisé l'ensemble des NEC utilisées dans notre étude. Ils ont réalisé régulièrement de nombreuses sessions d'entraînement pour se calibrer. La NEC ne permet d'estimer que la quantité des RC les plus externes des animaux, qui peuvent ne pas être une bonne appréciation des RC les plus internes. Cette mesure reste néanmoins l'une des plus rapide et facile à réaliser, y compris par les éleveurs dans des conditions de production. Par ailleurs, des études chez les bovins et les ovins indiquent une forte corrélation entre la NEC et le poids total de gras corporel, de gras de carcasse, de gras interne et d'épaisseur du gras (de 0,82 à 0,94 ; Ayres et al. 2009 ; Chavarría-Aguilar et al., 2016).

Ainsi, au vu des différentes études réalisées, montrant à la fois la variabilité des caractères de PV et de NEC et de leurs variations, ainsi que leur héritabilité (Koenen et al., 2001 ; Shackell et al., 2011 ; Walkom et al., 2014a ; 2014b ; 2016) et les corrélations génétiques intéressantes et favorables avec des performances de production (Everett-Hincks et Cullen, 2009), le PV et la NEC semblent être deux caractères intéressants pour étudier la DRC chez les ruminants.

Au niveau des mesures réalisées sur la ferme expérimentale, on peut aussi se poser la question de la nécessité de mesurer à la fois le PV et la NEC pour chaque stade physiologique. De nombreux auteurs, travaillant sur les niveaux de PV et de NEC, indiquent que ces deux mesures peuvent être

complémentaire et qu'un lien existe entre elles (Sanson et al., 1993 ; Zygoyiannis et al., 1997 ; van Burgel et al., 2011), ce qui est aussi vérifié dans cette thèse. Cependant, au niveau des variations de NEC et de PV, cette thèse a montré que peu de corrélations existaient entre les variations de NEC et les variations de poids vif, excepté au même stade physiologique, même si ces corrélations restent faibles à moyennes. Ces résultats nous indiquent que les variations d'état sont relativement indépendantes des variations de PV et nous avons donc choisi de nous concentrer sur l'analyse des variations de NEC pour la partie concernant les objectifs autour du déterminisme génétique de la DRC.

1.3.2. Utilisation d'autres phénotypes ?

D'autres phénotypes peuvent aussi être intéressants à utiliser pour caractériser la DRC, tels que l'épaisseur de gras dorsal, mesurée par exemple grâce à des échographies, ou les profils des métabolites et hormones plasmatiques qui sont en lien avec les voies métaboliques énergétiques et plus particulièrement lipidiques (cf. AGNE, β -OHB, insuline, T_3 ; Caldeira et al., 2007 ; González-García et al., 2014 ; 2015). Ces caractères, liés aux niveaux des RC, sont considérés comme des mesures plus objectives et précises que la NEC, bien que la mesure d'échographie soit aussi dépendante de l'opérateur et de la répartition des dépôts de gras dans le corps (Schröder et Staufenbiel, 2006 ; Bewley et Schutz, 2008). De plus, ces phénotypes sont héréditaires et présentent une variabilité qui pourrait permettre de sélectionner sur ces caractères (Weng et al., 2016 ; Hazard, données non publiées). Cependant, la limite des mesures des métabolites ou hormones est que l'obtention des résultats est plus longue, avec des protocoles de suivi plus lourds et coûteux. De plus, il peut être compliqué de réaliser des prises de sang sur un grand nombre d'animaux, ce qui implique une limite supplémentaire pour étudier les profils des métabolites et hormones au niveau génétique. Néanmoins, pour la recherche sur la robustesse, les études avec ce type de variables physiologiques restent à privilégier et à combiner dans l'avenir avec d'autres caractères moins compliqués à mesurer.

D'autres phénotypes potentiellement utilisables pourraient être des paramètres synthétiques, provenant de la modélisation des variations d'état corporel. Il y aurait ainsi deux paramètres complémentaires résumant l'information des capacités de mobilisation et de reconstitution des RC de la brebis. Ces deux caractères pourraient même être combinés dans un unique indicateur pour n'obtenir qu'une seule valeur par animal caractérisant sa capacité d'adaptation d'une manière dynamique. Cela permettrait alors de sélectionner des animaux qui sont intéressants pour les deux phases complémentaires à prendre en compte dans la DRC (c.à.d., les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC).

1.3.3. Fréquence et temporalité des phénotypes

Un autre point important est la fréquence à laquelle devraient être mesurés ces phénotypes pour caractériser correctement la DRC. Dans cette thèse, la fréquence de mesure, qui peut varier en fonction du phénotype, mais aussi des conditions d'expérimentation, a été choisie en fonction des stades physiologiques des brebis. Sept mesures au maximum pour le PV et huit au maximum pour la NEC ont ainsi été obtenues chez les brebis au cours d'un cycle de production. Ces différents points de mesure correspondent tous à un moment clé du cycle de la brebis (cf. mise à la reproduction ou lutte, début de gestation, milieu de gestation, mise-bas, début d'allaitement, fin d'allaitement, sevrage et post-sevrage) et permettent d'observer les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC. Cependant, avoir uniquement huit points au maximum par brebis peut s'avérer insuffisant si le but est d'observer de manière précise la DRC dans un contexte de recherche. L'écart entre les mesures peut impliquer de passer à côté de plus petites périodes de mobilisation ou de reconstitution des RC au sein des plus grandes périodes de variation d'état corporel, ou encore de définir avec imprécision les débuts et fins de ces périodes. Ceci pourrait être évité en augmentant la fréquence des mesures au sein d'un cycle de production. Au minimum, un point en fin de gestation pourrait s'avérer intéressant pour le caractère PV par exemple, pour mieux connaître la prise de poids totale de la brebis au cours de cette période. Ce point manque actuellement dans nos données. Néanmoins ceci est justifié par la nécessité de limiter les manipulations des brebis en fin de gestation (cf. éviter les sources de stress additionnelles pour les femelles en fin de gestation avec des risques abortifs, etc.). Aux périodes de début de mobilisation et de reconstitution des RC, deux points pourraient être ajoutés, à 15 jours d'intervalle par exemple, pour essayer d'avoir une idée plus précise de la date exacte de début de ces périodes. Pour les mesures de NEC, réaliser des mesures à une fréquence élevée (journalière ou hebdomadaire) ne semble pas pertinent du fait d'une finesse de mesure peu élevée, à moins que la NEC ne soit réalisée autrement que par la palpation, par exemple avec de nouvelles technologies telles que l'imagerie 3D. Il faut néanmoins prendre aussi en compte la charge de travail pour les opérateurs ainsi que le bien-être animal lors du choix de la fréquence de mesure, surtout lorsque des brebis en production sont considérées.

De plus, dans cette thèse, l'effet du stade physiologique sur la DRC peut parfois être confondu avec les variations des ressources alimentaires disponibles (González-García et al., 2014). Il semble pourtant difficile d'étudier ces variations de ressources alimentaires et leur impact sur la DRC de manière précise dans nos conditions, du fait de l'élevage plein air. Pour dissocier ces effets, il pourrait être intéressant de mesurer l'ingestion des animaux au pâturage, ce qui représente un challenge à l'échelle individuelle. Ceci pourrait être réalisé par des méthodes indirectes, par exemple à La Fage sont mesurées les hauteurs d'herbe à l'entrée et à la sortie des animaux des parcs, ce qui

permet de connaître l'ingestion du troupeau au moins à l'échelle d'un lot d'animaux. Des prélèvements sont aussi réalisés pour connaître la nature et l'abondance des espèces végétales présentes dans le parc ce qui permettrait d'estimer la valeur nutritionnelle de la biomasse. De plus, le prototype d'autopesée « walk-over weighing » au pâturage (Brown et al., 2015 ; González-García et al., 2018), est en cours d'évaluation à La Fage avec l'objectif de permettre l'estimation de la quantité ingérée journalière des animaux à l'échelle individuelle, à partir des variations de PV pendant la journée.

1.4. Modélisation mathématique de la dynamique des réserves corporelles

De manière générale, les modèles mathématiques existant pour les suivis longitudinaux des ruminants permettent d'analyser des phénotypes haut-débit avec des mesures de PV hebdomadaires voire journalières par exemple (Puillet et Martin, 2017). Une des originalités de notre modèle est qu'il est adapté à une faible fréquence de mesures sur un cycle de production pour estimer deux paramètres résumant les informations de capacité de mobilisation et de reconstitution des RC d'une brebis. La même question au niveau de la fréquence des mesures de NEC, discutée au-dessus, peut néanmoins se poser pour cette modélisation. En effet, plus la fréquence des mesures sera faible, moins la modélisation sera précise (robuste) et plus il faudra réduire le nombre de paramètres définissant un cycle productif. Ainsi, du point de vue de la modélisation, il pourrait être intéressant d'augmenter le nombre des mesures pour avoir plus de précisions sur les débuts et fins des périodes de mobilisation et de reconstitution des RC et ainsi obtenir des paramètres synthétiques plus robustes, plus proches de la réalité biologique.

Cependant, le modèle développé dans cette thèse, avec huit points de mesure, reste précis, sans doute parce que ces points de mesure ont été choisis en lien avec les différents stades physiologiques de la brebis, eux-mêmes en lien avec la DRC et qu'ils permettent donc de bien résumer cette information. Une modélisation avec moins de points de mesure paraît inenvisageable. A l'échelle des objectifs de la recherche, envisager réaliser dans le futur le même modèle avec plus de points de mesure serait par contre intéressant pour estimer les bénéfices de cet ajout sur les résultats à obtenir avec les deux paramètres synthétiques qui seront utilisés comme phénotypes par la suite.

De plus, à l'instant de rédiger ce manuscrit, le travail de développement et d'amélioration de ce projet de modélisation continue. Ainsi, une interface est créée dans le but de rendre le modèle accessible à tous. Ces travaux permettront d'estimer trois paramètres définissant les capacités de mobilisation et de reconstitution des RC, la durée de la phase de mobilisation. Deux paramètres ont aussi été estimés pour caractériser le début et la fin de la période de mobilisation.

1.5. Dynamique des réserves corporelles : une composante de la robustesse ?

La robustesse est une propriété intrinsèque des systèmes biologiques et une composante de plus en plus prise en compte dans la conception des systèmes agricoles, et en particulier en production animale, du fait de l'augmentation de la variabilité des environnements contraignants dans lesquels on retrouve ces systèmes (Kitano, 2004 ; Friggens et al., 2017). Une telle robustesse permet notamment aux animaux de faire face et de résister à une perturbation de l'environnement ou de récupérer après cette perturbation pour garantir leur survie et, enfin, de favoriser leur capacité future de reproduction. Cependant, la robustesse reste difficile à analyser puisqu'elle comprend de nombreuses composantes telles que la résistance à la chaleur, aux maladies, les comportements, le dépôt et l'utilisation des RC ou encore la longévité de l'animal. Il n'existe aucun consensus sur quel caractère est le plus intéressant à étudier pour bien la définir et la valoriser dans son ensemble (Friggens et al., 2017). En effet, suivant l'environnement dans lequel l'animal est élevé, ce ne sera pas toujours le même caractère qui sera favorisé. Par exemple, un animal élevé dans une région où de fortes chaleurs peuvent subvenir sera considéré comme robuste s'il est capable de résister à cette chaleur et de continuer à produire et à se reproduire (Maloiy et al., 2008). Cependant, cette composante de la robustesse ne sera pas aussi intéressante dans une région tempérée, mais avec un fort taux de parasitisme, où lui sera favorisé la sélection sur le caractère de résistance à ces parasites (Aguerre et al., 2018).

La capacité adaptative des animaux à mobiliser et à reconstituer ses RC avec plus ou moins d'efficacité, après une perturbation, reste l'un des caractères le plus intéressant à analyser, de par sa contribution à maintenir les fonctions vitales (cf. homéostasie) de l'animal dans des environnements marqués par de fortes variations des fourrages (Kitano, 2004 ; Friggens et al., 2016). Cette composante est d'autant plus importante lorsque les nouveaux challenges liés au CC sont pris en compte, avec une augmentation de la présence de l'élevage dans des espaces moins adaptés pour l'agriculture avec des sols peu fertiles et situés dans des terres marginales pour le pâturage des ruminants, impliquant une forte variation de la ressource alimentaire aux niveaux qualitatifs et quantitatifs (O'Mara, 2012). La capacité des animaux à « faire le yo-yo » en gérant de manière efficiente leurs RC leur permettrait ainsi de mieux répondre aux périodes de pénurie alimentaire où leur bilan énergétique est négatif. Cependant, une telle capacité adaptative reste complexe à mesurer et/ou à mettre en valeur, surtout à l'échelle des individus, dans un troupeau donné. Friggens et al. (2017) précisent ainsi que des mesures à un seul point temporel ne sont pas des mesures utiles pour estimer la robustesse parce qu'elles ne permettent pas d'observer la réponse d'un individu à une perturbation de manière dynamique, ainsi que les possibles effets « résiduels ou en cascade » qui y sont associés.

De plus, dans un milieu contraignant avec des variations dans la disponibilité des nutriments, des compromis entre fonctions (« trade-offs ») peuvent survenir dues à des modifications dans la répartition des nutriments pour ces fonctions biologiques. Deux mécanismes permettent cette modification pour les tissus adipeux, ce sont l'homéostasie et la téléophorèse. L'homéostasie permet de maintenir l'état physiologique d'un animal à l'équilibre, tandis que la téléophorèse permet de coordonner l'adaptation de la lipogenèse et de la lipolyse dans les tissus adipeux pour soutenir des stades physiologiques, tels que la gestation ou la lactation. Le glucose, l'insuline et la leptine sont considérés comme des régulateurs de l'homéostasie pour le métabolisme lipidique des tissus adipeux (Beaumont et Currie, 1980 ; Ingvarsen et Boisclair, 2001). Ces modifications impliquent des variations dans la priorité donnée aux fonctions vitales et reproductives en période de sous-nutrition. Ainsi, chez les vaches à fort potentiel laitier, le maintien de la production laitière est une bonne indication de la priorité des fonctions : dans un milieu contraignant la production laitière peut diminuer alors que la répartition des nutriments pour la lactation reste prioritaire, ce qui peut impliquer des conséquences pour la fertilité de la vache (Blanc et al., 2006 ; De La Torre et al., 2015).

Par contre, si ces mesures sont répétées dans le temps, alors elles peuvent permettre la quantification de la capacité adaptative de cet individu. Travailler sur la DRC, d'une part en utilisant des différences entre stades physiologiques et d'autre part en utilisant une information longitudinale, semble donc bien pertinente dans ce cas. De plus, il existe peu d'études sur la DRC alors que les différentes voies métaboliques sont connues et sont souvent analysées à des moments précis du cycle de production des animaux d'élevage.

Cependant, il faut faire attention au fait que les brebis considérées dans cette thèse comme « intéressantes » du point de vue de la DRC (et donc avec une forte capacité adaptative), ne le seront peut-être pas lorsqu'un autre caractère de la robustesse sera pris en compte (ex. thermorégulation, résistance au parasitisme...). Par ailleurs, cette interface entre les différents phénotypes impliqués dans la robustesse individuelle semble une piste intéressante de recherche à l'avenir. Ainsi, une étude encore plus complexe, prenant en compte plusieurs critères de robustesse à la fois, pourrait permettre d'observer l'impact du caractère DRC sur les autres et de vérifier si ce sont les mêmes brebis qui sont les plus intéressantes pour les autres critères.

1.6. Approfondissement de la connaissance du déterminisme génétique

1.6.1. Modèles génétiques

Dans notre travail, les modèles génétiques utilisés sont des modèles multicaractères où chaque stade physiologique est considéré indépendamment des autres, ce qui n'est pas la réalité. Une analyse en utilisant un modèle de régression aléatoire permettrait de prendre en compte cette dépendance

entre les différents stades physiologiques. Ces modèles de régression sont particulièrement utilisés pour les évaluations génétique des bovins laitiers utilisant des enregistrements réguliers de la production, pour l'étude de caractères de croissance dans différentes espèces et pour l'étude des interactions génotype × milieu (Schaeffer, 2004). Néanmoins, la fréquence de mesures des NEC ou des PV au cours d'un cycle de production est faible dans notre cas et les mesures sont concentrées autour des stades physiologiques et non réparties de façon homogène tout au long du cycle. Ces deux contraintes représentent de fortes limites pour ces modèles de régression.

