

Génétique de la reproduction chez les ruminants

Loys L. Bodin, Jean Michel J. M. Elsen, Eric Hanocq, Dominique Francois, Daniel Lajous, Eduardo Manfredi, Marie-Madeleine Mialon, Didier Boichard, Jean Louis J. L. Foulley, M. San-Cristobal-Gaudy, et al.

▶ **To cite this version:**

Loys L. Bodin, Jean Michel J. M. Elsen, Eric Hanocq, Dominique Francois, Daniel Lajous, et al.. Génétique de la reproduction chez les ruminants. 5. Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, 1999. hal-02771733

HAL Id: hal-02771733
https://hal.inrae.fr/hal-02771733

Submitted on 4 Jun 2020

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

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

INRA Prod. Anim.,
1999, 12 (2), 87-100

L. BODIN[1], J.M. ELSEN[1], E. HANOCQ[1], D. FRANÇOIS[1], D. LAJOUS[1], E. MANFREDI[1], M.M. MIALON[2], D. BOICHARD[2], J.L. FOULLEY[2], M.SAN-CRISTOBAL-GAUDY[3], J. TEYSSIER[4], J. THIMONIER[4], P. CHEMINEAU[5]

[1] INRA Station d'Amélioration Génétique des Animaux, 31326 Castanet-Tolosan
[2] INRA Station de Génétique Quantitative et Appliquées, 78352 Jouy en Josas
[3] INRA Laboratoire de Génétique Cellulaire, 31326 Castanet-Tolosan
[4] ENSA M - INRA Unité de Zootechnie Méditerranéenne, 34060 Montpellier
[5] INRA Station de Physiologie de la Reproduction des Mammifères Domestiques, 37380 Nouzilly

bodin@toulouse.inra.fr

Génétique de la reproduction chez les ruminants

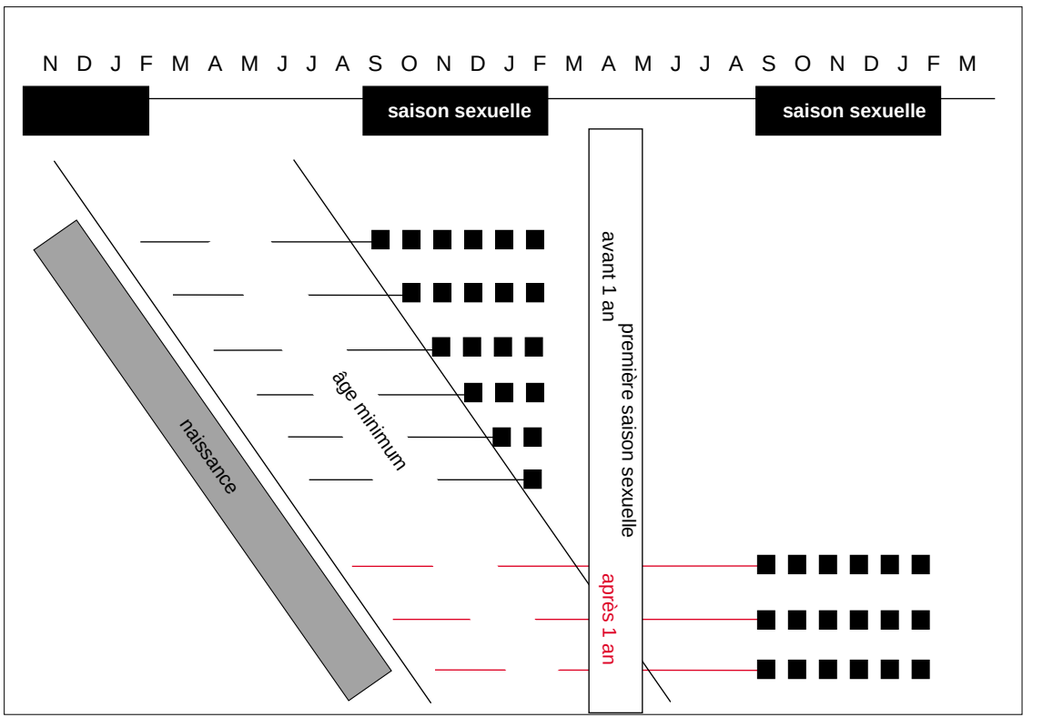
Les possibilités de sélection sur les différents caractères de la reproduction dépendent de leur variabilité génétique, mais aussi des conséquences sur les performances de production des animaux dans leurs systèmes d'élevage. Cet article fait le point, pour chaque caractère, des résultats obtenus chez les ruminants et des voies possibles d'amélioration.

