

ETAT DES LIEUX ET PERSPECTIVES EN MATIERE DE SELECTION GENETIQUE AVICOLE

**Demeure Olivier^{1,2}, Grimaud Frédéric³, Le Bihan-Duval Elisabeth⁴,
Guémené Daniel⁵**

¹INRA, UMR 1348 PEGASE, Domaine de la Prise 35590 SAINT-GILLES, ²Agrocampus Ouest, UMR 1348 PEGASE, 65 rue de Saint Briec 35042 RENNES, ³Groupe Grimaud, La Corbière 49450 ROUSSAY, ⁴INRA, UR83 Recherches Avicoles 37380 NOUZILLY, ⁵SYSAAF, Centre INRA Val de Loire, Unité de Recherches Avicoles, 37380 Nouzilly.

olivier.demeure@rennes.inra.fr

RESUME

La sélection génétique des espèces avicoles a permis lors des dernières décennies un progrès important des performances. Cependant, si ces progrès n'ont pas encore atteint un plateau, ils sont associés à une augmentation de la prévalence de certains défauts. Ce constat, ainsi que les évolutions des demandes sociétales, font qu'il est nécessaire de repenser la sélection génétique en y intégrant de nouvelles méthodologies de sélection et de nouveaux caractères. En effet, certaines ruptures technologiques permettent d'envisager de nouvelles méthodes de sélection, en utilisant notamment l'information génomique pour estimer la valeur génétique des animaux (on parle alors de sélection génomique). Cette approche permet de réaliser une sélection précoce ainsi que sur des caractères difficiles à mesurer à large échelle ou directement sur l'animal, avec *a priori* une meilleure estimation des valeurs génétiques des individus. L'autre domaine qui évolue fortement avec l'apport des nouvelles technologies est le phénotypage, avec la possibilité de faire des mesures haut débit et individuelles et l'utilisation de technologies de pointe (imagerie médicale, mesures infrarouge...) pour préciser les mesures ou même étudier de nouveaux caractères. De même, l'étude du rôle du microbiote intestinal et les effets épigénétiques émergent comme de nouveaux paramètres devant être pris en compte en sélection. Ces nouvelles méthodologies et nouveaux phénotypes doivent désormais être intégrés pour que la sélection génétique puisse répondre aux nouveaux enjeux, notamment une plus grande robustesse des animaux et une prise en compte accrue de l'interaction entre la génétique et l'environnement.

ABSTRACT

Strategies for genetic selection in poultry

In the last decades, poultry genetic selection allowed large performances increase. However, if these progresses have not yet reached a limit, they have been associated to a defects increase. As society expectations also evolve, there is a need for new approaches in genetic selection, by integrating new methodologies and new traits. Indeed, some recent technologies allowed new genetic selection methods (called genomic selection), using genomic information to estimate the animal breeding value. This approach can be applied on young animals, for traits that cannot be measured on large scale or directly on the animals. In addition, it is supposed to have a better accuracy on animal breeding values than actual methods. The other main evolution brought by new technologies is on trait measurement; with the possibility to have individual high throughput measurement, and study new traits or increase measurement accuracy by using tools such as medical imaging, SPIR... Finally, intestinal microbiota or epigenetic components should be considered as possible phenotypes to be implemented in selection. All these new methodologies and phenotypes needs to be combined to use genetic selection for answering new issues like animals robustness, especially by taking account of genetic x environment interactions.