De même, lorsque les variations de NEC ou de PV sont considérées, nous avons choisi de réaliser des différences de niveaux de NEC ou de PV entre stades physiologiques, mais nous aurions aussi pu choisir de prendre la pente de la régression aléatoire à certains temps si nous avions eu des fréquences de mesures plus élevées. Ce choix a été conforté par la caractérisation des trajectoires des RC qui varient principalement sur les niveaux et moins sur les formes. L'amplitude des variations du PV et de la NEC ont donc été retenus pour estimer les paramètres génétiques. Par ailleurs, le travail de modélisation a permis de compléter ce travail puisque les deux paramètres synthétiques, définissant les capacités de mobilisation et de reconstitution des RC, ont permis d'intégrer non seulement l'amplitude, mais également la cinétique de variation d'état corporel.

1.6.2. Choix des génotypages et imputation

Pour réaliser les analyses de QTLs chez les brebis Romane, le choix des puces pour le génotypage s'est porté sur une combinaison de puces 15k et 50k pour des raisons économiques principalement. Nous avons également pu bénéficier de génotypages haute densité réalisés dans le cadre d'un autre projet qui ne portait pas sur l'étude des réserves corporelles mais impliquait des animaux de notre dispositif expérimental. De plus, l'imputation a été réalisée sur la 50k, au vu du faible nombre d'animaux génotypés sur la 800k et de leurs faibles liens familiaux avec les autres ovins génotypés. Dans une future étude, il pourrait être intéressant de génotyper d'autres animaux, de la même famille que ceux déjà génotypés en 50k, avec la puce 800k. En effet, imputer vers la 800k permettrait d'augmenter le nombre et la précision des régions QTL identifiables. Il faudrait ensuite réaliser une analyse pour vérifier la qualité de ces imputations. Ainsi, il faudrait d'abord sélectionner une population de référence qui permettrait de constituer la population de validation, puis conserver seulement les SNPs qui sont présents sur la puce 50k et imputer, pour les animaux d'intérêts, les génotypes jusqu'à la 800k ou la séquence. Enfin, la dernière étape serait de comparer les génotypes « vrais » et les génotypes imputés provenant de la population de validation, pour estimer la précision de ces imputations. Hayes et al. (2012) ont ainsi montré que la précision d'imputation de la 50k vers des puces haute densité ou vers la séquence pourrait être autour de 86 à 96 % chez les ovins, en

utilisant la matrice de parenté génomique pour estimer les liens entre individus car les pedigrees n'étaient pas tous connus et avec des effectifs d'animaux génotypés supérieurs à 100.

1.6.3. Analyses d'association pangénomique

Les analyses d'association pangénomique (en anglais *genome wide association study* ; **GWAS**) sont des analyses réalisées pour détecter des QTLs ou des gènes majeurs en lien avec des caractères d'intérêts (Korte et Farlow, 2013). Elles testent l'association, dans un modèle de régression, entre des SNPs et le phénotype d'intérêt. Les méthodes les plus courantes utilisent un seuil pour définir les SNPs les plus significatifs. Cependant, avec l'augmentation du nombre de marqueurs génotypés pendant les dernières années, le nombre de SNP déclarés significatifs a aussi augmenté, et il est alors compliqué de conclure quel SNP est réellement causal parmi ceux en DL avec un QTL (Wood et al., 2014).

D'autres approches peuvent ainsi venir compléter ou remplacer les analyses GWAS, telles que les approches single-step GBLUP (BLUP, Meilleur prédicteur linéaire non biaisé, en anglais *Best linear Unbiased Predictor* ; G, génomique). Cette approche permet une estimation à la fois des effets des marqueurs et des effets fixes, en plus de l'ajout d'information phénotypique car sont aussi pris en compte les animaux n'ayant pas de génotypes (Wang et al., 2012).

2. Dynamique des réserves corporelles chez les brebis Romane élevées en plein air intégral

2.1. Existe-t-il une variabilité interindividuelle dans les trajectoires de la dynamique des réserves corporelles ?

La première étude réalisée dans cette thèse a confirmé l'hypothèse de l'existence de plusieurs trajectoires (profils) d'évolution du PV et de la NEC au cours d'un cycle productif chez les brebis Romane dans les conditions d'élevage du parcours de La Fage. En effet, une analyse de cluster a permis de mettre en évidence trois grands groupes de brebis avec des trajectoires différentes pour la NEC et ce, pour les trois premiers cycles de production. Deux à quatre trajectoires différentes ont été observées pour le PV selon le rang du cycle. Ces trajectoires diffèrent principalement par le niveau du phénotype, mais aussi par la forme de la courbe. Lorsque les valeurs de PV ou de NEC sont corrigées par le niveau moyen respectif de PV ou de NEC au cours de la vie productive de la brebis, des différences sont encore observées dans la forme des trajectoires de variation des PV ou de NEC des brebis. Pour le PV corrigé par son niveau moyen, trois trajectoires différentes ont été observées pour les cycles 1 et 2 et deux pour le cycle 3. Ces trajectoires, similaires à celles observées pour le PV sans correction, présentent de la variabilité sur la forme et le niveau. Les deux trajectoires obtenues pour

la NEC corrigée par son niveau moyen sont néanmoins assez similaires, montrant que la plus grande diversité de profils réside dans la différence de niveau.

Dans les conditions expérimentales de cette étude, les RC sont mobilisées de la mi-gestation à la fin de la période d'allaitement. La période de reconstitution des RC commence après le sevrage des agneaux et dure jusqu'au début de la période de gestation suivante. Les profils de PV et de NEC observés dans cette étude sont donc cohérents avec ceux précédemment décrits par González-García et al. (2014). Les profils de PV présentent une variabilité plus forte que les profils de NEC au cours du cycle productif. Cependant, le poids vif des brebis augmente continuellement durant la gestation, du fait de l'augmentation du poids du fœtus, ce qui empêche d'observer le début de la période de mobilisation des RC en utilisant le PV. Les mesures de NEC permettent alors de compléter l'information de la DRC pour cette période. Dans cette étude, il semble que la DRC estimée grâce aux mesures de NEC soit plus intéressante à analyser, même si elle présente moins de différences qu'avec les mesures de PV (cf. nombre de clusters inférieur pour la NEC et trajectoires plus similaires que celles des PV). En effet, la NEC ne dépend pas du poids des organes ou du fœtus des brebis par exemple. De plus, les trajectoires de NEC observées résument correctement l'information des trajectoires de PV, même si la différence de trajectoires entre les brebis mises à la reproduction à 1 ou 2 ans n'est plus visible.

Les trajectoires de NEC et de PV sont principalement influencées par le stade physiologique (confondu avec l'effet saison dans notre étude), ainsi que par plusieurs autres facteurs de variation tels que le cycle de production de la brebis, la taille de sa portée ou encore son âge lors de sa première mise-bas. Pour les brebis qui présentent des trajectoires de NEC similaires sur plusieurs cycles de production, une plus forte amplitude de variation au cours du cycle est observée chez les primipares en comparaison des multipares, ce qui pourrait être expliqué par une capacité « d'apprentissage métabolique » des brebis capables de gérer leurs RC de manière plus efficiente au cours de leur carrière (Macé et al., 2019). Cependant, au sein d'un même cluster, différentes tailles de portée et différents âges à la première mise-bas sont retrouvés, ce qui indique que ce ne sont pas les seuls facteurs explicatifs de la variabilité des trajectoires. Ainsi, en fixant certains de ces facteurs, par exemple en ne prenant que des brebis ayant eu deux agneaux et qui ont le même âge moyen entre les clusters, trois grands groupes de brebis avec des trajectoires différentes de PV et de NEC entre les groupe sont toujours observés. De plus, lorsque les données brutes de NEC et PV sont corrigées pour ces facteurs de variation et que l'analyse porte sur les résidus du modèle, des différences sont à nouveau observées et les trajectoires sont similaires à celles observées en considérant les données brutes (résultats non publiés). Ainsi, une grande part des variations des trajectoires de PV et de NEC est liée à la variabilité interindividuelle.

Compte tenu des avantages liés à la mesure de NEC par rapport aux mesures de PV, nous avons choisi de concentrer les travaux sur la DRC caractérisée par les mesures de NEC.

En complément de ce travail descriptif de caractérisation de la DRC, j'ai entrepris un travail de modélisation pour estimer les capacités individuelles de mobilisation et de reconstitution des RC en considérant l'ensemble des données longitudinales d'un cycle productif et pas seulement certaines périodes physiologiques (à partir des mesures de NEC). Le modèle mathématique développé, nommé « PhenoBCS », permet ainsi l'estimation des capacités de mobilisation et de reconstitution des RC pour chaque cycle de production i grâce à trois paramètres : k_b^i , k_p^i et ΔT^i , c.à.d. la capacité de reconstitution des RC, la capacité de mobilisation des RC et la durée de la période de mobilisation des RC, respectivement. Les moyennes de ces paramètres synthétiques, ajustées pour les facteurs de variation (cf. taille de la portée, parité, âge à la première mise-bas, année de mesure), sont cohérentes avec les résultats obtenus pour les trajectoires des RC. De plus, les facteurs physiologiques, précédemment cités, impactent ces trois paramètres de façon similaire à leurs effets sur les variations de NEC. Ainsi, les plus fortes variations pour k_b^i et k_p^i se retrouvent aussi chez les brebis primipares par rapport aux multipares (cf. k_b^i et k_p^i 1,06 à 1,24 fois plus importants pour les primipares), résultat déjà observé avec l'analyse de cluster. La durée de la période de mobilisation est aussi significativement plus longue chez les brebis primipares comparé aux brebis multipares. Les résultats obtenus avec la modélisation, en accord avec ceux observés pour l'analyse de clusters, démontrent la validité du modèle développé et l'intérêt d'utiliser ces paramètres synthétiques pour caractériser la DRC et pour classer les individus en fonction de leurs profils de DRC.

A notre connaissance, c'est la première fois que cette variabilité de trajectoires de NEC est mise en évidence chez les ovins allaitants tout au long de la vie productive et ce, sur un grand nombre d'animaux (cf. supérieur à 1000). Par ailleurs, le travail innovant de modélisation permet d'obtenir plusieurs paramètres caractérisant la capacité de mobilisation des RC de la brebis, sa capacité de récupération, la durée de la période de mobilisation ainsi que les temps de début et de fin de cette période au cours d'un cycle de production. L'estimation de ces paramètres n'avait encore jamais été proposée.

2.2. Relations avec les autres caractères

Avant d'envisager l'utilisation du caractère DRC en sélection génétique, il est important d'analyser les relations entre la DRC et d'autres caractères d'intérêt, car elle pourrait avoir un impact sur d'autres caractères, que ce soit au niveau de la reproduction, de la santé, du comportement, du bien-être ou de la production des animaux.

2.2.1. Performances de production : croissance des jeunes

La deuxième partie de mon projet de thèse a permis de mettre en évidence la relation entre les niveaux ou les variations de NEC et de PV et des performances de production des brebis. Ainsi, il a été déterminé que le PV de la brebis était corrélé à de nombreux caractères tels que le poids de la portée et le poids moyen d'un agneau d'une portée à la naissance et au sevrage et le gain moyen quotidien des agneaux lors du premier et deuxième mois d'allaitement. La NEC, quant à elle, est corrélée au poids de la portée et au poids moyen d'un agneau membre d'une portée au sevrage, avec une augmentation du poids de la portée ou de l'agneau lorsque la NEC est faible au cours du cycle de production. Cette observation a conduit à supposer que les femelles avec une faible NEC pourraient être des brebis allouant plus d'énergie à la gestation et l'allaitement des agneaux. Elles pourraient présenter un meilleur instinct maternel car les brebis qui sont considérées comme les meilleures mères sont souvent décrites comme étant les plus maigres du fait de la forte demande énergétique durant cette période d'allaitement (Nielsen et al., 2003 ; Smith et al., 2017). Cette hypothèse pourrait être étudiée en analysant la production laitière des brebis, ce qui semble compliqué en plein air, ou en mettant ces données en lien avec les mesures de comportement maternel qui ont été réalisées sur ces mêmes brebis (Hazard et al., 2020).

Quelques corrélations ont été identifiées entre des variations de PV et/ou de NEC et des performances de production de la brebis, même si elles sont assez faibles. Nous n'avons trouvé aucun lien entre la croissance de l'agneau (de 0 à 3 mois) ou le poids de la portée au sevrage et la perte de NEC durant la période de mobilisation des RC (cf. mi gestation-sevrage). Ce résultat est contraire à celui de Walkom et Brown (2017) qui ont reporté une corrélation négative moyenne entre la perte de NEC pendant la période d'allaitement et le poids au sevrage. L'absence de corrélation entre ces caractères dans notre étude peut être liée aux fortes valeurs de l'erreur standard associées à l'estimation de ces corrélations. En effet, on pourrait attendre une perte de NEC (expliquée par une plus forte production laitière par exemple) plus importante durant la période de mobilisation pour des brebis ayant des agneaux plus lourds. Cette perte n'est pas observée lors de la caractérisation des clusters puisque les clusters avec la taille moyenne de portée la plus élevées ne présente pas les pertes d'état les plus fortes mais présentent bien le niveau le plus bas de NEC. De plus, une faible NEC au moment de la reproduction a été associée avec un plus fort taux de mortalité prénatal, néonatal et une plus faible survie des agneaux (Nordby et al., 1987 ; Yilmaz et al., 2011). A l'inverse, nous avons identifié un lien avec les clusters de NEC qui indiquerait que des brebis avec des valeurs de NEC plus faibles durant la période de mobilisation, seraient celles qui auraient les plus grandes taille de portée (et qui assureraient le mieux la survie de leur portée), ce qui est sans doute à mettre en lien avec le « meilleur instinct maternel » évoqué antérieurement et des valeurs de NEC au

moment de la reproduction plus élevées que dans l'étude précédente, même lorsqu'elles sont faibles.

Cependant, nous ne savons pas si le lien entre ces caractères et les caractères de production sont des liens de causalité ou de conséquence.

Un modèle récursif pourrait aussi être utilisé pour analyser les données de performance de la brebis (Varona et al., 2007). Ces modèles permettent d'obtenir les effets génétiques propres sur un caractère (par exemple la variation de NEC), corrigés des effets génétiques ayant une influence sur l'autre caractère (par exemple la taille de la portée), ce qui le différencie d'un modèle bicaractère qui estime des effets génétiques pour le premier caractère correspondant à une somme des effets génétiques sur les deux caractères.

2.2.2. Reproduction

Pryce et al. (2002) ont montré l'existence d'un lien entre la NEC et les performances de reproduction chez les vaches laitières. Ils ont ainsi démontré que les vaches qui avaient une faible NEC pendant la lactation avaient un intervalle entre vêlages plus long et ce, indépendamment du niveau de production laitière. Chez des vaches Holstein, les corrélations génétiques estimées entre la NEC (durant la période de lactation) et l'intervalle entre vêlages, ainsi que la première mise à la reproduction sont de -0,44 et -0,59, respectivement (Veerkamp et al., 2001). Chez les vaches laitières, la fertilité est un caractère très important et un enjeu pour les futures sélections génétiques. Ainsi Coffey et al. (2001) conseillent de sélectionner sur le statut énergétique de la vache, en utilisant la NEC par exemple, pour limiter cette perte de fertilité. Il semblerait aussi qu'une faible NEC au moment de la lutte, chez les brebis, impliquerait une diminution de la taille de portée à la naissance (Rivas-Muñoz et al., 2010). Cette diminution n'est pas observée dans nos conditions expérimentale puis ce sont les brebis des clusters avec les NEC les plus basses qui présentent une taille moyenne de portée supérieure.

Dans cette thèse, le lien entre NEC et fertilité n'a pas été étudié en détail puisque l'analyse s'est focalisée sur des brebis gestantes et allaitantes et les brebis vides en ont donc été écartées dès le début. De manière générale, la fertilité totale est bonne pour les brebis Romane sur le domaine de La Fage (88 à 94 % selon les années), ce qui implique un faible nombre de brebis vides par an. Malgré le faible nombre de brebis vides (n=246) sur la période de 14 ans que couvre l'étude, il serait intéressant d'analyser l'effet de leur état corporel à la mise à la reproduction ou en amont sur leur fertilité.