La reproduction est un préalable indispensable à la plupart des productions animales, que ce soit pour initier une lactation ou mettre bas un jeune (ou une portée) qui sera exploité pour sa viande, sa peau, son potentiel génétique, etc. Les résultats de la reproduction conditionnent donc très fortement la rentabilité économique de l'élevage et son amélioration fait partie des impératifs communs à pratiquement tous les types de production. Cette amélioration peut être obtenue soit par des modifications des pratiques d'élevage, comme par exemple l'amélioration des conditions alimentaires et sanitaires, soit par l'utilisation de traitements physiologiques spécifiques comme les traitements hormonaux de synchronisation des chaleurs ou les traitements photopériodiques, soit par l'amélioration génétique. Pour cette dernière voie, il convient de distinguer l'éradication des tares génétiques, exprimées généralement par quelques individus ayant des résultats très inférieurs à la moyenne, de l'amélioration proprement dite qui tend à augmenter le niveau moyen des caractères pour l'ensemble des animaux en agissant le plus souvent en race pure par sélection sur les effets additifs des gènes, ou en cherchant à combiner par croisements des effets non additifs des gènes. Dans cet article, il ne sera question que de l'amélioration proprement dite.

Résumé

La réussite de la reproduction est primordiale pour la rentabilité de l'élevage, elle constitue un préalable indispensable à toute production. L'aptitude à la reproduction d'un animal au cours d'une carrière dépend des caractères de précocité sexuelle, de fertilité et de prolificité, cette dernière pouvant être décomposée en termes de taux d'ovulation et de mortalité embryonnaire. Ces différents aspects font l'objet de recherches en génétique animale et sont intégrés à des degrés divers dans les schémas de sélection, en race pure ou en croisement. La précocité sexuelle et la prolificité doivent être améliorées quand elles sont limitantes, mais certains seuils ne doivent pas être dépassés sous peine de voir se réduire le gain économique espéré. S'intéresser aux composantes de la prolificité devrait en permettre un meilleur contrôle. Une fertilité maximale est toujours recherchée mais elle revêt différentes facettes qui en compliquent son amélioration. Elle est à la fois dépendante du sexe (la fertilité femelle reste souvent la plus limitante) de la technique de reproduction employée (naturelle ou artificielle) et du moment choisi pour la mise à la reproduction (intervalle mise bas - reproduction, saison). Les recherches sur la génétique des caractères de reproduction doivent être poursuivies tout en intégrant les résultats de cartographie génétique.

Figure 1. *Représentation schématique de la combinaison des effets de l'âge et du mois de naissance sur l'expression de la puberté chez la brebis ; mettant en évidence un effet de seuil important du mois de naissance (avant ou après le mois de mai) sur l'âge à la première saison sexuelle.*