1. CONTEXTE ECONOMIQUE ET SOCIAL

La sélection par des approches de génétique quantitative des principales espèces avicoles sur des caractères de production a permis une progression considérable des performances au cours des dernières décennies (Havenstein et al., 2003). Au niveau mondial, ces améliorations génétiques ont permis une augmentation considérable de la production qui fait écho à une demande accrue en protéines liée à l'augmentation de la démographie, mais aussi de la demande individuelle. L'espèce *Gallus* est de loin majoritaire sur ce marché, l'ensemble des autres espèces représentant moins de 15% de la production mondiale de viande de volaille. Le déséquilibre prévaut également en France, mais dans une moindre mesure puisque que cette espèce y représente moins de 60% de la production. L'évolution de la consommation y est limitée, alors que la production stagne, voire décroît pour certaines productions. Le positionnement de la France est d'autant plus atypique qu'une partie du poulet produit l'est avec des génotypes à croissance lente et que ce ne sont pas moins de six autres espèces dites secondaires qui font l'objet de productions. Ces différentes espèces font chacune l'objet de programmes de sélection spécifiques qui ont jusqu'à ce jour pu bénéficier des outils et méthodes initialement développés pour l'espèce *Gallus*, dans le cadre d'une approche mutualisée au sein du SYSAAF.

Source de protéines efficace et exempte de tabou religieux, les prévisions indiquent que l'augmentation de la demande en viande de volailles va se poursuivre à l'échelle mondiale. Dans un contexte de durabilité, ces perspectives impliquent notamment d'améliorer encore plus les performances des animaux tout en poursuivant les efforts de réduction des quantités de matières premières nécessaires à la production de viande ou d'œuf. Ainsi, l'amélioration de l'efficacité alimentaire permet d'économiser, au niveau mondial et annuellement, l'équivalent de la production de 45 millions d'hectares de terres arables, limitant la compétition avec l'alimentation humaine. Cependant, l'évolution des performances des animaux est, dans certains cas, associée à une plus forte prévalence de « défauts » (comme les problèmes articulaires liés au surpoids, pododermatites, défauts musculaires), ou à des « déviations » du comportement (picage, nervosisme...). Par ailleurs, les législations induites par les demandes sociétales ainsi que les habitudes des consommateurs évoluent. Bien que le progrès génétique ne semble pas encore avoir atteint un plateau, il est donc nécessaire de repenser les méthodes de sélection, d'y intégrer de nouveaux caractères et d'anticiper les ruptures technologiques ou scientifiques qui apporteront les futures avancées en matière de sélection génétique dans les filières avicoles.

2. LES RUPTURES TECHNOLOGIQUES ET LES METHODES DE SELECTION

Les méthodes de sélection ont fortement évolué ces 30 dernières années, intégrant de plus en plus de données sur des caractères variés, avec pour conséquence une meilleure prédiction des valeurs génétiques des animaux.

2.1. L'informatique et le BLUP

La première évolution majeure a eu lieu dans les années 80 avec la mise en place du Best Linear Unbiased Prediction (BLUP). Jusqu'alors, la méthode principalement utilisée était celle de l'indice de sélection, utilisant les performances moyennes des populations pour estimer les effets environnementaux et génétiques. A l'inverse, le BLUP utilise les informations de l'ensemble des individus connus dans la généalogie de l'animal (qu'ils aient ou non des performances associées). Cette méthode avait été imaginée dès les années 50 (Henderson, 1953) mais n'avait pu être mise en œuvre faute de capacités de calcul. L'avènement de la micro-informatique, mettant à la disposition de tous des capacités de traitement de données, a permis son implémentation dans les schémas de sélection. Le BLUP permet une évaluation multicritères et l'estimation du progrès génétique réalisé à chaque génération. A l'issue de cette étape, les choix des reproducteurs et l'établissement des plans d'accouplement consistent classiquement en deux étapes permettant successivement de maximiser les gains génétiques, puis d'optimiser la diversité génétique. Une méthode basée sur l'utilisation du recuit simulé ou Simulated Annealing (Kirkpatrick et al., 1983) est maintenant utilisée en routine au SYSAAF. Des simulations montrent que son utilisation améliore substantiellement le progrès génétique escompté à chaque génération, tout en optimisant la gestion de la diversité génétique (Chapuis et al., 2014).

2.2. La génomique

La seconde évolution majeure en matière de méthodes de sélection a été l'apport de la génomique et des données moléculaires. Là encore, ce sont des solutions technologiques (dans le domaine de la chimie notamment) qui ont permis ces évolutions.