2.2.3. Efficacité alimentaire

Dans un contexte où les éleveurs cherchent à rendre leurs exploitations plus autonomes au niveau alimentaire (cf. principes de l'agroécologie avec économie d'intrants ainsi que pour des raisons économiques ; Dumont et al., 2014 ; Phocas et al., 2016), l'étude du lien entre l'efficacité alimentaire (**EA**) et la DRC paraît nécessaire. Par EA, on comprend l'efficacité d'utilisation de l'alimentation disponible. Des animaux qualifiés comme plus efficaces seront ceux capables de continuer à grandir, produire et se reproduire en consommant une quantité d'aliment moindre par rapport à leurs congénères moins efficaces. La question se pose de savoir si ces animaux correspondent aux mêmes individus avec une capacité de mobilisation et reconstitution des RC plus remarquable (cf. efficacité vis-à-vis de l'aliment disponible versus efficacité vis-à-vis de l'énergie stockée par l'animal). Ainsi, une étude de la DRC est menée chez des brebis Romane en bâtiment, demi-sœurs de brebis Romane élevées en plein air intégral à La Fage, et appartenant aux lignées divergentes sur l'EA (Tortereau et al., 2020) pour lesquelles leur ingestion et leur EA sont connues. L'étude de ces brebis, ainsi que de leurs demi-sœurs élevées en plein air, pourrait permettre d'avoir une meilleure vision du lien entre DRC et EA de cette race ovine, et donner des pistes pour les autres ruminants.

2.2.4. Santé et bien-être

Il est connu qu'un animal avec un état corporel optimal sera théoriquement plus sain et apte pour faire face aux maladies. Dans les élevages bovins laitiers, il est ainsi souvent considéré que l'objectif à atteindre en terme de NEC est une note comprise entre 3 et 3,5 pour avoir un animal en bonne santé et en bonne condition pour la reproduction (Roche et al., 2009). Chez les ovins, le seuil minimal recommandé est plutôt à 2,5. Une vache qui ne serait pas autour de ce seuil présenterait ainsi plus de risques de désordres métaboliques et d'infection utérine. De plus, plusieurs études ont montré que, chez les bovins laitiers, sélectionner uniquement sur un seul caractère de production, tel que la production laitière, pouvait réduire la robustesse globale, avec des conséquences sur la santé de ces animaux, qui sont alors plus sensibles aux maladies (Berry et al., 2011).

Dwyer et al. (2003) ont montré que la sous-nutrition durant la gestation de la brebis (et donc un état corporel plus faible), pouvait aussi avoir un impact sur le comportement maternel des brebis, et donc sur sa relation avec sa portée. Ces brebis présentent un délai plus long avant d'interagir avec leurs agneaux, passent moins de temps à s'en occuper, voire les abandonnent et présentent parfois un comportement plus agressif envers eux comparé aux brebis en meilleur état corporel (Dwyer et al., 2001; Dwyer et al., 2003). Cependant, les comportements les plus fortement impactés par la sous-nutrition des brebis pendant leur gestation sont ceux des agneaux nouveaux-nés, avec les agneaux

les plus gros qui ont un réflexe de succion moindre durant les trois premiers jours, ainsi qu'un attachement plus faible à leur mère.

2.3. Existe-t-il un déterminisme génétique de la dynamique des réserves corporelles ?

La dernière partie de ce travail de thèse a porté sur l'étude du déterminisme génétique de la DRC. Pour étudier ce déterminisme, le choix a été fait de décomposer le cycle productif en plusieurs périodes physiologiques au sein des phases de mobilisation et de reconstitution de la DRC (cf. phases observées avec l'analyse de cluster). Les phénotypes caractérisant la DRC sont ainsi des amplitudes de variation au cours des périodes physiologiques définies. Cette étude multi-caractères a été privilégiée comme première approche en raison de la nature des données (fréquence faible des mesures) et pour acquérir des connaissances génétiques sur des phénotypes simples de la DRC en vue de proposer des outils aux filières pour la sélection génétique sur ce caractère.

Cette étude a permis de montrer pour la première fois que la DRC au cours de plusieurs cycles de production chez la brebis Romane était sous contrôle génétique, même si les valeurs d'héritabilité sont plus faibles que celles des niveaux d'état corporel. Les estimations d'héritabilité obtenues pour les niveaux de PV et de NEC à un stade physiologique donné sont similaires à celles de la littérature (Koenen et al., 2001 ; Gizaw et al., 2007 ; Shackell et al., 2011 ; Walkom et al., 2014a ; 2014b ; 2016), de même que certaines variations de NEC et de PV (Pryce et al., 2001 ; Dechow et al., 2002 ; Rose et al., 2013 ; Walkom et al., 2014a ; 2014b). Pour les variations de NEC et de PV, la littérature disponible jusqu'à maintenant montre que les études ont principalement porté sur une seule période et non sur plusieurs périodes physiologiques pour pouvoir caractériser l'ensemble de la DRC et des différences ont été calculées entre le début et la fin de cette période. Ainsi, Pryce et al. (2001) et Dechow et al. (2002) ont étudié une variation de NEC au début de la lactation chez des vaches laitières, tandis que Rose et al. (2013) ont étudié les variations de PV au moment de la mise à la reproduction, durant la gestation et durant la lactation des brebis Merinos. Walkom et al. (2014a; 2014b), quant à eux, ont étudié les variations de PV et de NEC chez les brebis durant les mêmes périodes que les auteurs précédemment cités, ainsi que pendant la période post-sevrage pour couvrir tout le cycle productif avec quatre variations. Etudier plusieurs variations au cours de plusieurs cycles productifs dans cette thèse nous a permis d'apporter de l'information sur le déterminisme génétique de la DRC au cours d'un cycle complet de production ainsi qu'au cours de la carrière d'un animal.

Cette étude sur les variations des RC a ensuite été complétée par l'étude du déterminisme génétique des paramètres synthétiques obtenus grâce au modèle (cf. k_b^i , k_p^i et ΔT^i ; résultats non présentés). Ces paramètres complètent les résultats obtenus en considérant uniquement l'amplitude (cf. variations) de NEC puisqu'ils intègrent à la fois l'amplitude et la cinétique de variation d'état

corporel. Ils permettent ainsi de résumer l'information de la DRC en un nombre restreint de paramètres synthétiques. Des paramètres génétiques ont été estimés pour k_b^i , k_p^i et ΔT^i . Ces caractères sont faiblement héritables ($h^2 = 0,03$ à $0,13$), comme les variations de NEC, mais présentent de la variabilité d'après les premières analyses.

Par ailleurs, parmi les résultats originaux de ce travail, figurent les corrélations génétiques modérées à fortes des variations d'état corporel entre les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC. C'est la première fois que l'existence d'une relation génétique forte est mise en exergue entre ces périodes chez les ovins allaitants. Une forte corrélation génétique ($0,65 \pm 0,15$) est également retrouvée entre le taux de mobilisation et le taux de reconstitution des RC, paramètres synthétiques issus de la modélisation (données non publiées). Ces résultats suggèrent que les brebis avec des fortes capacités de mobilisation, présentent aussi de fortes capacités de reconstitution des RC. Cela signifie qu'il pourrait exister un régulateur commun pour les deux mécanismes impliqués qui sont la lipolyse, qui permet la mobilisation des RC, et la lipogenèse, qui permet la reconstitution des RC. Ce régulateur permettrait d'activer ou d'inhiber ces voies métaboliques en fonction des besoins de l'animal. La leptine pourrait ainsi être un candidat intéressant puisque cette hormone métabolique, produite par le tissu adipeux, permet d'induire la lipolyse lorsqu'elle est présente en grande quantité.

La dernière étude a permis de mettre en évidence que la DRC est associée à plusieurs zones du génome (cf. QTL), suggérant son déterminisme polygénique. C'est la première fois que des QTL sont identifiés pour des variations d'état corporel basées sur des mesures de NEC. Cinq principales régions QTL ont été identifiées pour les niveaux et les variations de NEC, sur les chromosomes 1, 3, 8, 9 et 11. Les QTL identifiés sur les chromosomes 1, 3 et 8 sont associés à des niveaux de RC au moment de la mi-gestation et de la mise-bas tandis que les QTLs identifiés sur les chromosomes 9 et 11 sont associés à des pertes de RC entre la mise-bas et le début de l'allaitement et entre la période de gestation et le sevrage. Certains des QTLs observés dans notre étude ont aussi été identifiés chez les ovins dans d'autres analyses, en lien avec des caractères de croissance (Zhang et al. 2013), de condition corporelle et de variations des métabolites et d'hormones plasmatiques en lien avec les voies lipidiques (Hazard, données non publiées). Des gènes candidats ont ensuite été recherchés dans les régions QTL identifiées pour les caractères de NEC et de variations de NEC. Tous ces gènes candidats ont été décrits chez l'homme ou la souris, parfois chez le bovin, pour être associés avec des caractères de gras, de croissance ou impliqués dans les régulations des voies du métabolisme lipidique ou du métabolisme énergétique. Parmi ces gènes, nous avons retrouvé le gène codant pour le récepteur à la leptine (*LEPR*; Tableau 2) dans la région QTL identifiée sur le chromosome 1 et associée au niveau d'état corporel pendant la gestation. Ce gène a été identifié dans plusieurs études antérieures pour être associé à des caractères de poids ou de gras chez le porc et les ovins (Lee et al.,

2006 ; Haldar et al., 2014). L'identification de ce gène est intéressante au vu de la corrélation génétique obtenue entre les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC. En effet, le récepteur à la leptine pourrait servir de régulateur commun entre les deux voies métaboliques (lipolyse et lipogenèse). Une mutation dans ce gène, impliquant une perte de fonction du récepteur en lien avec le caractère d'obésité chez la souris, a déjà été démontrée (Donato et al., 2011). De plus, l'hormone de la leptine est aussi en lien avec ces deux voies métabolique (Delavaud et al., 2000 ; Ingvarlsen et Boisclair, 2001 ; Altmann et al., 2006). Dans notre étude, les brebis porteuses de la mutation sont plus grasses que les autres, mais elles ne présentent pas de différences de pertes ou de gains de NEC durant les périodes de mobilisation ou de reconstitution des RC. Le fait d'avoir des brebis plus grasses lorsqu'elles sont porteuses de la mutation pourrait indiquer une perte partielle de fonction du récepteur à la leptine, comme la mutation décrite par Donato et al. (2011). Avec cette perte de fonction du récepteur, la lipolyse risque de diminuer puisque la leptine ne pourrait plus se fixer sur les récepteurs du tissu adipeux. En réponse à cette perte de fonction, la concentration en leptine pourrait soit diminuer du fait d'un impact de cette mutation du récepteur sur la leptine, soit augmenter pour compenser la diminution de la lipolyse. Des dosages de leptine pourraient être réalisés pour obtenir plus de connaissances sur l'action de la leptine. Une autre possibilité pourrait aussi être de quantifier l'expression du gène *LEPR*.

Un autre gène identifié dans notre étude semble également très intéressant : le gène *GRM1* (glutamate metabotropic receptor 1). Le SNP qui ressort significatif dans cette étude est situé dans le gène *GRM1*. Ce SNP affecte significativement des caractères de NEC et de variation de NEC. Les brebis hétérozygotes (AC) et homozygotes (AA) pour ce SNP ont une plus forte perte de NEC entre le début de gestation et la mise-bas et une plus faible perte de NEC en début de lactation, comparé aux brebis homozygotes (CC). Ce gène a aussi été identifié précédemment dans une étude chez les ovins pour être associé avec des caractères de poids (*GRM1* ; Tableau 2 ; Zhang et al., 2013). Ce gène est un régulateur important de l'axe hypothalamo-hypophysio-surrénalien qui peut agir sur le stockage et les dépenses énergétiques (Menke et al., 2012). Un autre gène candidat, *GK5* (glycérol kinase 5) identifié chez les bovins, est aussi intéressant puisqu'il semble impliqué dans la régulation de l'état corporel chez les animaux. En effet, ce gène participe à la régulation du glycérol, un des produits de la lipolyse et pourrait donc être impliqué dans la régulation des RC chez les ruminants (Langin, 2006). Il semblerait que la production de glycérol et l'augmentation de la lipolyse soient favorisées chez les souris pour lesquels le gène est plus exprimé (Lindholm-Perry et al., 2017 ; Zhang et al., 2017) La recherche de QTL et de gènes candidats reste encore à réaliser pour les paramètres synthétiques du modèle. D'autres gènes candidats pourraient aussi être intéressants à étudier, tels que *SYBU* et *TRPS1* présents dans la région du QTL sur le chromosome 9. Les brebis hétérozygotes pour le SNP

significatif au niveau génomique présentent jusqu'à trois fois plus de mobilisation des RC et deux fois plus de reconstitution des RC que les brebis homozygotes. Le gène *TRPS1* est associé avec le poids au post-sevrage chez les ovins tandis que le gène *SYBU* est connu pour être impliqué dans la sécrétion de l'insuline stimulée par le glucose chez la souris (Ying et al., 2012 ; Zhang et al., 2013). L'insuline étant un hormone permettant la régulation de la lipogenèse dans les tissus adipeux, le gène *SYBU* paraît être un gène candidat intéressant pour la régulation des RC chez les ruminants.

Ces différentes études indiquent ainsi que la DRC semble être intéressante pour améliorer les capacités adaptatives des ruminants face aux effets négatifs du CC sur la disponibilité de biomasse pour les ruminants. Cependant, des analyses d'interaction génotype × milieu devraient aussi être menées puisque les brebis les plus intéressantes dans un certain milieu ne le seront pas obligatoirement dans un milieu différent. Hors, une grande diversité de milieux et de systèmes d'élevages sont présents en France et ailleurs, et il semble important de prendre en compte cette diversité pour avancer sur ce sujet.

3. Perspectives pour les filières ovines

Dans un programme de sélection génétique, il faut tout d'abord définir les objectifs de sélection (cf. liste des caractères à améliorer et établissement de la hiérarchie entre ces caractères) pour ensuite définir les critères de sélection (cf. caractères) et les mesures à réaliser. Avant de réaliser une sélection génétique sur un caractère, il faut vérifier que ce caractère soit héritable et qu'il possède de la variabilité pour pouvoir être sélectionné. De plus, il faut aussi estimer toutes les corrélations génétiques avec les autres caractères déjà en sélection pour vérifier que l'ajout de ce nouveau critère dans le programme de sélection n'impacte pas de manière trop négative les autres caractères.

Si on prend l'exemple de la sélection génétique chez la race Romane, il faut savoir qu'elle est articulée autour de trois objectifs principaux : améliorer les aptitudes maternelles, les aptitudes de croissance et les aptitudes bouchères. Il n'existe pas encore d'objectif lié à la capacité adaptative de la brebis (incluant la DRC, caractère qui nous a intéressé dans nos travaux). Cette thèse a montré que les caractères de PV et de NEC ainsi que les variations de PV et de NEC étaient hértables dans cette race. De même, de nombreux caractères tels que l'épaisseur de gras dorsal par exemple sont aussi hértables et pourraient donc être intéressants en tant que critère de sélection, le tout à prendre en compte d'une manière holistique à l'instant de définir et de faire le choix du ou des caractères d'intérêt, seuls ou combinés.

Les corrélations estimées entre les caractères de PV, de NEC, leurs variations et les caractères de production (disponibles dans notre étude) sont favorables et indiquent que la DRC pourrait être

combinée avec les caractères déjà en sélection chez la Romane. Cependant, certaines corrélations avec d'autres caractères en sélection restent encore à réaliser, telles que le lien entre les caractères de PV, de NEC et leurs variations et les caractères d'épaisseur de gras et de noix de côtelette chez la Romane, par exemple.

En plus des questionnements de fréquence et de choix du phénotype au niveau de la recherche pour améliorer les connaissances sur la DRC, la question se pose de savoir quel phénotype caractéristique de la DRC pourrait être le plus intéressant pour la filière allaitante. Dans cette thèse, la DRC a été considérée et analysée au niveau de l'individu et non du système d'élevage, ainsi aucune étude n'a été réalisée sur les effets d'une combinaison de plusieurs types de profils (et donc de niveaux de robustesse) au niveau du troupeau et sur le bénéfice économique (ou non) de valoriser ce caractère pour les éleveurs par exemple. Une étude comparative devrait donc être réalisée pour savoir quel critère utiliser ou quelle pondération mettre pour les caractères inclus dans l'index, en ajoutant des données à l'échelle du troupeau et de l'exploitation ou par exemple des données économiques pour pouvoir comparer les marges réalisables. Cette étude semble difficile à réaliser car c'est un caractère qui n'a pas vraiment de valeur marchande, contrairement au kg de viande par exemple.