Bien que la plupart des caractères de reproduction soient mesurés chez les femelles (taux de fécondation, taux de non retour, taux de mise bas, prolificité, ...), ils résultent en fait de la combinaison de caractères plus élémentaires s'exprimant chez la femelle (ex : taux d'ovulation) chez le mâle (ex : fécondance du sperme) ou dans les deux sexes (ex : précocité sexuelle). La part que doit prendre chacun de ces caractères dans l'amélioration génétique dépend bien sûr de leur variabilité génétique, des difficultés et du coût des mesures, mais aussi des possibilités de progrès ou de détérioration des résultats zootechniques et économiques globaux dans la population compte tenu des pressions de sélection réalisables. L'évolution générale des schémas de sélection, qui prennent en compte de plus en plus de caractères dits "secondaires", permet de s'intéresser à des caractères de reproduction ne s'exprimant que chez le mâle (fécondance du sperme, effet direct du mâle sur la prolificité des conjointes...) ; toutefois les caractères s'exprimant chez la femelle restent les plus importants.

Chez les bovins allaitants, l'âge à la puberté peut être considéré comme un prédicteur précoce de l'aptitude générale à la reproduction.

1 / Précocité sexuelle

La précocité sexuelle peut être définie par l'âge minimum auquel un animal est apte à se reproduire. Cet âge présente une grande variabilité intra-race dans les espèces domestiques, car il est largement tributaire des conditions de milieu et notamment des conditions d'alimentation. Il existe aussi une composante génétique importante. Chez les bovins allaitants, Martin *et al* (1992) indiquent dans une revue bibliographique des valeurs d'héritabilité de l'âge à la puberté comprises entre 0,10 et 0,67, soit 0,40 en moyenne. Plus récemment, Mialon *et al* (1998) ont estimé une héritabilité de l'âge à la première chaleur de 0,34 en race Charolaise à partir de dosage de progestérone dans des prélèvements sanguins bimensuels. Une reproduction précoce permet de réduire la période de vie improductive et de diminuer l'intervalle de génération. Pour les espèces à activité sexuelle saisonnée comme la brebis et la chèvre, l'expression de la précocité sexuelle est liée à la saison. En effet, la puberté ne peut se manifester qu'au cours de la saison sexuelle (de septembre à mars pour la plupart des races exploitées en France), si l'animal a atteint un âge minimum (environ 7-8 mois chez la brebis), de sorte que si les femelles nées avant le mois de mai peuvent se reproduire à l'automne suivant (en saison sexuelle), celles nées après cette date doivent attendre l'année sui-

Tableau 1. *Corrélations entre l'âge à la première mise bas et la productivité numérique cumulée (agneaux vivants) de brebis à différents âges, pour un âge moyen à la 1ère mise bas de 545 jours. (Gabiña et al 1989).*

Age de mesure (années)	Corrélation
5	- 0,36
6	- 0,31
7	- 0,23
8	- 0,18
9 et plus	- 0,20

vante pour manifester naturellement leur puberté (figure 1). Avec cet effet de seuil, une amélioration de la précocité doit donc se traduire par une plus grande proportion de femelles mises en reproduction dès leur première année.

Dans la plupart des espèces domestiques, l'intérêt d'une plus grande précocité sexuelle est contrebalancé par des effets négatifs à court et moyen terme. D'emblée, une reproduction précoce procure des résultats de production plus faibles (poids à la naissance et viabilité des produits inférieurs, production laitière plus faible). Par ailleurs, une gestation au cours de la période de croissance freine le développement de la femelle et modifie à plus long terme le déroulement et les résultats de sa carrière (tableau 1). Les corrélations entre l'âge à la première mise bas et la productivité cumulée sur l'ensemble de la carrière sont donc négatives, mais cet effet diminue lorsque la carrière s'allonge (Gabiña *et al* 1989).

Il existe donc, pour la première reproduction, un âge optimum variable selon les systèmes de production. En général, dans les systèmes d'élevage français classiques pour les bovins, ovins et caprins, l'amélioration de la précocité sexuelle n'est pas un impératif. Par ailleurs, les caractères de production liés à la croissance sont génétiquement favorablement corrélés à la précocité sexuelle, et leur sélection ne risque pas de détériorer l'aptitude reproductive des jeunes femelles (Wolfe *et al* 1990, Morris *et al* 1992). Cependant l'âge à la puberté est un caractère qui peut être considéré comme un prédicteur indirect et précoce de l'aptitude générale pour la reproduction, notamment pour les bovins allaitants chez lesquels le pourcentage de femelles en oestrus à 15 mois rentre dans le calcul d'un indice de fertilité pour les taureaux d'insémination artificielle évalués sur descendance en station.