2.2.1. La sélection assistée par marqueurs ou par gènes

Si d'autres types de marqueurs génétiques ont été utilisés avant (RFLP ou minisatellites), ce sont bien les microsatellites puis les single nucleotides polymorphisms (SNP) qui ont permis de réaliser des analyses génétiques mettant en évidence des régions du génome impactant le déterminisme de caractères d'intérêt agronomique. Ces régions sont souvent

appelées QTL pour Quantitative Trait Loci. Une fois identifiés, ces QTL peuvent être utilisés dans l'évaluation génétique des individus. En effet, l'information moléculaire pour des marqueurs génétiques préalablement définis permet d'estimer si un individu est porteur ou non des mutations intéressantes, car associées à des gains de performances. Cette approche est d'autant plus efficace que les marqueurs utilisés pour déterminer le statut au QTL des animaux sont proches des mutations responsables des variations phénotypiques observées, le cas idéal étant de connaître la mutation causale. Ce type d'approche a été utilisé pour éradiquer des mutations associées à des phénotypes délétères tels que l'odeur de poisson des œufs chez la poule (Honkatukia et al., 2005), pour sélectionner des gènes de couleur dans des lignées de poulets à croissance lente, ou encore chez la perdrix rouge afin de diminuer progressivement le taux d'hybridation avec la perdrix choukar au sein des populations relâchées. Elle est aussi utilisée pour des caractères polygéniques comme par exemple chez le bovin pour des caractères de lactation ou de fertilité (Guillaume et al., 2008). Cependant, cette approche requiert en amont une couteuse identification des régions d'intérêt et reste limitée par le fait que seules certaines régions du génome sont exploitées, une large part de la régulation génétique des caractères n'étant pas prise en compte.

Des panels de marqueurs microsatellites ou SNPs sont mis en œuvre en routine au SYSAF pour assigner des parentés à posteriori chez différentes espèces aquacoles dans le cadre des schémas de sélection généalogique. Dans le même objectif, cette stratégie est maintenant utilisée chez les canards pékin et barbarie ainsi que leur hybride, le mulard (Chapuis et al., 2010). Les outils sont également en cours de développement pour d'autres espèces de volailles. Cette approche permet d'envisager la quantification de nouveaux caractères de reproduction et une éventuelle évolution des modalités de sélection, la traçabilité des apparentements n'étant plus requise.

2.2.2. La sélection génomique

En raison de son intérêt comme modèle pour étudier le développement embryonnaire, le poulet a été en 2004 la première espèce d'élevage dont le génome a été séquencé (Hillier et al., 2004). Depuis lors, les génomes de la dinde (Dalloul et al., 2010) et du canard commun (Huang et al., 2013) l'ont été, alors que le séquençage de ceux de la pintade, du canard de barbarie et de la caille japonaise sont en cours ou envisagés dans le cadre du programme SeqVol. Concrètement, une des résultantes de cette démarche a été l'identification et la mise à disposition de millions de SNP (Wong et al., 2004), ouvrant la voie à la création de puces à haute densité (Kranis et al., 2013) pour l'espèce *Gallus*. Cette étape a été primordiale pour permettre une couverture dense de l'ensemble du

génome et par conséquent l'étude à moindre coût de la variabilité génétique d'un animal. Cette évolution technologique a coïncidé avec le développement d'une méthode statistique consistant à intégrer les données moléculaires haut débit dans l'évaluation génétique des animaux sans à priori sur les effets des marqueurs utilisés, et en considérant tout le génome et non plus seulement des régions préalablement identifiées (Meuwissen et al., 2001). Cette stratégie, nommée sélection génomique, consiste à évaluer dans un premier temps les effets des allèles aux marqueurs sur les caractères d'intérêt dans une population de référence, c'est à dire sur des animaux phénotypés et génotypés. Ensuite, il est possible de prédire la valeur génétique des animaux en sélection sur la base de leur seule information moléculaire (voir Le Roy et al., 2013 pour revue). L'intérêt de cette approche est de pouvoir sélectionner les animaux dès leur naissance (sans attendre qu'ils soient en âge d'être testés pour les caractères d'intérêt), directement (pour les caractères nécessitant des mesures sur des animaux collatéraux) et sur des caractères potentiellement nouveaux (qu'il serait trop coûteux de mesurer systématiquement sur tous les animaux en testage). Cependant, si la sélection génomique est suffisamment efficace pour avoir été implémentée en routine dans l'espèce bovine, les schémas de sélections en volailles sont très différents, induisant des contraintes spécifiques mais offrant de nouvelles possibilités pour une application de la sélection génomique.