Il est aussi important de travailler sur la faisabilité de la mesure en routine du phénotype choisi et de savoir quand, au cours du cycle productif il est le plus intéressant à évaluer. Au niveau de la faisabilité il semble que le caractère de NEC soit l'un des plus simples à réaliser, tout en permettant une bonne estimation de la DRC de l'animal. En pratique, il faudrait sans doute augmenter la quantité de points de mesures des NEC actuellement faites par les filières ; lors du contrôle de performance chez les femelles Romane par exemple, les mesures de NEC n'existent pas pour le moment. Une solution pour cela pourrait passer par la mise en place des technologies d'élevage de précision, permettant d'améliorer et d'automatiser ces suivis et de limiter l'investissement humain qui est souvent limitant. Néanmoins, deux points de mesures pourraient être suffisants s'ils s'effectuent en début de gestation et au moment du sevrage des agneaux car ce sont les deux stades pour lesquels les niveaux et l'amplitude de NEC sont les plus héréditaires. Ces points correspondent en fait aux stades physiologiques pour lesquels l'état corporel est le plus élevé et le plus bas, et permettent de capter la plus grande amplitude de variation d'état corporel. De plus, cette variation est moyennement à fortement corrélée aux autres variations de NEC et est moyennement corrélée au poids de la portée à la naissance (cf. plus la brebis perd de NEC, plus le poids de la portée augmente).

Sélectionner des animaux pour une trajectoire type de DRC, supposée « idéale », peut aussi aller à l'encontre des principes de l'agroécologie qui préconise que pour faire face à différents challenges,

un troupeau a besoin de diversité et donc peut-être de profils différents, au risque de perdre de la variabilité et de diminuer la robustesse globale du troupeau (Phocas et al., 2016). Ainsi, si la sélection sur le caractère de DRC s'organise, il faudra faire attention à conserver de la variabilité et peut-être sélectionner plusieurs types de dynamique ou conserver des animaux non sélectionnés pour ce caractère.

Conclusion générale

Du fait des contraintes liées au CC, les filières vont de plus en plus considérer pour la sélection de nouveaux caractères en lien avec la robustesse et prendre en compte les principes de l'agroécologie pour pouvoir faire face aux nouveaux challenges et aux nouvelles attentes. Ainsi, valoriser les capacités adaptatives des animaux dans la conduite des troupeaux, incluant la DRC, pourrait être intéressant d'un point de vue à la fois physiologique et génétique, pour aider les ruminants à faire face aux CC. Avant de mettre en place une sélection génétique sur la DRC, il est important de connaître les caractéristiques de ce caractère. Mes travaux de thèse avaient ainsi un objectif principal : caractériser la DRC intra-cycle, au cours de plusieurs cycles de production et étudier le déterminisme génétique de cette dynamique.

Dans un premier temps, nous avons donc analysé la variabilité de la DRC. L'existence de différents profils, variables principalement en niveaux mais aussi en formes au cours du temps, a été mise en évidence pour le PV et la NEC. Les différences entre trajectoires sont partiellement expliquées par des effets tels que la taille de portée, le cycle ou l'âge de la brebis à sa première mise-bas. Quant à la modélisation, elle a permis d'estimer plusieurs paramètres dont deux qui résument les capacités de mobilisation et de reconstitution des RC des brebis en intégrant la cinétique et l'amplitude de la DRC. Ces paramètres synthétiques présentent aussi de la variabilité. Ces deux analyses ont donc permis la mise en évidence d'une variabilité interindividuelle pour la DRC, étape obligatoire avant d'étudier son déterminisme génétique.

Dans un deuxième temps, nous nous sommes penchés sur les liens qui pourraient exister entre les caractères de production des brebis et la DRC. Il en est ressorti que les caractères de PV, de NEC et leurs variations étaient liées, bien que faiblement, favorablement à ces performances. Ainsi, outre l'amélioration des capacités adaptatives liées à la gestion des réserves corporelles, une sélection qui se réaliserait sur cette dynamique ne devrait pas dégrader les performances de production, et pourrait même contribuer à améliorer certains de ces caractères.

Enfin, dans un dernier temps, nous avons étudié le déterminisme génétique de la DRC. Une première étude a permis de montrer que le PV, la NEC et leurs variations étaient héréditaires et que les

corrélations, lorsqu'elles existaient, étaient faibles entre les variations de PV ou de NEC et les caractères de PV ou de NEC. Un résultat intéressant est la forte corrélation génétique des variations d'état corporel entre les périodes de mobilisation et de reconstitution des RC, qui indique que plus la brebis va mobiliser ses réserves, plus elle va être capable de les reconstituer par la suite. La seconde étude, centrée sur la détection de QTL pour le caractère de NEC et ses variations, a confirmé le déterminisme polygénique de la DRC. Plusieurs régions génomiques ont ainsi été détectées et des gènes candidats identifiés dans ces régions, gènes précédemment décrits pour avoir un lien avec des caractères de gras ou des voies métaboliques lipidiques. Ainsi, l'un des gènes candidats qui semble prometteur est le récepteur à la leptine (*LEPR*).

A partir des résultats de cette thèse, l'utilisation de la DRC en sélection semble pouvoir être envisagée chez les ruminants, même si des analyses complémentaires devront être menées. Il faudrait ainsi réaliser des études sur les interactions génotype × milieu sur ce caractère et prendre en compte d'autres caractères tels que ceux de santé ou de reproduction de l'animal pour estimer l'impact d'un possible programme d'amélioration génétique qui prendra en compte la sélection sur la robustesse globale de l'animal.

Références

- Agreil, C., H. Fritz, et M. Meuret. 2005. Maintenance of Daily Intake through Bite Mass Diversity Adjustment in Sheep Grazing on Heterogeneous and Variable Vegetation. *Applied Animal Behaviour Science* 91 (1): 35-56. <https://doi.org/10.1016/j.applanim.2004.08.029>.
- Aguerre, S., P. Jacquiet, H. Brodier, J. P. Bournazel, C. Grisez, F. Prévot, L. Michot, F. Fidelle, J. M. Astruc, et C. R. Moreno. 2018. Resistance to Gastrointestinal Nematodes in Dairy Sheep: Genetic Variability and Relevance of Artificial Infection of Nucleus Rams to Select for Resistant Ewes on Farms. *Veterinary Parasitology* 256 (mai): 16-23. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2018.04.004>.
- Ajmone-Marsan, P. 2010. A Global View of Livestock Biodiversity and Conservation – GLOBALDIV. *Animal Genetics* 41 (s1): 1-5. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02036.x>.
- Allison, D. B., S. Heshka, M. C. Neale, D. T. Lykken, et S. B. Heymsfield. 1994. A genetic analysis of relative weight among 4,020 twin pairs, with an emphasis on sex effects. *Health Psychology* 13 (4): 362-65. <https://doi.org/10.1037/0278-6133.13.4.362>.
- Altmann M., H. Sauerwein et E. von Borell. 2006. The relationships between leptin concentrations and body fat reserves in lambs are reduced by short-term fasting. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition* 90: 407-413 DOI: 10.1111/j.1439-0396.2006.00620.x
- Anderson, E. C., W. H. Langham, G. B. Forbes, et J. B. Hursh. 1961. Estimation of Total Body Fat from Potassium-40 Content. *Science* 133 (3468): 1917-18. <https://doi.org/10.1126/science.133.3468.1917>.
- Arango, J. A., L. V. Cundiff, et L. D. Van Vleck. 2002. Genetic Parameters for Weight, Weight Adjusted for Body Condition Score, Height, and Body Condition Score in Beef Cows. *Journal of Animal Science* 80 (12): 3112-22. <https://doi.org/10.2527/2002.80123112x>.
- Atti, N., F. Bocquier, M. Thériez, G. Khaldi, et C. Kayouli. 2000. In Vivo Estimation of Body Composition from the Dilution Space of Deuterium Oxide in Fat-Tailed Barbary Ewes. *Livestock Production Science* 65 (1): 39-45. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(99\)00182-7](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(99)00182-7).
- Atti, N., et F. Bocquier. 1999. Adaptation des brebis Barbarine à l’alternance sous-nutrition-réalimentation: effets sur les tissus adipeux.
- Atti, N., F. Bocquier, et G. Khaldi. 2004. Performance of the Fat-Tailed Barbarine Sheep in Its Environment: Adaptive Capacity to Alternation of Underfeeding and Re-Feeding Periods. A Review. *Animal Research* 53 (3): 165-76. <https://doi.org/10.1051/animres:2004012>.
- Ayres, H., R. M. Ferreira, J. R. de Souza Torres-Júnior, C. G. B. Demétrio, C. G. de Lima, et P. S. Baruselli. 2009. Validation of Body Condition Score as a Predictor of Subcutaneous Fat in Nelore (*Bos Indicus*) Cows. *Livestock Science* 123 (2): 175-79. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2008.11.004>.
- Bahrami, A., S. R. Miraei-Ashtiani, et H. Mehrabani-Yeganeh. 2012. Associations of Growth Hormone Secretagogue Receptor (GHSR) Genes Polymorphisms and Protein Structure Changes with Carcass Traits in Sheep. *Gene* 505 (2): 379-83. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2012.06.009>.

- Baulain, U. 1997. Magnetic Resonance Imaging for the in Vivo Determination of Body Composition in Animal Science. *Computers and Electronics in Agriculture, Livestock Monitoring*, 17 (2): 189-203. [https://doi.org/10.1016/S0168-1699\(96\)01304-X](https://doi.org/10.1016/S0168-1699(96)01304-X).
- Bauman, D. E., et W. B. Currie, 1980. Partitioning of nutrients during pregnancy and lactation: a review of mechanisms involving homeostasis and homeorhesis. *Journal of dairy science*, 63(9), pp.1514-1529.
- Bell, A. W. 1995. Regulation of Organic Nutrient Metabolism during Transition from Late Pregnancy to Early Lactation. *Journal of Animal Science* 73 (9): 2804-19. <https://doi.org/10.2527/1995.7392804x>.
- Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, et F. Courchamp. 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* 15 (4). <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>.
- Belyea, R. L., G. R. Frost, F. A. Martz, J. L. Clark, et L. G. Forkner. 1978. Body Composition of Dairy Cattle by Potassium-40 Liquid Scintillation Detection1. *Journal of Dairy Science* 61 (2): 206-11. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(78\)83579-6](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(78)83579-6).
- Benjamini, Y., et Y. Hochberg. 1995. Controlling the False Discovery Rate: A Practical and Powerful Approach to Multiple Testing. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)* 57 (1): 289-300. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x>.
- Berry, D. P., M. L. Bermingham, M. Good, et S. J. More. 2011. Genetics of Animal Health and Disease in Cattle. *Irish Veterinary Journal* 64 (1): 5. <https://doi.org/10.1186/2046-0481-64-5>.
- Beuzen, N. D., M. J. Stear, et K. C. Chang. 2000. Molecular Markers and Their Use in Animal Breeding. *The Veterinary Journal* 160 (1): 42-52. <https://doi.org/10.1053/tvjl.2000.0468>.
- Bewley, J. M., et M. M. Schutz. 2008. An Interdisciplinary Review of Body Condition Scoring for Dairy Cattle. *The Professional Animal Scientist* 24 (6): 507-29. [https://doi.org/10.15232/S1080-7446\(15\)30901-3](https://doi.org/10.15232/S1080-7446(15)30901-3).
- Bishop, S. C., J. Conington, A. Waterhouse, et G. Simm. 1996. Genotype × Environment Interactions for Early Growth and Ultrasonic Measurements in Hill Sheep. *Animal Science* 62 (2): 271-77. <https://doi.org/10.1017/S1357729800014570>.
- Blanc, F., F. Bocquier, J. Agabriel, P. D'hour, et Y. Chilliard. 2006. Adaptive Abilities of the Females and Sustainability of Ruminant Livestock Systems. A Review. *Animal Research* 55 (6): 489-510. <https://doi.org/10.1051/animres:2006040>.
- Blanc, F., B. Dumont, G. Brunshwig, F. Bocquier, et J. Agabriel. 2010. Robustesse, flexibilité, plasticité : des processus adaptatifs révélés dans les systèmes d'élevage extensifs de ruminants. *INRA Productions Animales* 23 (1): 65-80.
- Blanc, F., D. Fabre, F. Bocquier, S. Canepa, C. Delavaud, A. Caraty, Y. Chilliard, et N. Debus. 2007. Effect of a Post-Weaning Restricted Nutrition on the Initiation of Puberty and the Reproductive Performances of Early Bred Merino Ewe-Lamb. In *Proceedings of the 11th seminar of the FAO-CIHEAM Sub-Network on Sheep and Goat Nutrition* (Eds A Priolo, L Biondi, H Ben Salem, P Morand-FEHR). (CIHEAM/FAO/Università di Catania: Zaragoza, Spain). <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR2014012457>.

- Bocquier, F., P. Guillouet, F. Barillet, Y. Chilliard. 1999. Comparison of three methods for the in vivo estimation of body composition in dairy ewes. *Annales de zootechnie, INRA/EDP Sciences* 48 (4): 297-308. hal-00889803
- Bocquier, F., et E. González-García. 2010. Sustainability of Ruminant Agriculture in the New Context: Feeding Strategies and Features of Animal Adaptability into the Necessary Holistic Approach. *Animal* 4 (7): 1258-73. <https://doi.org/10.1017/S1751731110001023>.
- Bodensteiner, K. J., C. M. Clay, C. L. Moeller, et H. R. Sawyer. 1999. Molecular Cloning of the Ovine Growth/Differentiation Factor-9 Gene and Expression of Growth/Differentiation Factor-9 in Ovine and Bovine Ovaries. *Biology of Reproduction* 60 (2): 381-86. <https://doi.org/10.1095/biolreprod60.2.381>.
- Bodin, L., E. Di Pasquale, S. Fabre, M. Bontoux, P. Monget, L. Persani, et P. Mulsant. 2007. A Novel Mutation in the Bone Morphogenetic Protein 15 Gene Causing Defective Protein Secretion Is Associated with Both Increased Ovulation Rate and Sterility in Lacaune Sheep. *Endocrinology* 148 (1): 393-400. <https://doi.org/10.1210/en.2006-0764>.
- Boly, H., A. Koubaye, M. C. Viguier Martinez, et A. Yenikoye. 1993. Gestation et reprise de l'activité sexuelle après le part chez la brebis Djallonké, variété "Mossi". *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux* 46 (4): 631-36. <https://doi.org/10.19182/remvt.9419>.
- Bonnet, M., I. Cassar-Malek, Y. Chilliard, et B. Picard. 2010. Ontogenesis of Muscle and Adipose Tissues and Their Interactions in Ruminants and Other Species. *Animal* 4 (7): 1093-1109. <https://doi.org/10.1017/S1751731110000601>.
- Bouix, J. 1992. Adaptation des ovins aux conditions de milieu difficiles. INRA Productions Animales, Paris : INRA, hs, 179-184. hal-00896014
- Bouix, J., M. Jacquin, D. Foulquié, P. Autran, P. Guillouet, D. Hubert, et B. Bibé. 2002. Genetic effects on sheep production in harsh environment and extensive management system. In *Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production* 29, 441-8.
- Boujenane, I., A. Chikhi, M. Sylla, et M. Ibelbachyr. 2013. Estimation of genetic parameters and genetic gains for reproductive traits and body weight of D'man ewes. *Small Ruminant Research* 113 (1): 40-46. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2013.02.009>.
- Boyer P. 2008. "Assurer les calamités agricoles ?", *Notes et études économiques* 30, 7-32.
- Brooks, R. A., et G. Di Chiro. 1976. Principles of Computer Assisted Tomography (CAT) in Radiographic and Radioisotopic Imaging. *Physics in Medicine and Biology* 21 (5): 689-732. <https://doi.org/10.1088/0031-9155/21/5/001>.
- Brouillette, J. A., J. R. Andrew, et P. J. Venta. 2000. Estimate of Nucleotide Diversity in Dogs with a Pool-and-Sequence Method. *Mammalian Genome* 11 (12): 1079-86. <https://doi.org/10.1007/s003350010220>.
- Brown, D. J., D. B. Savage, G. N. Hinch, et S. Hatcher. 2015. Monitoring Liveweight in Sheep Is a Valuable Management Strategy: A Review of Available Technologies. *Animal Production Science* 55 (4): 427-36. <https://doi.org/10.1071/AN13274>.
- Burgel, A. J. van, C. M. Oldham, R. Behrendt, M. Curnow, D. J. Gordon, et A. N. Thompson. 2011. The Merit of Condition Score and Fat Score as Alternatives to Liveweight for Managing the