2 / Fertilité

La fertilité est un caractère composite difficile à mesurer et qui implique des processus physiologiques variés.

• Appréciée par la probabilité de réussite lors d'une mise à la reproduction ou, pour un lot homogène, par le pourcentage de femelles fécondées, la fertilité est un caractère continu. Cependant la mesure d'un événement individuel est binaire (0 - 1) et apporte de ce fait peu d'information sur la valeur d'un animal pour ce caractère.

• Quelles que soient les conditions, monte naturelle ou insémination artificielle, les deux sexes doivent participer à la fécondation, de telle sorte que l'expression de la fertilité pour un animal dépend aussi fortement de la fertilité de son ou de ses conjoints ou conjointes.

• Pour les femelles, la fertilité peut être définie comme leur propre capacité à être fécondées suite à une mise à la reproduction. Pour les mâles, la fertilité directe représente leur faculté à féconder des femelles qui ne peut être mesurée qu'au travers des résultats individuels des conjointes.

Tableau 2. *Pondérations économiques relatives proposées pour l'orientation des programmes de sélection. (Modélisation économique de Bodelin et al 1998)*

Caractères à améliorer	Aubrac	Gasconne	Salers
Fécondité	31,7	29,0	26,9
Survie du veau jusqu'au sevrage	24,1	17,3	23,6
Poids au sevrage (effets maternels)	9,5	12,9	11,1
Poids au sevrage (effets directs)	9,3	12,7	10,8
Conformation au sevrage	4,0	5,8	2,9
Conformation carcasse GG + JB [1]	2,3	4,0	3,4

[1] GG : Génisses grasses ; JB : Jeunes bovins

• La fertilité naturelle ne met pas en jeu les mêmes aptitudes physiologiques de la femelle que la fertilité après induction des chaleurs. Il en est de même de la fertilité en pleine saison sexuelle ou à contre saison.

• Dans les systèmes d'accouplements programmés sur une seule chaleur comme l'insémination ou la lutte en main, le retour en chaleur des femelles non fécondées permet de mesurer la fertilité. En revanche, dans les systèmes de luttes naturelles étalées sur plusieurs cycles sexuels, il est généralement difficile d'enregistrer les retours en chaleur et l'observation d'une mise bas mesure à la fois la fécondation et la conduite de la gestation à terme.

2.1 / Fertilité naturelle

La fertilité naturelle des femelles adultes des bovins, ovins et caprins en saison sexuelle au cours d'une période recouvrant plusieurs cycles est un élément clé de la rentabilité des élevages qui est de plus indispensable au bon fonctionnement d'un schéma de sélection. Cette fertilité est généralement satisfaisante, cependant, des travaux récents conduits sur des bovins allaitants montrent qu'il existe encore une marge de progrès économique conséquente par amélioration de la fertilité des vaches (Phocas *et al* 1997, Dodelin *et al* 1998 ; tableau 2).

L'obtention d'une bonne fertilité dépend largement de certaines conditions, comme l'alimentation et l'état physiologique de la femelle. Thériez (1984), dans une synthèse de nombreuses études sur l'influence de l'alimentation sur les performances de reproduction des ovins, a montré que les effets peuvent être importants et variables. Les conclusions issues de comparaisons entre différents régimes alimentaires sont fluctuantes, avec toutefois un accord général sur les relations positives entre la note d'état corporel et les performances de reproduction (Edey 1968, Gunn *et al* 1969, Gunn et Doney 1975) ce qui concorde avec les résultats obtenus plus récemment chez les bovins (Mialon *et al* 1996). L'influence de l'intervalle entre la mise