2.2.3. Les limites et nouvelles opportunités de la sélection génomique chez le poulet

Contrairement au cas de l'espèce bovine, les mâles sélectionnés (grands parentaux chez le *Gallus*) ne sont pas commercialisés directement auprès des producteurs. On considère par ailleurs souvent qu'ils ont une valeur commerciale limitée, de par la faible valeur du produit terminal et de leur courte durée d'utilisation, et ce malgré le nombre de descendants qu'ils vont produire. La diffusion du progrès génétique dans le schéma de sélection aboutit pourtant à des progrès de performances potentiellement très importants. Un coq dans la génération grand-parentale peut avoir dans sa descendance plus de 275000 poulettes, chacune bénéficiant du progrès génétique réalisé. Néanmoins, en dépit d'une baisse des tarifs, le coût de génotypage reste élevé au regard de la valeur commerciale intrinsèque de l'animal.

Cette contrainte pourrait potentiellement être réduite par le fait qu'il est possible de génotyper les animaux en testage en utilisant une puce de moindre densité, moins coûteuse, puis d'imputer (prédire) les génotypes manquants, si la population de référence est très bien caractérisée (Boichard et al., 2012). Une nouvelle difficulté résulte alors de l'organisation des schémas de production, puisque chez les volailles les produits terminaux sont principalement issus de

croisements à 3 ou 4 voies. De ce fait, pour répondre aux différents marchés, les sélectionneurs disposent d'un nombre conséquent de lignées. Pour exemple, une quarantaine de croisements commerciaux sont disponibles pour la seule production de poulet Label-Rouge (Guémené et al., 2014). Cette multiplicité de lignées implique des populations de référence spécifiques, et donc des investissements conséquents. Il est probable que des choix soient à faire sur les lignées pour lesquelles la sélection génomique sera utilisée. Par ailleurs, l'intervalle de génération chez les volailles étant court, il sera nécessaire de ré-évaluer régulièrement les équations de prédiction, ce qui nécessitera de refaire régulièrement des mesures de performances.

La sélection génomique est aussi une opportunité pour mieux prendre en compte le fait que les produits terminaux sont élevés dans des environnements moins favorables que ceux dans lesquels les reproducteurs sont sélectionnés. Ces différences environnementales, mais aussi le fait que la production est réalisée en croisement, font que les performances des produits commerciaux peuvent être sensiblement différentes de celles attendues à partir des tests sur les lignées pures. La sélection génomique permet théoriquement de s'affranchir de ce biais, en sélectionnant les reproducteurs sur les allèles aux marqueurs dont les effets ont été estimés sur les animaux terminaux, en condition de production. Des développements méthodologiques sont actuellement en cours dans le cadre du programme UtOpIGe (Le Roy et al., 2013). Compte tenu de ces contraintes et opportunités, différents programmes de recherche ont été mis en place pour évaluer l'efficacité de la sélection génomique en poule pondeuse, sur des caractères de durée de ponte et qualité des œufs, mais aussi en filière chair. Les premiers travaux publiés font état, à coût de sélection équivalent, de meilleures performances pour la plupart des caractères avec l'utilisation de la sélection génomique (Wolc et al., 2014). D'autres travaux sont en cours pour évaluer l'intérêt de la sélection génomique dans un contexte de sélection variant pour les régimes alimentaires (Chapuis et al., 2014). Les résultats suggèrent un gain supérieur à celui qui serait obtenu par une sélection n'utilisant pas de données moléculaires. Des études similaires peuvent être envisagées sur d'autres espèces de volailles, mais elles sont pour le moment limitées par les outils génomiques disponibles. Elles généreront d'autres questions, soit par la taille des populations, des filières ou, pour le canard, par l'utilisation de deux espèces différentes (barbarie et pékin) dont le croisement donne le mulard, un hybride stérile qui est utilisé par la filière foie gras.