- Nutrition of Ewes. *Animal Production Science* 51 (9): 834-41.
<https://doi.org/10.1071/AN09146>.
- Caldeira, R. M., A. T. Belo, C. C. Santos, M. I. Vazques, et A. V. Portugal. 2007. Effect of Long-Term Feed Restriction and over-Nutrition on Body Condition Score, Blood Metabolites and Hormonal Profiles in Ewes. *Small Ruminant Research*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300752708>.
- Cameron, M. R., J. Luo, T. Sahlu, S. P. Hart, S. W. Coleman, et A. L. Goetsch. 2001. Growth and Slaughter Traits of Boer × Spanish, Boer × Angora, and Spanish Goats Consuming a Concentrate-Based Diet. *Journal of Animal Science* 79 (6): 1423-30.
<https://doi.org/10.2527/2001.7961423x>.
- Carrière, M. et B. Toutain. 1995. Utilisation des terres de parcours par l'élevage et interactions avec l'environnement. *Outils d'évaluation et indicateurs*. Saarbrücken, Maisons-Alfort, SEMG, CIRAD-EMVT, 70.
- Chavarría-Aguilar, L. M., R. A. García-Herrera, R. Salazar-Cuytun, A. J. Chay-Canul, F. Casanova-Lugo, A. T. Piñeiro-Vázquez, et A. J. Aguilar-Caballero. 2016. Relationship between Body Fat Depots and Body Mass Index in Pelibuey Ewes. *Small Ruminant Research* 141 (août): 124-26.
<https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2016.07.014>.
- Chilliard, Y., F. Bocquier, C. Delavaud, Y. Faulconnier, M. Bonnet, M. Guerre-Millo, P. Martin, et A. Ferlay. 1999. La leptine chez le ruminant. Facteurs de variation physiologiques et nutritionnels. *Productions Animales* 3 (12), 225-237. (1999). <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=LV2016012082>.
- Chilliard, Y., F. Bocquier, et M. Doreau. 1998. Digestive and metabolic adaptations of ruminants to undernutrition, and consequences on reproduction. *Reproduction Nutrition Development* 38 (2): 131-52. <https://doi.org/10.1051/rnd:19980201>.
- Coffey, M. P., G. C. Emmans, et S. Brotherstone. 2001. Genetic Evaluation of Dairy Bulls for Energy Balance Traits Using Random Regression. *Animal Science* 73 (1): 29-40.
<https://doi.org/10.1017/S1357729800058021>.
- Coffey, M. P., G. Simm, J. D. Oldham, W. G. Hill, et S. Brotherstone. 2004. Genotype and Diet Effects on Energy Balance in the First Three Lactations of Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* 87 (12): 4318-26. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)73577-8](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)73577-8).
- Collège des Enseignants de Nutrition. 2011. www.unf3s.org. Consulté le 27/04/2020.
- Conington, J., S. C. Bishop, A. Waterhouse, et G. Simm. 1995. A Genetic Analysis of Early Growth and Ultrasonic Measurements in Hill Sheep. *Animal Science* 61 (1): 85-93.
<https://doi.org/10.1017/S1357729800013552>.
- Cuvelier, C., J. F. Cabaraux, I. Dufrasne, L. Istasse, et J. L. Hornick. 2005. Transport sanguin et métabolisme hépatique des acides gras chez le ruminant. *Annales de Médecine Vétérinaire* 149. <https://orbi.uliege.be/handle/2268/8397>.
- Dale, A. J., P. J. Purcell, A. R. G. Wylie, A. W. Gordon, et C. P. Ferris. 2017. Effects of Dry Period Length and Concentrate Protein Content in Late Lactation on Body Condition Score Change and Subsequent Lactation Performance of Thin High Genetic Merit Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* 100 (3): 1795-1811. <https://doi.org/10.3168/jds.2016-11887>.

- Davis, G. H., G. W. Montgomery, A. J. Allison, R. W. Kelly, et A. R. Bray. 1982. Segregation of a major gene influencing fecundity in progeny of Booroola sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 25 (4): 525-29. <https://doi.org/10.1080/00288233.1982.10425216>.
- De La Torre, A., E. Recoules, F. Blanc, I. Ortigues-Marty, P. D'Hour, et J. Agabriel. 2015. Changes in Calculated Residual Energy in Variable Nutritional Environments: An Indirect Approach to Apprehend Suckling Beef Cows' Robustness. *Livestock Science* 176 (juin): 75-84. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.03.008>.
- Dechow, C. D., G. W. Rogers, et J. S. Clay. 2002. Heritability and Correlations Among Body Condition Score Loss, Body Condition Score, Production and Reproductive Performance. *Journal of Dairy Science* 85 (11): 3062-70. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(02\)74393-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(02)74393-2).
- Dechow, C. D., G. W. Rogers, L. Klei, et T. J. Lawlor. 2003. Heritabilities and Correlations Among Body Condition Score, Dairy Form and Selected Linear Type Traits. *Journal of Dairy Science* 86 (6): 2236-42. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(03\)73814-4](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(03)73814-4).
- Dedieu, B., P. Faverdin, J. Y. Dourmad, et A. Gibon. 2008. Système d'élevage, un concept pour raisonner les transformations de l'élevage. *INRA Productions Animales* 21 (1): 45-58.
- Delavaud, C., F. Bocquier, Y. Chilliard, D. H. Keisler, A. Gertler, et G. Kann. 2000. Plasma leptin determination in ruminants: effect of nutritional status, and body fatness on plasma leptin concentration assessed by a specific RIA in sheep. *Journal of Endocrinology* 165(2): 519-26.
- Dijkstra, J. 2016. 1293 Modeling in Animal Science: An Introduction to Quantitative Understanding and Prediction. *Journal of Animal Science* 94 (5): 623. <https://doi.org/10.2527/jam2016-1293>.
- Dirandeh, E., M. Ghorbanalinia, A. Rezaei-Roodbari, et M. G. Colazo. 2020. Relationship between Body Condition Score Loss and mRNA of Genes Related to Fatty Acid Metabolism and the Endocannabinoid System in Adipose Tissue of Periparturient Cows. *Animal: An International Journal of Animal Bioscience*: 1-9. <https://doi.org/10.1017/S1751731120000476>.
- Doeschl-Wilson, A. B., P. W. Knap, B. P. Kinghorn, et H. A. M. Van der Steen. 2007. Using Mechanistic Animal Growth Models to Estimate Genetic Parameters of Biological Traits. *Animal* 1 (4): 489-99. <https://doi.org/10.1017/S1751731107691848>.
- Donato, J. Jr, Roberta M. Cravo, Renata Frazão, et Carol F. Elias. 2011. Hypothalamic Sites of Leptin Action Linking Metabolism and Reproduction. *Neuroendocrinology* 93 (1): 9-18. <https://doi.org/10.1159/000322472>.
- Doreau, M., et Y. Chilliard. 1997. Digestion and Metabolism of Dietary Fat in Farm Animals. *British Journal of Nutrition* 78 (1): S15-35. <https://doi.org/10.1079/BJN19970132>.
- Drackley, J. K. 1999. Biology of Dairy Cows During the Transition Period: The Final Frontier? *Journal of Dairy Science* 82 (11): 2259-73. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(99\)75474-3](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(99)75474-3).
- Duffield, T. 2011. Monitoring strategies for transition dairy cows for special patients. *63rd CVMA Convention*.
- Dumont, B., L. Fortun-Lamothe, M. Jouven, M. Thomas, et M. Tichit. 2013. Prospects from Agroecology and Industrial Ecology for Animal Production in the 21st Century. *Animal* 7 (6): 1028-43. <https://doi.org/10.1017/S1751731112002418>.

- Dumont, B., M. Meuret, A. Boissy, et M. Petit. 2001. Le pâturage vu par l'animal : mécanismes comportementaux et applications en élevage. *Fourrages* 166, 213-238. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=LV2016018653>.
- Dwyer, C. M., A. B. Lawrence, et S. C. Bishop. 2001. The Effects of Selection for Lean Tissue Content on Maternal and Neonatal Lamb Behaviours in Scottish Blackface Sheep. *Animal Science* 72 (3): 555-71. <https://doi.org/10.1017/S1357729800052097>.
- Dwyer, C. M., A. B. Lawrence, S. C. Bishop, et M. Lewis. 2003. Ewe–Lamb Bonding Behaviours at Birth Are Affected by Maternal Undernutrition in Pregnancy. *British Journal of Nutrition* 89 (1): 123-36. <https://doi.org/10.1079/BJN2002743>.
- Edmonson, A. J., I. J. Lean, L. D. Weaver, T. Farver, et G. Webster. 1989. A Body Condition Scoring Chart for Holstein Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* 72 (1): 68-78. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(89\)79081-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(89)79081-0).
- Elsen, J. M., F. Barillet, J. V. T. K. Bourgoïn, F. Schelcher, Y. Amigues, J. L. Laplanche, J. P. Poivey, et F. Eychenne. 1997. Génétique de la sensibilité à la tremblante ovine: recherches en cours et perspectives. *Productions animales* 10 (2): 133.
- Enjalbert, F. 1996. Les constituants des aliments et leur digestion chez les bovins: bases physiologiques. *Pathologie et nutrition. Journées nationales des GTV, Angers*, 13-34.
- Everett-Hincks, J. M., et N. G. Cullen. 2009. Genetic Parameters for Ewe Rearing Performance. *Journal of Animal Science* 87 (9): 2753-58. <https://doi.org/10.2527/jas.2008-0858>.
- Everts, H. 1990. Feeding Strategy during Pregnancy for Ewes with a Large Litter Size. 2. Effect on Blood Parameters and Energy Status. *NJAS Wageningen Journal of Life Sciences* 38 (3B): 541-54.
- Fahmy, M. H. 1996. Growth, Fertility, Prolificacy and Fleece Weight of Romanov, Finnsheep and Booroola Purebreds and Their First Cross and Backcross with the DLS Breed. *Animal Science* 62 (3): 479-87. <https://doi.org/10.1017/S1357729800015010>.
- Fischer, A., T. Luginbühl, L. Delattre, J. M. Delouard, et P. Faverdin. 2015. Rear shape in 3 dimensions summarized by principal component analysis is a good predictor of body condition score in Holstein dairy cows. *Journal of Dairy Science* 98 (7): 4465-76. <https://doi.org/10.3168/jds.2014-8969>.
- Fischer, A., T. Lunginbuhl, L. Delattre, J.M. Delouard, et P. Faverdin. 2014. Améliorer la mesure de l'état des réserves corporelles des vaches laitières en analysant la surface 3D du dos de la vache. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*, 21. Institut de l'Élevage - INRA. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01210789>.
- Fisher, R. A. 1919. XV.—The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Earth and Environmental Science Transactions of The Royal Society of Edinburgh* 52 (2): 399-433. <https://doi.org/10.1017/S0080456800012163>.
- Foot, J. Z., et J. F. D. Greenhalgh. 1970. The Use of Deuterium Oxide Space to Determine the Amount of Body Fat in Pregnant Blackface Ewes. *British Journal of Nutrition* 24 (3): 815-25. <https://doi.org/10.1079/BJN19700085>.

- Francois, D. 1995. Organisation of Sheep Breeding in France -Suckling Breeds-. II. The Berrichon Du Cher Programme. In *Cahiers Options Méditerranéennes (CIHEAM)*. CIHEAM-IAMZ. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=QC9665540>.
- Friggens, N. C., C. Duvaux-Ponter, M. P. Etienne, T. Mary-Huard, et P. Schmidely. 2016. Characterizing individual differences in animal responses to a nutritional challenge: Toward improved robustness measures. *Journal of Dairy Science* 99 (4): 2704-18. <https://doi.org/10.3168/jds.2015-10162>.
- Friggens, N. C., K. L. Ingvarstsen, et G. C. Emmans. 2004. Prediction of Body Lipid Change in Pregnancy and Lactation. *Journal of Dairy Science* 87 (4): 988-1000. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(04\)73244-0](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(04)73244-0).
- Friggens, N. C., F. Blanc, D. P. Berry, et L. Puillet. 2017. Review: Deciphering animal robustness. A synthesis to facilitate its use in livestock breeding and management. *Animal*, 1-15. <https://doi.org/10.1017/S175173111700088X>.
- Gadoud, R., M. Joseph, R. Jussiau, M. Lisberney, B. Mangeol, L. Montmeas, A. Tarrit. 1992. *Nutrition et alimentation des animaux d'élevage*. Les Editions Foucher, Paris, 286p.
- Gaillard, Y. 1979. Caractéristiques de la reproduction de la brebis Oudah (Niger). *Revue d'élevage et de médecine vétérinaire des pays tropicaux* 32 (3): 285-90. <https://doi.org/10.19182/remvt.8156>.
- Georges, M., C. Charlier, et B. Hayes. 2019. Harnessing Genomic Information for Livestock Improvement. *Nature Reviews Genetics* 20 (3): 135-56. <https://doi.org/10.1038/s41576-018-0082-2>.
- Gienapp, P., C. Teplitsky, J. S. Alho, J. A. Mills, et J. Merilä. 2008. Climate Change and Evolution: Disentangling Environmental and Genetic Responses. *Molecular Ecology* 17 (1): 167-78. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03413.x>.
- Gizaw, S., S. Lemma, H. Komen, et J. A. M. Van Arendonk. 2007. Estimates of genetic parameters and genetic trends for live weight and fleece traits in Menz sheep. *Small Ruminant Research* 70 (2): 145-53. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2006.02.007>.
- Goff, J. P., et R. L. Horst. 1997. Physiological Changes at Parturition and Their Relationship to Metabolic Disorders. *Journal of Dairy Science* 80 (7): 1260-68. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(97\)76055-7](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(97)76055-7).
- González-García, E., M. Alhamada, J. Pradel, S. Douls, S. Parisot, F. Bocquier, J. B. Menassol, I. Llach, et L. A. González. 2018. A Mobile and Automated Walk-over-Weighing System for a Close and Remote Monitoring of Liveweight in Sheep. *Computers and Electronics in Agriculture* 153 (octobre): 226-38. <https://doi.org/10.1016/j.compag.2018.08.022>.
- González-García, E., V. Gozzo de Figuereido, D. Foulquie, E. Jousserand, P. Aufran, S. Camous, A. Tesniere, F. Bocquier, et M. Jouven. 2014. Circannual body reserve dynamics and metabolic profile changes in Romane ewes grazing on rangelands. *Domestic Animal Endocrinology* 46 (janvier): 37-48. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2013.10.002>.
- González-García, E., et D. Hazard. 2016. Growth rates of Romane ewe lambs and correlated effects of being mated as hoggets or two-tooth ewes on first offspring performance. *Livestock Science* 189 (Supplement C): 63-69. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2016.04.022>.