bas et la mise à la reproduction ainsi que les effets de la lactation sont aussi des facteurs de variation largement étudiés. Par exemple, la réduction du délai de mise à la reproduction en dessous de 40 à 50 jours post-partum induit chez la brebis une diminution significative des performances de reproduction (Tchamitchian *et al* 1973, Dufour 1975, Dzabirski et Notter 1989) bien que cet intervalle soit supérieur aux 28 jours réputés nécessaires à la stricte involution de l'utérus (Van Niekerk 1976). Chez les bovins allaitants, la durée de l'anoestrus post-partum est très variable et peut compromettre le rythme de production d'un veau par an (Wright *et al* 1992). Pour les bovins laitiers, Darwash *et al* (1997) indiquent une héritabilité voisine de 0,20 - 0,25 de la durée de l'anoestrus post-partum. En ce qui concerne l'effet de la lactation, on observe un allongement de la période d'anoestrus dû à l'allaitement et à la présence du ou des jeunes, chez les ovins (Land 1971, Oldham 1980) comme chez les bovins (revue de Williams 1990). Il existe aussi un effet négatif de la lactation sur la reprise de l'activité sexuelle qui est d'autant plus marqué que la femelle est forte productrice (Harrison *et al* 1989).

Chez les bovins allaitants, dans les milieux contraignants où les mise bas doivent être regroupées sur une courte période, la cyclicité peut devenir un facteur limitant. Pour obtenir une efficacité de production maximale dans de tels systèmes, les jeunes femelles doivent être mises à la reproduction et fécondées tôt dans leur première saison de reproduction afin d'être dans les meilleures conditions pour maintenir des mise bas précoces tout au long de leur vie productive (Lesmeister *et al* 1973).

La fertilité des femelles à l'IA présente une variabilité génétique élevée et peut donc être sélectionnée, mais il existe un antagonisme avec les critères de production laitière.

En système de reproduction naturelle, il existe une certaine sélection des femelles pratiquée par les éleveurs par élimination des femelles improductives ou fécondées en dehors de la période optimale. Pour la sélection des mâles sur les performances de leurs filles, il est nécessaire de disposer de critères facilement mesurables sur toutes les femelles et génétiquement reliés à la fertilité naturelle. L'intervalle entre vêlages, le succès au vêlage (0 ou 1) ou la durée d'obtention d'un vêlage qui est définie comme le nombre de jours séparant le début de la période de mise à la reproduction et le vêlage, sont des critères intéressants. Le dernier critère, fortement corrélé avec le critère succès au vêlage (r_g= -0,97 ; Jonhston et Bunter 1996), a d'ailleurs été retenu dans le cadre du schéma de sélection australien dans lequel des estimations d'héritabilité de 8 % (Meyer *et al* 1990) et 11 % (Jonhston et Bunter 1996) ont été obtenues.