3. LES RUPTURES TECHNOLOGIQUES ET LE PHENOTYPAGE FIN

Si les méthodologies pour mettre en place une sélection génétique efficace ont fortement progressé au fil du temps, elles ne seraient d'aucune utilité si les mesures phénotypiques sur lesquelles elles sont appliquées n'étaient pas fiables et précises et au plus près des caractères d'intérêt.

Les moyens d'améliorer le phénotypage sont multiples. Il est ainsi possible d'utiliser des méthodes non invasives permettant de phénotyper les animaux directement sélectionnés plutôt que des collatéraux. Par exemple, les paramètres de composition corporelle sont mesurables par imagerie médicale avec une bonne corrélation avec les mesures de découpe (Mitchell et al., 1991). Dans certains cas, le changement de technologie permet de phénotyper un plus grand nombre d'individus à moindre coût. Ainsi, chez le poulet ou le canard, la spectrométrie en proche infrarouge (SPIR) peut être utilisée pour estimer la teneur en lipides du muscle sur de grands effectifs, ce qui ne serait pas possible par analyses chimiques (Bastianelli et al., 2009 ; Chartrin et al., 2010). C'est aussi cette technologie qui est utilisée chez le poulet pour valider l'efficacité de la sélection effectuée sur la digestibilité dans des lignées divergente (Mignon-Grasteau et al., 2004). Il est aussi possible d'utiliser des technologies permettant de mesurer des caractères jusqu'alors non étudiés ou de modifier les conditions de leur mesure. Ainsi, les développements de nouvelles technologies d'identification au moyen de puces électroniques (Desnoues et al., 2015), couplées avec des dispositifs de saisie automatique ouvrent des perspectives très importantes pour l'acquisition de performances individuelles en milieu d'élevage collectif. Des prototypes sont déjà utilisés sur le terrain pour quantifier la consommation alimentaire individuelle et la ponte. Des développements complémentaires résulteront des travaux expérimentaux conduits sur le comportement exploratoire (Chapuis et al., 2011) et le comportement alimentaire des volailles élevées en groupe au sol, comme le montrent les résultats obtenus chez les palmipèdes (Marie-Etancelin et al., 2013) et les développements en cours chez le poulet (Chabault et al., 2013 ; Desnoues et al., 2015). Enfin, et bien que l'on en soit encore à l'étape des recherches, certaines technologies haut débit comme la RMN (Résonance Magnétique Nucléaire) sont aujourd'hui mises à profit pour rechercher des marqueurs biologiques de phénotypes actuellement inaccessibles sur l'animal vivant comme l'engraissement (Jégou et al., 2014) ou la qualité de la viande (Le Bihan-Duval et al., 2014).

4. LES NOUVEAUX ENJEUX EN SÉLECTION

S'il est difficile de prédire quelles approches ou outils vont permettre les prochaines évolutions en sélection animale, certaines pistes se dégagent. Ainsi, on peut anticiper un report (ne serait-ce que partiel) de la pression de sélection appliquée sur les caractères de production vers les caractères d'adaptation en lien avec la robustesse des animaux. Les critères d'intérêt sont potentiellement nombreux et concernent notamment le comportement, la reproduction, la robustesse de l'animal (Phocas et al., 2014). Les critères de qualité et de sécurité alimentaire restent par ailleurs importants à garantir par les filières. Plus que le progrès sur chacun de ces caractères, c'est le compromis qui doit être recherché, en tenant compte des relations génétiques (favorables ou défavorables) entre les différentes fonctions et des interactions avec l'environnement d'élevage.