- González-García, E., A. Tesniere, S. Camous, F. Bocquier, F. Barillet, et P. Hassoun. 2015. The Effects of Parity, Litter Size, Physiological State, and Milking Frequency on the Metabolic Profile of Lacaune Dairy Ewes. *Domestic Animal Endocrinology* 50: 32-44. <https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2014.07.001>.
- Gowane, G. R., A. Chopra, V. Prakash, et A. L. Arora. 2010. Estimates of (co)variance components and genetic parameters for body weights and first greasy fleece weight in Malpura sheep. *Livestock Science* 131 (1): 94-101. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2010.03.006>.
- Grandinson, K., L. Rydhmer, E. Strandberg, et F. X. Solanes. 2005. Genetic Analysis of Body Condition in the Sow during Lactation, and Its Relation to Piglet Survival and Growth. *Animal Science* 80 (1): 33-40. <https://doi.org/10.1079/ASC40580033>.
- Grasset, D., J. Bouix, B. Bibé, H. H. Levéziel, M. Georges, et E. Laville. 2009. Le gène d'hypertrophie musculaire du "Texel Belge" : identification, impact, introgression. In *16. Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*, 16:np. Paris, France: Institut de l'Elevage. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01211934>.
- Gutierrez, A. P., K. P. Lubieniecki, E. A. Davidson, S. Lien, M. P. Kent, S. Fukui, R. E. Withler, B. Swift, et W. S. Davidson. 2012. Genetic Mapping of Quantitative Trait Loci (QTL) for Body-Weight in Atlantic Salmon (*Salmo Salar*) Using a 6.5K SNP Array. *Aquaculture* 358-359: 61-70. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2012.06.017>.
- Haldar, A., M. C. French, R. Brauning, S. J. Edwards, A. R. O'Connell, P. A. Farquhar, G. H. Davis, P. D. Johnstone, et J. L. Juengel. 2014. Single-Nucleotide Polymorphisms in the LEPR Gene Are Associated with Divergent Phenotypes for Age at Onset of Puberty in Davigdale Ewes. *Biology of Reproduction* 90 (2). <https://doi.org/10.1095/biolreprod.113.115923>.
- Haley, C. 1999. Advances in quantitative trait locus mapping. *From Jay Lush to Genomics: Visions for animal breeding and genetics*, 47-59.
- Hanset, R., et C. Michaux. 1985. On the genetic determinism of muscular hypertrophy in the Belgian White and Blue cattle breed. II. Population data. *Génétique, sélection, évolution* 17 (3), 369.
- Hayes, B. J., P. J. Bowman, H. D. Daetwyler, J. W. Kijas, et J. H. J. van der Werf. 2012. Accuracy of Genotype Imputation in Sheep Breeds. *Animal Genetics* 43 (1): 72-80. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2011.02208.x>.
- Hazard, D., T. Macé, A. Kempeneers, E. Delval, D. Foulquié, J. Bouix, et A. Boissy. 2020. Genetic Parameters Estimates for Ewes' Behavioural Reactivity towards Their Litter after Lambing. *Journal of Animal Breeding and Genetics* 137 (4): 374-83. <https://doi.org/10.1111/jbg.12474>.
- Hector, K. L., P. J. Bishop, et S. Nakagawa. 2012. Consequences of Compensatory Growth in an Amphibian. *Journal of Zoology* 286 (2): 93-101. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2011.00850.x>.
- Heiman, M. L., K. W. Sloop, Y. Chen, et J. F. Caro. 1999. Extension of Neuroendocrine Axes to Include Leptin. *Journal of Animal Science* 77 (3): 33-42. https://doi.org/10.2527/1999.77suppl_333x.
- Herdt, T. H. 1988. Fuel Homeostasis in the Ruminant. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* 4 (2): 213-31. [https://doi.org/10.1016/S0749-0720\(15\)31045-8](https://doi.org/10.1016/S0749-0720(15)31045-8).

- Hoch, T., C. Begon, I. Cassar-Malek, B. Picard, et I. Savary-Auzeloux. 2003. Mechanisms and consequences of compensatory growth in ruminants. *Productions Animales*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR2003003366>.
- Hoffmann, I. 2010. Climate Change and the Characterization, Breeding and Conservation of Animal Genetic Resources. *Animal Genetics* 41 (1): 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2010.02043.x>.
- Hoffmann, I. 2013. Adaptation to Climate Change – Exploring the Potential of Locally Adapted Breeds. *Animal* 7 (2): 346-62. <https://doi.org/10.1017/S1751731113000815>.
- Hu, Z. L., C. A. Park, et J. M. Reecy. 2019. Building a Livestock Genetic and Genomic Information Knowledgebase through Integrative Developments of Animal QTLdb and CorrDB. *Nucleic Acids Research* 47 (D1): D701-10. <https://doi.org/10.1093/nar/gky1084>.
- Ibeagha-Awemu, E. M., P. Kgwatalala, et X. Zhao. 2008. A Critical Analysis of Production-Associated DNA Polymorphisms in the Genes of Cattle, Goat, Sheep, and Pig. *Mammalian Genome* 19 (9): 591-617. <https://doi.org/10.1007/s00335-008-9141-x>.
- IDELE. 2019. Les chiffres clés du GEB. *Ovins 2019 Productions lait et viande*.
- Ingvartsena K. L., et Y. R. Boisclair. 2001. Leptin and the regulation of food intake, energy homeostasis and immunity with special focus on periparturient ruminants. *Domestic Animal Endocrinology* 21(4): 215-250.
- Jefferies, B. C. 1961. Body condition scoring and its use in management. *Tasmanian Journal of Agriculture* 32: 19-21.
- Johnson, P. L., J. C. McEwan, K. G. Dodds, R. W. Purchas, et H. T. Blair. 2005. A Directed Search in the Region of GDF8 for Quantitative Trait Loci Affecting Carcass Traits in Texel Sheep. *Journal of Animal Science* 83 (9): 1988-2000. <https://doi.org/10.2527/2005.8391988x>.
- Jones, H. E., R. M. Lewis, M. J. Young, et G. Simm. 2004. Genetic Parameters for Carcass Composition and Muscularity in Sheep Measured by X-Ray Computer Tomography, Ultrasound and Dissection. *Livestock Production Science* 90 (2): 167-79. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.04.004>.
- Jopson, N. B., J. M. Thompson, et P. F. Fennessy. 1997. Tissue Mobilization Rates in Male Fallow Deer (*Dama Danta*) as Determined by Computed Tomography: The Effects of Natural and Enforced Food Restriction. *Animal Science* 65 (2): 311-20. <https://doi.org/10.1017/S1357729800016635>.
- Jouany, J. P., L. Broudiscou, R. A. Prins, et S. Komisarczuk-Bony. 1995. Métabolisme et Nutrition de la population microbienne du rumen In *Nutrition des ruminants domestiques-Ingestion et digestion*, Paris, France, INRA Editions, 349-382.
- Karis, P., H. Jaakson, K. Ling, R. M. Bruckmaier, J. J. Gross, P. Pärn, T. Kaart, et M. Ots. 2020. Body Condition and Insulin Resistance Interactions with Periparturient Gene Expression in Adipose Tissue and Lipid Metabolism in Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* 103 (4): 3708-18. <https://doi.org/10.3168/jds.2019-17373>.
- Kause, A., O. Ritola, T. Paananen, E. Mäntysaari, et U. Eskelinen. 2002. Coupling Body Weight and Its Composition: A Quantitative Genetic Analysis in Rainbow Trout. *Aquaculture* 211 (1): 65-79. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00884-5](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00884-5).

- Kenyon, P. R., S. K. Maloney, et D. Blache. 2014. Review of sheep body condition score in relation to production characteristics. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 57 (1): 38-64. <https://doi.org/10.1080/00288233.2013.857698>.
- Khan, M. J., A. Hosseini, S. Burrell, S. M. Rocco, J. P. McNamara, et J. J. Loor. 2013. Change in Subcutaneous Adipose Tissue Metabolism and Gene Network Expression during the Transition Period in Dairy Cows, Including Differences Due to Sire Genetic Merit. *Journal of Dairy Science* 96 (4): 2171-82. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-5794>.
- Kitano, H. 2004. Biological Robustness. *Nature Reviews Genetics* 5 (11): 826-37. <https://doi.org/10.1038/nrg1471>.
- Knap, P. W. 2005. Breeding Robust Pigs. *Australian Journal of Experimental Agriculture* 45 (8): 763-73. <https://doi.org/10.1071/EA05041>.
- Koch, R. M., M. E. Dikeman, D. M. Allen, M. May, J. D. Crouse, et D. R. Champion. 1976. Characterization of Biological Types of Cattle III. Carcass Composition, Quality and Patability. *Journal of Animal Science* 43 (1): 48-62. <https://doi.org/10.2527/jas1976.43148x>.
- Koenen, E. P. C., R. F. Veerkamp, P. Dobbelaar, et G. De Jong. 2001. Genetic Analysis of Body Condition Score of Lactating Dutch Holstein and Red-and-White Heifers. *Journal of Dairy Science* 84 (5): 1265-70. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)74588-2](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)74588-2).
- Koning, D. J. de, A. P. Rattink, B. Harlizius, J. A. M. van Arendonk, E. W. Brascamp, et M. A. M. Groenen. 2000. Genome-Wide Scan for Body Composition in Pigs Reveals Important Role of Imprinting. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97 (14): 7947-50. <https://doi.org/10.1073/pnas.140216397>.
- Korte, A., et A. Farlow. 2013. The advantages and limitations of trait analysis with GWAS: a review. *Plant Methods* 9 (1): 29. <https://doi.org/10.1186/1746-4811-9-29>.
- Lambe, N. R., G. Simm, M. J. Young, J. Conington, et S. Brotherstone. 2004. Seasonal Changes in Tissue Weights in Scottish Blackface Ewes over Multiple Production Cycles. *Animal Science* 79 (3): 373-85. <https://doi.org/10.1017/S135772980009024X>.
- Lambe, N. R., M. J. Young, K. A. McLean, J. Conington, et G. Simm. 2003. Prediction of Total Body Tissue Weights in Scottish Blackface Ewes Using Computed Tomography Scanning. *Animal Science* 76 (2): 191-97. <https://doi.org/10.1017/S1357729800053443>.
- La Volaille Française. 2019. <https://www.volaille-francaise.fr/la-filiere-avicole/chiffres-cles/>. Consulté le 06/06/2020.
- Le Bars, H. 1991. Interrelations between glycogenesis and lipogenesis in ruminants. 1991. <https://doi.org/10.4267/2042/64436>.
- Le Roy, P., A. Ducos, et F. Phocas. 2019. Quelles performances pour les animaux de demain ? Objectifs et méthodes de sélection. *INRAE Productions Animales* 32 (2): 233-46. <https://doi.org/10.20870/productions-animales.2019.32.2.2466>.
- Le Roy, P., et J. M. Elsen. 2000. Principes de l'utilisation des marqueurs génétiques pour la détection des gènes influençant les caractères quantitatifs. *Productions Animales (hs)*, 211-215. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR2016216692>.

- Lee, K. T., E. W. Park, S. Moon, H. S. Park, H. Y. Kim, G. W. Jang, B. H. Choi, H. Y. Chung, J. W. Lee, I.C. Cheong, et S. J. Oh. 2006. Genomic Sequence Analysis of a Potential QTL Region for Fat Trait on Pig Chromosome 6. *Genomics* 87 (2): 218-24. <https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2005.09.002>.
- Lewis, R. M., et G. C. Emmans. 2007. Genetic Selection, Sex and Feeding Treatment Affect the Whole-Body Chemical Composition of Sheep. *Animal* 1 (10): 1427-34. <https://doi.org/10.1017/S1751731107000808>.
- Lindholm-Perry, A. K., H. C. Cunningham, L. A. Kuehn, J. L. Vallet, J. W. Keele, A. P. Foote, K. M. Cammack, et H. C. Freetly. 2017. Relationships between the Genes Expressed in the Mesenteric Adipose Tissue of Beef Cattle and Feed Intake and Gain. *Animal Genetics* 48 (4), 386-94. <https://doi.org/10.1111/age.12565>.
- Loan, M. D. van. 1990. Bioelectrical Impedance Analysis to Determine Fat-Free Mass, Total Body Water and Body Fat. *Sports Medicine (Auckland)* 10 (4): 205-17.
- Macé, T., E. González-García, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, C. Robert-Granié, et D. Hazard. 2019. Intra-flock variability in the body reserve dynamics of meat sheep by analyzing BW and body condition score variations over multiple production cycles. *Animal* 13 (9), 1-13. <https://doi.org/10.1017/S175173111800352X>.
- Macfarlane, J. M., R. M. Lewis, G. C. Emmans, M. J. Young, et G. Simm. 2009. Predicting Tissue Distribution and Partitioning in Terminal Sire Sheep Using X-Ray Computed Tomography. *Journal of Animal Science* 87 (1): 107-18. <https://doi.org/10.2527/jas.2007-0832>.
- Mahgoub, O., et G. A. Lodge. 1996. Growth and Body Composition in Meat Production of Omani Batina Goats. *Small Ruminant Research* 19 (3): 233-46. [https://doi.org/10.1016/0921-4488\(95\)00762-8](https://doi.org/10.1016/0921-4488(95)00762-8).
- Maloiy, G. M. O., T. I. Kanui, P. K. Towett, S. N. Wambugu, J. O. Miaron, et M. M. Wanyoike. 2008. Effects of Dehydration and Heat Stress on Food Intake and Dry Matter Digestibility in East African Ruminants. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 151 (2): 185-90. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2008.06.019>.
- Maniatis, N., et G. E. Pollott. 2002. Genotype by Environment Interactions in Lamb Weight and Carcass Composition Traits. *Animal Science* 75 (1): 3-14. <https://doi.org/10.1017/S1357729800052772>.
- Marchello, M. J., et W. D. Slinger. 1994. Bioelectrical Impedance Can Predict Skeletal Muscle and Fat-Free Skeletal Muscle of Beef Cows and Their Carcasses. *Journal of Animal Science* 72 (12): 3118-23. <https://doi.org/10.2527/1994.72123118x>.
- Martin, O., et D. Sauvant. 2010. A teleonomic model describing performance (body, milk and intake) during growth and over repeated reproductive cycles throughout the lifespan of dairy cattle. 1. Trajectories of life function priorities and genetic scaling. *Animal* 4 (12): 2030-47. <https://doi.org/10.1017/S1751731110001357>.
- Matika, O., V. Riggio, M. Anselme-Moizan, A. S. Law, R. Pong-Wong, A. L. Archibald, et S. C. Bishop. 2016. Genome-Wide Association Reveals QTL for Growth, Bone and in Vivo Carcass Traits as Assessed by Computed Tomography in Scottish Blackface Lambs. *Genetics Selection Evolution* 48 (1): 11. <https://doi.org/10.1186/s12711-016-0191-3>.

- Maxa, J., E. Norberg, P. Berg, et M. Milerski. 2007. Genetic parameters for body weight, longissimus muscle depth and fat depth for Suffolk sheep in the Czech Republic. *Small Ruminant Research* 72 (2): 87-91. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2006.04.018>.
- McArt, J. A. A., D. V. Nydam, G. R. Oetzel, T. R. Overton, et P. A. Ospina. 2013. Elevated Non-Esterified Fatty Acids and β -Hydroxybutyrate and Their Association with Transition Dairy Cow Performance. *The Veterinary Journal* 198 (3): 560-70. <https://doi.org/10.1016/j.tvjl.2013.08.011>.
- McClelland, T. H., et A. J. F. Russel. 1972. The Distribution of Body Fat in Scottish Blackface and Finnish Landrace Lambs. *Animal Science* 15 (3): 301-6. <https://doi.org/10.1017/S0003356100011569>.
- McDonald, P., R. A. Edwards, J. F. D. Greenhalgh, C. A. Morgan, L. A. Sinclair, et R G. Wilkinson. 2011. Animal Nutrition. *7th Edition*. ISBN 978-1-4082-0423-8.
- McLaren, A., N. R. Lambe, S. Brotherstone, J. Conington, R. Mrode, et L. Bünger. 2012. Investigation into the Presence of Genotype by Environment Interactions (G×E) in Scottish Blackface Lamb Traits. *Small Ruminant Research* 105 (1): 46-52. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2011.12.002>.
- McRae, A. F., J. C. McEwan, K. G. Dodds, T. Wilson, A. M. Crawford, et J. Slate. 2002. Linkage Disequilibrium in Domestic Sheep. *Genetics* 160 (3): 1113-22.
- Meadows, J. R. S., E. K. F. Chan, et J. W. Kijas. 2008. Linkage Disequilibrium Compared between Five Populations of Domestic Sheep. *BMC Genetics* 9 (1): 61. <https://doi.org/10.1186/1471-2156-9-61>.
- Mendizabal, J. A., R. Delfa, A. Arana, P. Eguinoa, C. González, T. Treacher, et A. Purroy. 2003. Estimating Fat Reserves in Rasa Aragonesa Ewes: A Comparison of Different Methods. *Canadian Journal of Animal Science* 83 (4): 695-701. <https://doi.org/10.4141/A03-035>.
- Mendizabal, J. A., R. Delfa, A. Arana, et A. Purroy. 2011. Body condition score and fat mobilization as management tools for goats on native pastures. *Small Ruminant Research*, Special Issue: Technological development and associative attempts to a sustainable goat production, 98 (1): 121-27. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2011.03.029>.
- Menke, A., P. Sämman, S. Kloiber, D. Czamara, S. Lucae, J. Hennings, A. Heck, M. A. Kohli, M. Czisch, B. Müller-Myhsok, et F. Holsboer. 2012. Polymorphisms within the Metabotropic Glutamate Receptor 1 Gene Are Associated with Depression Phenotypes. *Psychoneuroendocrinology* 37 (4): 565-75. <https://doi.org/10.1016/j.psyneuen.2011.09.003>.
- Metzker, M. L. 2010. Sequencing Technologies — the next Generation. *Nature Reviews Genetics* 11 (1): 31-46. <https://doi.org/10.1038/nrg2626>.
- Molenat, G., D. Foulquie, P. Autran, J. Bouix, D. Hubert, M. Jacquin, F. Bocquier, et B. Bibe. 2005. Pour un élevage ovin allaitant performant et durable sur parcours : un système expérimental sur le Causse du Larzac, *Productions animales* 18 (5): 323-38.
- Moro-Méndez, J., R. I. Cue, et H. G. Monardes. 2008. Phenotypic study of body condition scores in Canadian dairy cattle. *Canadian Journal of Animal Science* 88 (2): 213-24. <https://doi.org/10.4141/CJAS07091>.