Même si les sélectionneurs utilisent aujourd'hui les possibilités offertes par les croisements pour répondre à la diversité des besoins sur le marché national et international, il convient de disposer de génotypes plus résilients. Dans un contexte de mondialisation de la diffusion de la génétique, la sélection devra en particulier prendre en compte les différences d'environnements climatiques et/ou alimentaires pour que le potentiel génétique des animaux soit valorisé au mieux. Il conviendra également d'anticiper au mieux l'impact potentiel des évolutions de réglementation (bien-être, sanitaire, etc...) sur les conditions d'élevage des animaux commerciaux, mais aussi sur celles utilisées en sélection. Il faut aussi noter que les animaux commerciaux sont élevés dans des conditions moins favorables que les lignées dont ils sont issus. Compte tenu de l'importance des interactions génétique x environnement, la question de l'environnement de sélection, ou des animaux sur lesquels il faut réaliser cette sélection (terminaux ou lignées pures) est donc posée.

L'acquisition de nouvelles connaissances scientifiques dans le cadre des travaux plus prospectifs en cours conduira aussi à faire évoluer les critères et méthodes de sélection. Il est désormais admis que la flore intestinale joue un rôle important dans le

déterminisme de nombreux caractères de production, mais aussi sur la santé de l'animal (Sommer et Bäckhed, 2013). Les études de ce microbiote sont nombreuses et devraient à terme apporter d'autres perspectives à la fois sur les aspects alimentaires (nutrigénomique), mais aussi sur l'impact du génome de l'hôte sur la flore et donc les possibilités de les optimiser mutuellement par sélection génétique. Une autre approche concerne la connaissance et la maîtrise des implications de l'épigénétique. Ainsi, il a été montré que certaines modifications, non pas du génome en tant que tel, mais de son organisation spatiale (liée à la méthylation de nucléotides, à l'acétylation d'histones...) ont un impact fonctionnel avéré sur les performances de l'animal et que celles-ci sont héréditaires (Petronis, 2010). Intégrer et/ou orienter les mécanismes épigénétiques à des fins de sélection devrait donc être envisageable.

A ce stade, le phénotypage fin et l'identification d'indicateurs pertinents pour différents caractères complexes sont des verrous à lever tant pour la sélection quantitative que génomique. Le développement et la mise en œuvre à grande échelle d'évolutions technologiques pourraient apporter des gains substantiels d'efficacité de la sélection, en particulier : miniaturisation des GPS ou des puces RFID ; développement d'appareils dits de monitoring qui permettent de collecter un nombre important de données physiologiques ou comportementales de façon automatique ; mesure dynamique de certains composants du sang en continu ; génotypage par séquençage qui permet d'intégrer les mutations causales dans les équations de prédiction de sélection génomique qui seront donc plus précises et plus fiables dans le temps.

Ainsi, si la sélection génétique a été particulièrement efficace ces dernières décennies, l'apport de la génomique et de nouvelles méthodes de phénotypage font qu'il devrait être possible de poursuivre ces progrès tout en prenant en compte de nouveaux caractères sur l'animal et le produit final. Ces nouvelles approches sont associées à la génération de quantités très importantes de données (d'où le terme « big data »), nécessitant un changement de dimension dans les capacités de stockage et d'analyse.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Bastianelli D., Bonnal L., Chartrin P., Bernadet M.D., Marie-Etancelin C., Baeza E., 2009. XIX WPSA European Symposium on the Quality of Poultry Meat, Turku (Finland), 21-25/06/09, 1-9.
2. Boichard D. and the Bovine LD Consortium, 2012. PLoS One, 7(3):e34130.
3. Chabault-Dhuit M., Theuleau C., Rigoreau H., Servant P., Nevoit S., Sellier N., Poirot J., 2013. Brevet PCT/EP2013/061643, INRA, Paris, France.
4. Chapuis H., Baudron, J., Germain, K., Pouget, R., Blanc, L., Juin, H., Guémené, D., 2011. 9^{èmes} Journées de la Recherche Avicole ; Tours (FRA).
5. Chapuis H., Boscher M-Y., Faugeras R., Genestout L., Meriaux J., Féve K., Guémené D., 2010. Molecular markers and parentage assignation in ducks. 13th. European Poultry Conference ; Tours (FRA) ; 2010/08/23-27, 5p.
6. Chapuis H., Colleau J-J., Boulay M., Desnoues B., Zecchin W., Guémené, D., 2014. 14th. European Poultry Conference. Stavanger, Norway ; 2014/06/23-26, 5p.
7. Chapuis H., Hérault F., Varenne A., Romé H., Alleno C., Dehais P., Vignal A., Burlot T., Le Roy P., 2014. Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, 17-22 août 2014, Toronto, Canada.
8. Chartrin P., Rousseau X., Gigaude V., Bastianelli D., Baeza E., 2010. 13^{èmes} Journées des Sciences du Muscle et Technologies des Viandes, 19 et 20 octobre 2010, Clermont-Ferrand, 69-70.
9. Desnoues B., Chabault M., Raynaud E., Gourichon D., Baron B., Guémené D., 2014. Mise en œuvre de l'identification électronique au sein des filières avicoles. (*En cours de soumission, JRA 2015*)
10. Fujii J., Otsu K., Zorzato F., de Leon S., Khanna V.K., Weiler J.E., O'Brien P.J., MacLennan D.H., 1991. Science (5018):448-51.
11. Guémené D., Boulay M., Chapuis H., Desnoues B., Rault P., Seigneurin F. 2014. Journées Techniques Nationales de l'ITAB, 5-6 Nov. 2014, Chateauroux, France. 33-44.
12. Guillaume F., Fritz S., Boichard D., Druet T., 2008. Genet. Sel. Evol. 40(1):91-102.
13. Havenstein G.B., Ferket P.R., Qureshi M.A., 2003. Poult. Sci. 82(10):1500-1508.
14. Henderson C.R., 1953. Biometrics, 9:226-252.
15. Hillier and the International Chicken Genome Sequencing Consortium, 2004. Nature, (7018):695-716.
16. Honkatukia M., Reese K., Preisinger R., Tuiskula-Haavisto M., Weigend S., Roito J., Mäki-Tanila A., Vilkkilä J., 2005. Genomics, 86(2):225-32.
17. Huang Y., Li Y., Burt D.W., Chen H., Zhang Y., Qian W., Kim H., Gan S., Zhao Y., Li J., Yi K., Feng H., Zhu P., Li B., Liu Q., Fairley S., Magor K.E., Du Z., Hu X., Goodman L., Tafer H., Vignal A., Lee T., Kim K.W., Sheng Z., An Y., Searle S., Herrero J., Groenen M.A., Crooijmans R.P., Faraut T., Cai Q., Webster R.G., Aldridge J.R., Warren W.C., Bartschat S., Kehr S., Marz M., Stadler P.F., Smith J., Kraus R.H., Zhao Y., Ren L., Fei J., Morisson M., Kaiser P., Griffin D.K., Rao M., Pitel F., Wang J., Li N., 2013. Nat Genet. 45(7): 776-783
18. Jégou, M., Louveau, I., Gondret, F., Lalande-Martin, J., Tea, I., Le Bihan-Duval, E., Berri, C., Lagarrigue, S., Duclos, M., Baeza, E., 2014. XIVTH EUROPEAN POULTRY CONFERENCE (p. 4 p). Presented at 14. European Poultry Conference, Stavanger, NOR (2014-06-23 - 2014-06-27). NOR : WPSA, Branche Norvégienne.
19. Kirkpatrick S., Gelatt C.D., Vecchi M.P., 1983. Optimization by Simulated Annealing. *Science*, 220 (4598): 671-680.
20. Kranis A., Gheyas A.A., Boschiero C., Turner F., Yu L., Smith S., Talbot R., Pirani A., Brew F., Kaiser P., Hocking P.M., Fife M., Salmon N., Fulton J., Strom T.M., Haberer G., Weigend S., Preisinger R., Gholami M., Qanbari S., Simianer H., Watson K.A., Woolliams J.A., Burt D.W., 2013. BMC Genomics, 28;14:59.
21. Le Bihan-Duval, E., Talon, R., Brochard, M., Gautron, J., Lefèvre, F., Larzul, C., Baéza, E., Hocquette, J.-F., 2014. In : Phénotypage des animaux d'élevage. Phocas F. (Ed). Dossier, INRA Prod. Anim., 27 (3), 223-234.
22. Le Roy P., Chapuis H., Guémené D., 2013. 10^{èmes} JRA, 26-28 mars 2013, La Rochelle, France.
23. Marie-Etancelin C., M. Lagüe, E. Ricard, L. Drouilhet, Basso B., 2013. Journées de la Recherche Avicole et Palmipèdes à Foie gras ; La Rochelle (FRA), (texte intégral sur CD-Rom p 635-639) ; ITAVI.
24. Meuwissen T.H., Hayes B.J., Goddard M.E., 2001. Genetics, 157(4):1819-29.
25. Mignon-Grasteau S., Muley N., Bastianelli D., Gomez J., Peron A., Sellier N., Millet N., Besnard J., Hallouis J.M., Carré B., 2004. Poult. Sci., (83), 860-867.
26. Mitchell A.D., Wang P.C., Rosebrough R.W., Elsasser T.H., Schmidt W.F., 1991. Poult. Sci., 70(12):2494-500.