- Mouffok, C., T. Madani, L. Smara, M. Baitiche, L. Allouche, et F. Belkasmi. 2011. Relationship between Body Condition Score, Body Weight, Some Nutritional Metabolites Changes in Blood and Reproduction in Algerian Montbeliard Cows. *Veterinary World*, 461. <https://doi.org/10.5455/vetworld.2011.461-466>.
- Nielsen, H. M., N. C. Friggens, P. Løvendahl, J. Jensen, et K. L. Ingvarsen. 2003. Influence of breed, parity, and stage of lactation on lactational performance and relationship between body fatness and live weight. *Livestock Production Science* 79 (2): 119-33. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(02\)00146-X](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(02)00146-X).
- Nielsen, N. I., A. Hameleers, F. J. Young, T. Larsen, et N. C. Friggens. 2010. Energy Intake in Late Gestation Affects Blood Metabolites in Early Lactation Independently of Milk Production in Dairy Cows. *Animal* 4 (1): 52-60. <https://doi.org/10.1017/S1751731109990796>.
- Nordby, D. J., R. A. Field, M. L. Riley, et C. J. Kercher. 1987. Effects of Maternal Undernutrition During Early Pregnancy on Growth, Muscle Cellularity, Fiber Type and Carcass Composition in Lambs. *Journal of Animal Science* 64 (5): 1419-27. <https://doi.org/10.2527/jas1987.6451419x>.
- O'Mara, F. P. 2012. The Role of Grasslands in Food Security and Climate Change. *Annals of Botany* 110 (6): 1263-70. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs209>.
- OS Romane, 2020. <https://www.brebis-romane.com/l-organisme-de-s%C3%A9lection/fonctionnement/>. Consulté le 12/06/2020.
- Panousis, N., G. E. Valergakis, E. Kalaitzakis, N. Siachos, E. Kiosis, et G. Arsenos. 2018. Evaluation of a portable ketometer for on-site monitoring of blood β -hydroxybutyrate concentrations in dairy sheep and goats. *Threshold* 300: 0-99.
- Pearce, K. L., M. Ferguson, G. Gardner, N. Smith, J. Greef, et D. W. Pethick. 2009. Dual X-Ray Absorptiometry Accurately Predicts Carcass Composition from Live Sheep and Chemical Composition of Live and Dead Sheep. *Meat Science* 81 (1): 285-93. <https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2008.08.004>.
- Pelletier, N., et P. Tyedmers. 2010. Forecasting Potential Global Environmental Costs of Livestock Production 2000-2050. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (43): 18371-4 <https://pubag.nal.usda.gov/catalog/2370587>.
- Phocas, F., C. Belloc, J. Bidanel, L. Delaby, J. Y. Dourmad, B. Dumont, P. Ezanno, L. Fortun-Lamothe, G. Foucras, B. Frappat, et E. González-García. 2016. Review: Towards the Agroecological Management of Ruminants, Pigs and Poultry through the Development of Sustainable Breeding Programmes: Selection Goals and Criteria ». *Animal* 10 (11): 1749-59. <https://doi.org/10.1017/S1751731116000926>.
- Phocas, F., J. Bobe, L. Bodin, B. Charley, J. Y. Dourmad, N. C. Friggens, J. F. Hocquette, P. Y. Le Bail, E. L. Bihan-Duval, P. Mormede, et P. Quere. 2014. More robust animals: a major challenge for sustainable development of livestock production implying the blossoming of fine and high-throughput phenotyping. *Inra Productions Animales* 27 (3): 181-94.
- Primmer, C. R., T. Raudsepp, B. P. Chowdhary, A. P. Møller, et H. Ellegren. 1997. Low Frequency of Microsatellites in the Avian Genome. *Genome Research* 7 (5): 471-82. <https://doi.org/10.1101/gr.7.5.471>.

- Pryce, J. E., M. P. Coffey, S. H. Brotherstone, et J. A. Woolliams. 2002. Genetic Relationships Between Calving Interval and Body Condition Score Conditional on Milk Yield. *Journal of Dairy Science* 85 (6): 1590-95. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(02\)74229-X](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(02)74229-X).
- Pryce, J. E., M. P. Coffey, et G. Simm. 2001. The Relationship Between Body Condition Score and Reproductive Performance. *Journal of Dairy Science* 84 (6): 1508-15. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)70184-1](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)70184-1).
- Puillet, L., et O. Martin. 2017. A Dynamic Model as a Tool to Describe the Variability of Lifetime Body Weight Trajectories in Livestock Females. *Journal of Animal Science* 95 (11): 4846. <https://doi.org/10.2527/jas2017.1803>.
- Rajala-Schultz, P. J., Y. T. Gröhn, et C. E. McCulloch. 1999. Effects of Milk Fever, Ketosis, and Lameness on Milk Yield in Dairy Cows. *Journal of Dairy Science* 82 (2): 288-94. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(99\)75235-5](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(99)75235-5).
- Rastani, R. R., S. M. Andrew, S. A. Zinn, et C. J. Sniffen. 2001. Body Composition and Estimated Tissue Energy Balance in Jersey and Holstein Cows During Early Lactation. *Journal of Dairy Science* 84 (5): 1201-9. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)74581-X](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)74581-X).
- Renand, G., A. Bonnot, H. Levéziel, N. Payet, A. Malafosse, J. F. Hocquette, J. Lepetit, S. Rousset, C. Denoyelle, et V. Dodelin. 2007. Teneur en lipides du muscle et adiposité des carcasses en races bovines à viande: variabilité génétique et effets de marqueurs dans les gènes DGAT1 et Thyroglobuline. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants* 14: 113-116.
- Ricordeau, G., L. Tchamitchian, J. C. Brunel, T. C. Nguyen, et D. François. 1992. La race ovine INRA 401: un exemple de souche synthétique. *Productions animales*, 255-262.
- Ricordeau, G., L. Tchamitchian, C. Lefevre, J. C. Brunel, R. Valeille, et D. Lajous. 1977. Amélioration de la productivité des brebis Berrichonnes du Cher par croisement IV. – Durée de gestation et viabilité des agneaux Berrichon, Romanov et croisé F1, F2 et F3. *Annales de Génétique et de Sélection Animale* 9 (2): 219-39. <https://doi.org/10.1186/1297-9686-9-2-219>.
- Ricordeau, G., L. Tchamitchian, J. Thimonier, J. C. Flamant, et M. Theriez. 1978. First Survey of Results Obtained in France on Reproductive and Maternal Performance in Sheep, with Particular Reference to the Romanov Breed and Crosses with It. *Livestock Production Science* 5 (2): 181-201. [https://doi.org/10.1016/0301-6226\(78\)90045-3](https://doi.org/10.1016/0301-6226(78)90045-3).
- Riska, B., W. R. Atchley, et J. J. Rutledge. 1984. A Genetic Analysis of Targeted Growth in Mice. *Genetics* 107 (1): 79-101.
- Rivas-Muñoz, R., E. Carrillo, R. Rodriguez-Martinez, C. Leyva, M. Mellado, et F. G. Véliz. 2010. Effect of Body Condition Score of Does and Use of Bucks Subjected to Added Artificial Light on Estrus Response of Alpine Goats. *Tropical Animal Health and Production* 42 (6): 1285-89. <https://doi.org/10.1007/s11250-010-9563-9>.
- Robelin, J., et L. Casteilla. 1990. Différenciation, croissance et développement du tissu adipeux. *Productions Animales* 4 (3): 243-252. <https://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=FR2016218738>.
- Roche, J. R., D. P. Berry, J. M. Lee, K. A. Macdonald, et R. C. Boston. 2007. Describing the Body Condition Score Change Between Successive Calvings: A Novel Strategy Generalizable to

- Diverse Cohorts. *Journal of Dairy Science* 90 (9): 4378-96. <https://doi.org/10.3168/jds.2006-729>.
- Roche, J. R., N. C. Friggens, J. K. Kay, M. W. Fisher, K. J. Stafford, et D. P. Berry. 2009. Invited review: Body condition score and its association with dairy cow productivity, health, and welfare. *Journal of Dairy Science* 92 (12): 5769-5801. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2431>.
- Rook, J. S. 2000. Pregnancy Toxemia of Ewes, Does, and Beef Cows. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* 16 (2): 293-317. [https://doi.org/10.1016/S0749-0720\(15\)30107-9](https://doi.org/10.1016/S0749-0720(15)30107-9).
- Rose, G., A. Kause, H. A. Mulder, J. H. J. Van Der Werf, A. N. Thompson, M. B. Ferguson, et J. A. M. van Arendonk. 2013. Merino Ewes Can Be Bred for Body Weight Change to Be More Tolerant to Uncertain Feed Supply. *Journal of Animal Science* 91 (6): 2555-65. <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5539>.
- Rose, G., H. A. Mulder, J. H. J. van der Werf, A. N. Thompson, et J. A. M. van Arendonk. 2014. Genetic Correlations between Body Weight Change and Reproduction Traits in Merino Ewes Depend on Age. *Journal of Animal Science* 92 (8): 3249-57. <https://doi.org/10.2527/jas.2013-7378>.
- Russel, A. J. F., J. M. Doney, et R. G. Gunn. 1969. Subjective Assessment of Body Fat in Live Sheep. *The Journal of Agricultural Science* 72 (3): 451-54. <https://doi.org/10.1017/S0021859600024874>.
- Rutten, M. J. M., H. Komen, et H. Bovenhuis. 2005. Longitudinal Genetic Analysis of Nile Tilapia (*Oreochromis Niloticus* L.) Body Weight Using a Random Regression Model. *Aquaculture* 246 (1-4): 101-13. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.12.020>.
- Sallé, G., P. Jacquiet, L. Gruner, J. Cortet, C. Sauvé, F. Prévot, C. Grisez, J. P. Bergeaud, L. Schibler, A; Tircazes et D. François. 2012. A Genome Scan for QTL Affecting Resistance to *Haemonchus Contortus* in Sheep. *Journal of Animal Science* 90 (13): 4690-4705. <https://doi.org/10.2527/jas.2012-5121>.
- San Cristobal, M., C. Robert-Granié, et J. L. Foulley. 2002. Hétéroscédasticité et modèles linéaires mixtes : théorie et applications en génétique quantitative. *Journal de la société française de statistique* 143 (1-2): 155-65.
- Sanson, D. W., T. R. West, W. R. Tatman, M. L. Riley, M. B. Judkins, et G. E. Moss. 1993. Relationship of Body Composition of Mature Ewes with Condition Score and Body Weight. *Journal of Animal Science* 71 (5): 1112-16. <https://doi.org/10.2527/1993.7151112x>.
- Sauvant, D., et O. Martin. 2010. Robustesse, rusticité, flexibilité, plasticité... les nouveaux critères de qualité des animaux et des systèmes d'élevage : définitions systémique et biologique des différents concepts. *INRA Productions Animales* 23 (1): 5-10.
- Schaeffer, L. R. 2004. Application of Random Regression Models in Animal Breeding. *Livestock Production Science* 86 (1): 35-45. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(03\)00151-9](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(03)00151-9).
- Schoenian, S. 2016. Culling Underperforming Ewes. United States lamb resource center. *Productivity best practices*. www.lambResourceCenter.com. Consulté le 10/05/2020.
- Scholz, A. M., S. Nüske, et M. Förster. 2003. Body Composition and Bonemineralization Measurement in Calves of Different Genetic Origin by Using Dual-Energy X-Ray Absorptiometry. *Acta Diabetologica* 40 (1): s91-94. <https://doi.org/10.1007/s00592-003-0037-7>.

- Schröder, U., et R. Staunfenbiel. 2006. Methods to determine body fat reserves in the dairy cow with special regard to ultrasonographic measurement of backfat thickness. *Journal of Dairy Science*, 89(4).
- Schwager-Suter, R., C. Stricker, D. Erdin, et N. Künzi. 2000. Relationship between Body Condition Scores and Ultrasound Measurements of Subcutaneous Fat and m. Longissimus Dorsi in Dairy Cows Differing in Size and Type. *Animal Science* 71 (3): 465-70. <https://doi.org/10.1017/S1357729800055375>.
- Schwerin, M. 2012. Climate change as a challenge for future livestock farming in Germany and Central Europe. *Züchtungskunde* 84 (2): 103-28.
- Sellier, P., D. Boichard, et E. Verrier. 2019. La génétique animale à l'INRA : soixante ans d'une histoire scientifique en prise avec le monde de la sélection et riche en rebondissements technologiques. *Histoire de la recherche contemporaine. La revue du Comité pour l'histoire du CNRS*, n° Tome VIII-n°1: 86-97. <https://doi.org/10.4000/hrc.3222>.
- Seo, S. N., et R. Mendelsohn. 2008. Measuring Impacts and Adaptations to Climate Change: A Structural Ricardian Model of African Livestock Management. *Agricultural Economics* 38 (2): 151-65. <https://doi.org/10.1111/j.1574-0862.2008.00289.x>.
- Sezenler, T., M. Özder, M. Yıldırım, A. Ceyhan, et M. A. Yüksel. 2011. The Relationship between Body Weight and Body Condition Score Some Indigenous Sheep Breeds in Turkey. *Journal of Animal and Plant Sciences* 21 (3): 443-47.
- Shubitowski, D. M., P. J. Venta, C. L. Douglass, R.-X. Zhou, et S. L. Ewart. 2001. Polymorphism Identification within 50 Equine Gene-Specific Sequence Tagged Sites. *Animal Genetics* 32 (2): 78-88. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2052.2001.00738.x>.
- Silva, L. P., J. C. Ribeiro, A. C. Crispim, F. G. Silva, C. M. Bonafe, F. F. Silva, et R. A. Torres. 2013. Genetic Parameters of Body Weight and Egg Traits in Meat-Type Quail. *Livestock Science* 153 (1-3): 27-32. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2013.01.014>.
- Sims, G. E., S. R. Jun, G. A. Wu, et S. H. Kim. 2009. Whole-Genome Phylogeny of Mammals: Evolutionary Information in Genic and Nongenic Regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (40): 17077-82. <https://doi.org/10.1073/pnas.0909377106>.
- Smith, G. L., N. C. Friggens, C. J. Ashworth, et M. G. G. Chagunda. 2017. Association between Body Energy Content in the Dry Period and Post-Calving Production Disease Status in Dairy Cattle. *Animal* 11 (9): 1590-98. <https://doi.org/10.1017/S1751731117000040>.
- Suontama, M., M. T. Saastamoinen, et M. Ojala. 2009. Estimates of Non-Genetic Effects and Genetic Parameters for Body Measures and Subjectively Scored Traits in Finnhorse Trotters. *Livestock Science* 124 (1): 205-9. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2009.01.017>.
- Suriyasathaporn, W., A. J. J. M. Daemen, E. N. Noordhuizen-Stassen, S. J. Dieleman, M. Nielen, et Y. H. Schukken. 1999. β -Hydroxybutyrate Levels in Peripheral Blood and Ketone Bodies Supplemented in Culture Media Affect the in Vitro Chemotaxis of Bovine Leukocytes. *Veterinary Immunology and Immunopathology* 68 (2): 177-86. [https://doi.org/10.1016/S0165-2427\(99\)00017-3](https://doi.org/10.1016/S0165-2427(99)00017-3).
- Suster, D., B. J. Leury, E. Ostrowska, K. L. Butler, D. J. Kerton, J. D. Wark, et F. R. Dunshea. 2003. Accuracy of Dual Energy X-Ray Absorptiometry (DXA), Weight and P2 Back Fat to Predict

- Whole Body and Carcass Composition in Pigs within and across Experiments. *Livestock Production Science* 84 (3): 231-42. [https://doi.org/10.1016/S0301-6226\(03\)00077-0](https://doi.org/10.1016/S0301-6226(03)00077-0).
- Sutter, N. B., C. D. Bustamante, K. Chase, M. M. Gray, K. Zhao, L. Zhu, B. Padhukasahasram, E. Karlins, S. Davis, P. G. Jones, et P. Quignon. 2007. A Single IGF1 Allele Is a Major Determinant of Small Size in Dogs. *Science* 316 (5821): 112-15. <https://doi.org/10.1126/science.1137045>.
- Taghipoor, M. 2012. Modélisation du transport, de la dégradation et de l'absorption des aliments dans l'intestin grêle. PhD thesis, Université François Rabelais - Tours. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00762216>.
- Tedeschi, L. O., D. G. Fox, et P. J. Kononoff. 2013. A dynamic model to predict fat and protein fluxes and dry matter intake associated with body reserve changes in cattle. *Journal of Dairy Science* 96 (4): 2448-63. <https://doi.org/10.3168/jds.2012-6070>.
- Thomas, M. G., R. M. Enns, K. L. Shirley, M. D. Garcia, A. J. Garrett, et G. A. Silver. 2007. Associations of DNA Polymorphisms in Growth Hormone and Its Transcriptional Regulators with Growth and Carcass Traits in Two Populations of Brangus Bulls. *Genetics and Molecular Research : GMR* 6 (1): 222-37.
- Thoney, M. L., St C. S. Taylor, J. I. Murray, et T. H. McClelland. 1987. Breed and Sex Differences in Equally Mature Sheep and Goats 2. Body Components at Slaughter. *Animal Science* 45 (2): 261-76. <https://doi.org/10.1017/S0003356100018845>.
- Thorup, V. M., D. Edwards, et N. C. Friggens. 2012. On-farm estimation of energy balance in dairy cows using only frequent body weight measurements and body condition score. *Journal of Dairy Science* 95 (4): 1784-93. <https://doi.org/10.3168/jds.2011-4631>.
- Tortereau, F., C. Marie-Etancelin, J. L. Weisbecker, D. Marcon, F. Bouvier, C. Moreno-Romieux, et D. François. 2020. Genetic Parameters for Feed Efficiency in Romane Rams and Responses to Single-Generation Selection. *Animal* 14 (4): 681-87. <https://doi.org/10.1017/S1751731119002544>.
- Varona, L., D. Sorensen, et R. Thompson. 2007. Analysis of Litter Size and Average Litter Weight in Pigs Using a Recursive Model. *Genetics* 177 (3): 1791-99. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.077818>.
- Veerkamp, R. F., E. P. C. Koenen, et G. De Jong. 2001. Genetic Correlations Among Body Condition Score, Yield, and Fertility in First-Parity Cows Estimated by Random Regression Models. *Journal of Dairy Science* 84 (10): 2327-35. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(01\)74681-4](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(01)74681-4).
- Voltura, M. B., et B. A. Wunder. 1998. Electrical Conductivity to Predict Body Composition of Mammals and the Effect of Gastrointestinal Contents. *Journal of Mammalogy* 79 (1): 279-86. <https://doi.org/10.2307/1382864>.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, N. M. Fogarty, S. Hatcher, et W. S. Pitchford. 2014a. Season and Reproductive Status Rather than Genetics Factors Influence Change in Ewe Weight and Fat over Time. 1. Analysis of Crossbred Ewes. *Animal Production Science* 54 (6): 802-13. <https://doi.org/10.1071/AN13247>.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, S. I. Mortimer, et W. S. Pitchford. 2014b. Season and Reproductive Status Rather than Genetics Factors Influence Change in Ewe Weight and Fat

- over Time. 3. Analysis of Merino Ewes. *Animal Production Science* 54 (6): 821-30. <https://doi.org/10.1071/AN13249>.
- Walkom, S. F., F. D. Brien, M. L. Hebart, et W. S. Pitchford. 2016. The Impact of Selecting for Increased Ewe Fat Level on Reproduction and Its Potential to Reduce Supplementary Feeding in a Commercial Composite Flock. *Animal Production Science* 56 (4): 698-707. <https://doi.org/10.1071/AN14579>.
- Walkom, S. F., et D. J. Brown. 2017. Genetic Evaluation of Adult Ewe Bodyweight and Condition: Relationship with Lamb Growth, Reproduction, Carcass and Wool Production. *Animal Production Science* 57 (1): 20-32. <https://doi.org/10.1071/AN15091>.
- Wang, H., I. Misztal, I. Aguilar, A. Legarra, et W. M. Muir. 2012. Genome-Wide Association Mapping Including Phenotypes from Relatives without Genotypes. *Genetics Research* 94 (2): 73-83. <https://doi.org/10.1017/S0016672312000274>.
- Warmington, B. G., et A. H. Kirton. 1990. Genetic and Non-Genetic Influences on Growth and Carcass Traits of Goats. *Small Ruminant Research* 3 (2): 147-65. [https://doi.org/10.1016/0921-4488\(90\)90089-O](https://doi.org/10.1016/0921-4488(90)90089-O).
- Washburn, S. P., S. L. White, J. T. Green, et G. A. Benson. 2002. Reproduction, Mastitis, and Body Condition of Seasonally Calved Holstein and Jersey Cows in Confinement or Pasture Systems. *Journal of Dairy Science* 85 (1): 105-11. [https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302\(02\)74058-7](https://doi.org/10.3168/jds.S0022-0302(02)74058-7).
- Wattiaux, M. A., et L. E. Armentano. 2005. Métabolisme des hydrates de Carbone chez la vache laitière. *Madison: Université du Wisconsin.-Institut Babcock pour la Recherche et le Développement International*.
- Web-agri. 2014. <http://www.web-agri.fr/actualite-agricole/economie-social/article/la-filiere-porcine-en-chiffres-1142-112058.html>. Consulté le 06/06/2020.
- Webb, E. C., K. Steenkamp, et E. B. Spreeth. 2000. Possible Use of BHT to Estimate Carcass Fat Content in Small Ruminants. *South African Journal of Animal Science* 30 (Supplement 1): 149-50.
- Weng, Z., H. Su, M. Saatchi, J. Lee, M. G. Thomas, J. R. Dunkelberger, et D. J. Garrick. 2016. Genome-Wide Association Study of Growth and Body Composition Traits in Brangus Beef Cattle. *Livestock Science* 183 (janvier): 4-11. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.11.011>.
- Wood, A. R., T. Esko, J. Yang, S. Vedantam, T. H. Pers, S. Gustafsson, A. Y. Chu, K. Estrada, Z. Kutalik, N. Amin, et M. L. Buchkovich. 2014. Defining the Role of Common Variation in the Genomic and Biological Architecture of Adult Human Height. *Nature Genetics* 46 (11): 1173-86. <https://doi.org/10.1038/ng.3097>.
- Wurzinger, M., J. Delgado, M. Nurnberg, A. V. Zarate, A. Stemmer, G. Ugarte, et J. Solkner. 2005. Growth Curves and Genetic Parameters for Growth Traits in Bolivian Llamas. *Livestock Production Science* 95 (1-2): 73-81. <https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.12.015>.
- Yang, W., X. Kang, Q. Yang, Y. Lin, et M. Fang. 2013. Review on the development of genotyping methods for assessing farm animal diversity. *Journal of Animal Science and Biotechnology* 4 (1): 2. <https://doi.org/10.1186/2049-1891-4-2>.
- Yazbek, S. N., D. A. Buchner, J. M. Geisinger, L. C. Burrage, S. H. Spiezio, G. E. Zentner, C.W. Hsieh, P. C. Scacheri, C. M. Croniger, et J. H. Nadeau. 2011. Deep Congenic Analysis Identifies Many

- Strong, Context-Dependent QTLs, One of Which, *Slc35b4*, Regulates Obesity and Glucose Homeostasis. *Genome Research* 21 (7): 1065-73. <https://doi.org/10.1101/gr.120741.111>.
- Yilmaz, M., T. Altin, O. Karaca, I. Cemal, H. E. Bardakcioglu, O. Yilmaz, et T. Taskin. 2011. Effect of Body Condition Score at Mating on the Reproductive Performance of Kivircik Sheep under an Extensive Production System. *Tropical Animal Health and Production* 43 (8): 1555-60. <https://doi.org/10.1007/s11250-011-9841-1>.
- Ying, Y., L. Li, W. Cao, D. Yan, Q. Zeng, X. Kong, L. Lu, M. Yan, X. Xu, J. Qu, Q. Su, et X. Ma. 2012. The Microtubule Associated Protein Syntabulin Is Required for Glucose-Stimulated and CAMP-Potentiated Insulin Secretion. *FEBS Letters* 586 (20): 3674-80. <https://doi.org/10.1016/j.febslet.2012.08.025>.
- Zhang, D., W. Tomisato, L. Su, L. Sun, J. H. Choi, Z. Zhang, K. W. Wang, X. Zhan, M. Choi, X. Li, et M. Tang. 2017. Skin-specific regulation of SREBP processing and lipid biosynthesis by glycerol kinase 5. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 114(26): E5197-E5206.
- Zhang, L., J. Liu, F. Zhao, H. Ren, L. Xu, J. Lu, S. Zhang, X. Zhang, C. Wei, G. Lu, et Y. Zheng. 2013. Genome-Wide Association Studies for Growth and Meat Production Traits in Sheep. *PLoS ONE* 8 (6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066569>.
- Zhou, X. G., L. F. Ren, Y. T. Li, M. Zhang, Y. D. Yu, et J. Yu. 2010. The Next-Generation Sequencing Technology: A Technology Review and Future Perspective. *Science China Life Sciences* 53 (1): 44-57. <https://doi.org/10.1007/s11427-010-0023-6>.
- Zygoiannis, D., C. Stamataris, N. C. Friggens, J. M. Doney, et G. C. Emmans. 1997. Estimation of the Mature Weight of Three Breeds of Greek Sheep Using Condition Scoring Corrected for the Effect of Age. *Animal Science* 64 (1): 147-53. <https://doi.org/10.1017/S1357729800015654>.

Publications scientifiques et communications

Publications

Hazard, D., **T. Macé**, A. Kempeneers, E. Delval, D. Foulquié, J. Bouix et A. Boissy. 2020. Genetic parameters estimates for ewes' behavioural reactivity towards their litter after lambing. *Animal Breeding and Genetics (Online)*. doi:10.1111/jbg.12474.

Macé, T., D. Hazard, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, et E. González-García. 2019. Relationships between body reserve dynamics and rearing performances in meat ewes. *Journal of Animal Science* 97(10), 4076–4084. doi:10.1093/jas/skz273.

Macé, T., E. González-García, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, C. Robert-Granié, et D. Hazard. 2019. Intra-flock variability in the body reserve dynamics of meat sheep by analyzing BW and body condition score variations over multiple production cycles. *Animal* 13(9), 1986–1998. doi:10.1017/S175173111800352X.

Macé, T., E. González-García, J. Pradel, S. Parisot, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, et D. Hazard. 2018. Genetic analysis of robustness in meat sheep through body weight and body condition score changes over time. *Journal of Animal Science* 96(11), 4501–4511. doi:10.1093/jas/sky318.

Communications orales et posters

Macé, T., E. González-García, J. Pradel, S. Douls, et D. Hazard, Genetic parameters for key biomarkers involved in body reserves dynamics: preliminary results, 70th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (EAAP), Ghent, Belgium, August 26th-30th 2019.Poster

Macé, T., E. González-García, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, et D. Hazard, Relationships between body reserves dynamics and ewes rearing performances in meat sheep, 70th Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (EAAP), Ghent, Belgium, August 26th-30th2019.Poster

Macé, T., D. Hazard, F. Carrière, S. Douls, C. Robert-Granié, and E. González-García, Body weight and body condition score variations in Romane ewes: intraflock variability and their dynamics and magnitude over multiple production cycle, Annual Meeting of the American Dairy Science Association, Knoxville, Tennessee, USA, June 24th-27th2018.Poster

Macé, T., E. González-García, F. Carrière, S. Douls, D. Foulquié, C. Robert-Granié, et D. Hazard, Clustering and genetic analysis of body reserves changes throughout productive cycles in meat sheep. In: 11th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Auckland (NZ), p.45, February11th-16th2018. Oral communication

Résumé : Depuis quelques années, l'élevage doit répondre à de nouvelles contraintes liées au changement climatique et adopter des principes proposés par l'agroécologie pour assurer sa durabilité. L'utilisation d'animaux plus robustes peut permettre de répondre à ces nouveaux défis. Une des composantes de cette robustesse est la dynamique des réserves corporelles (**DRC**; alternance de périodes de mobilisation (**MO**) et de reconstitution (**RE**) des RC). Ce mécanisme biologique permet aux ruminants de faire face aux périodes avec un bilan énergétique négatif (**BEN**). L'objectif de ma thèse est d'approfondir les connaissances sur ce sujet en caractérisant la DRC au cours de plusieurs cycles de production et en étudiant le déterminisme génétique de cette dynamique chez les ovins allaitants. Les données utilisées proviennent de suivis longitudinaux d'état corporel et de poids vif de brebis allaitantes Romane, élevées en plein air intégral à La Fage (Causses du Larzac). La caractérisation de la DRC indique qu'il existe plusieurs grands types de trajectoires de variation d'état corporel au cours des stades physiologiques des brebis. Les différences de niveau et de forme de ces trajectoires s'expliquent principalement par de la variabilité interindividuelle. La modélisation mathématique de la DRC a permis de définir des critères synthétiques des capacités de MO et RE des RC. Par ailleurs, de faibles corrélations, mais favorables, entre la DRC et d'autres performances de production indiquent que plus la brebis mobilise ses RC durant les périodes de BEN, meilleures sont les performances de production. L'étude du déterminisme génétique de la DRC a permis de mettre en évidence qu'il s'agit d'un caractère héritable et que les mécanismes de MO et RE des RC sont fortement liés génétiquement. Le nombre élevé et les faibles effets des zones du génome associées à la DRC suggèrent un déterminisme polygénique. Enfin, de nombreux gènes candidats ont été identifiés dans ces régions génomiques déjà décrits pour leurs liens avec des caractères d'adiposité, de croissance et les métabolismes énergétique. Ainsi, l'utilisation de la DRC en sélection génétique peut être envisagée chez les ruminants, même si des travaux complémentaires doivent être poursuivis notamment par l'étude des interactions génotype x milieu sur ce caractère.

Mots clés : paramètres génétiques, analyses longitudinales, brebis Romane, capacité adaptative

Abstract: During the last few years, livestock keepers had to respond to new constraints linked to the climate change and to adopt principles proposed by agroecology to ensure their sustainability. The use of more robust animals can allow responding to these new challenges. One component of this robustness is the body reserves' dynamic (**BRD**; i.e. alternation of BR mobilization (**MO**) and accretion (**AC**) periods). Such mechanism allows the ruminants to cope with negative energy balances (**NEB**). My thesis objective is to get new insights in such a complex subject, through an effort looking to deep BRD characterization during several production cycles while investigating the related genetic determinism of this trait in meat ewes. The data used come from longitudinal measurements of body weight and body condition score of Romane meat ewes reared under the extensive rangeland conditions of La Fage (Causses du Larzac). Characterization of BRD showed the existence of several trajectories describing body condition changes throughout ewe's physiological stages. Differences in the level and shape of trajectories were mainly due to inter-individual variability. Modelling of BRD produced few synthetic criteria for estimation of individual capacity of BR MO and AC. In addition, low but favorable correlations between BRD traits and ewes production performances indicated that more ewes will mobilize their BR, better their production performance will be. The genetic determinism study demonstrated that BRD traits are heritable and BR MO and AC processes are genetically linked. High number and small effects of QTLs associated to BRD traits suggest a polygenic determinism. Finally, several candidate genes were identified in the QTL regions, which have been previously described to be related to fat traits, growth traits or energy metabolism. The use of BRD in genetic selection may be considered in ruminants, even if complementary works must be performed, particularly with the genotype x environment study on this trait.

Key words: genetic parameters, longitudinal analysis, Romane ewes, adaptive capacity