27. Petronis A., 2010. *Nature*, 10;465(7299):721-7.
28. Phocas F., Bobe J., Bodin L., Charley B., Dourmad J-Y., Friggens N.C., Hocquette J-F., Le Bail P-Y., Le Bihan-Duval E., Mormède P., Quéré P., Schelcher F., 2014. Des animaux plus robustes : un enjeu majeur pour le développement durable des productions animales nécessitant l'essor du phénotypage fin et à haut débit.
29. Dalloul R.A., Long J.A., Zimin A.V., Aslam L., Beal K., Blomberg L.A., Bouffard P., Burt D.W., Crasta O., Crooijmans R.P., Cooper K., Coulombe R.A., De S., Delany M.E., Dodgson J.B., Dong J.J., Evans C., Frederickson K.M., Flicek P., Florea L., Folkerts O., Groenen M.A., Harkins T.T., Herrero J., Hoffmann S., Megens H.J., Jiang A., de Jong P., Kaiser P., Kim H., Kim K.W., Kim S., Langenberger D., Lee M.K., Lee T., Mane S., Marcais G., Marz M., McElroy A.P., Modise T., Nefedov M., Notredame C., Paton I.R., Payne W.S., Perte G., Prickett D., Puiu D., Qiao D., Raineri E., Ruffier M., Salzberg S.L., Schatz M.C., Scheuring C., Schmidt C.J., Schroeder S., Searle S.M.J., Smith E.J., Smith J., Sonstegard T.S., Stadler P.F., Tafer H., Tu Z., Van Tassell C.P., Vilella A.J., Williams K.P., Yorke J.A., Zhang L., Zhang H.B., Zhang X., Zhang Y., Reed K.M., 2010. *PLoS Biol.*, 8(9): e1000475.
30. Sommer F., Bäckhed F., 2013. *Nat. Rev. Microbiol.*, 11(4):227-38.
31. Wolc A., Kranis A., Arango J., Settar P., Fulton J.E., O'Sullivan N., Avendaño S., Watson K.A., Preisinger R., Habier D., Lamont S.J., Fernando R., Garrick D.J., Dekkers J.C.M., 2014. *Proceedings, 10th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production*, 17-22 août 2014, Toronto, Canada.
32. Wong G.K. and the International Chicken Polymorphism Map Consortium, 2004. *Nature*, 9;432(7018):717-22.