2.2 / Fertilité à l'insémination artificielle

En France, l'insémination artificielle est le mode de reproduction prépondérant chez les bovins laitiers (races spécialisées), et occupe une place très importante chez les ovins laitiers (33,9 % du cheptel était inséminé en 1994 ; Perret et Brice 1995). Etant donné le coût de la reproduction et son poids dans le bilan économique global de l'élevage, une fertilité médiocre constitue une perte économique majeure. Pour les élevages de bovins laitiers, on peut estimer qu'une différence de taux de conception de 20 % induit une différence de revenu de 10 % (Boichard 1988). L'étude des résultats à l'IA est très documentée dans toutes les espèces, mais les analyses concernent beaucoup plus les facteurs de variation environnementaux que les facteurs de variation génétiques. Chez les bovins laitiers, les héritabilités de la fertilité estimées à partir de plusieurs critères (taux de non retour à 28, 56 ou 168 jours, nombre d'IA, intervalle entre vêlages, ...) sont toujours très faibles (h^2 d'environ 0,02), mais il existe une variabilité génétique considérable qui permet d'envisager malgré tout une sélection. Celle-ci sera cependant difficile, coûteuse et son efficacité sera modulée par la réponse indirecte sur la fertilité due à la sélection laitière. Bien que la corrélation génétique entre fertilité et production laitière soit difficile à estimer du fait de la très faible héritabilité de la fertilité, presque toutes les analyses concluent à un antagonisme entre potentiel laitier et fertilité qui se traduit par une lente dégradation des performances de fertilité. De récentes estimations des paramètres génétiques faites dans les conditions françaises sur de très gros effectifs (Boichard *et al* 1998) montrent que l'héritabilité du taux de réussite à l'IA post partum est faible (h^2 de 0,01 à 0,02) et que l'antagonisme génétique avec les critères de production laitière peut être élevé (par exemple r_g (fertilité/quantité de lait) de -0,32 en race Holstein). L'estimation des valeurs économiques relatives des deux types de caractères (5 fois moins pour la fertilité que pour la production laitière ; Boichard 1988) permet de pondérer l'intérêt de la sélection pour la fertilité dans ces races. L'efficacité d'une sélection pour la fertilité sera sans doute améliorée dans le futur grâce à la prise en compte dans les programmes de sélection d'informations apportées par les marqueurs moléculaires. Divers QTL de fertilité ont d'ores et déjà été détectés dans les populations bovines laitières françaises.

En ce qui concerne les ovins et les caprins, il n'y a pas à notre connaissance d'études rapportant une variabilité génétique de la fertilité à l'IA intra-race ou même entre races. La standardisation des conditions d'insémination pour toutes les races (intervalle de temps entre le retrait des éponges et l'IA) s'appuie sur de nombreuses études portant sur la variabilité de la chronologie des différents événements survenant entre l'arrêt du traitement de synchronisation et l'ovulation. Elles ont montré que la variabilité rencontrée est essentiellement d'origine environnementale parmi les races analysées, justifiant pleinement les recommandations de choix des femelles à inséminer proposées par Vacaresse *et al* (1998). Ainsi, des mesures de l'intervalle de temps entre le retrait des éponges et le pic de LH ont montré l'existence d'une variabilité importante affectant les résultats d'une insémination faite de façon standardisée 55 h après l'arrêt du traitement (Brice *et al* 1984). Ainsi, on connaît les difficultés rencontrées par les centres d'insémination pour obtenir

des résultats de fertilité satisfaisants avec certains supports femelles sans que l'on puisse toujours incriminer les conditions d'élevage. Pour la race Suffolk, la modification du délai entre le retrait des éponges et l'insémination (57-60 h au lieu de 55 h) a permis d'augmenter très fortement la fertilité (de 25-30 % à 60-65 %) et de retrouver des résultats semblables à ceux obtenus classiquement dans d'autres races pour l'insémination cervicale avec de la semence fraîche (Y. Lemaire, communication personnelle). On sait aussi que les brebis Romanov présentent un intervalle début des chaleurs - pic de LH très supérieur à celui des autres races (17,6 *vs* 7,5 h ; Land *et al* 1973).

Pour les caprins, une étude récente tend au contraire à minimiser la variabilité entre races, suspectée lors de la simplification des conditions d'insémination (passage de deux IA à 18 h d'intervalle à une seule IA). La recommandation actuelle, valable pour les Alpines comme pour les Saanen, est donc de pratiquer l'IA 45 h après la fin du traitement.

Enfin, de nombreux travaux, chez les caprins comme chez les ovins, ont montré l'apparition d'une réaction immunitaire très variable, suite à la répétition de traitements avec PMSG et l'action négative des anticorps anti-PMSG sur les performances à l'IA (Baril *et al* 1992, Brice *et al* 1995, Bodin *et al* 1997). Chez les caprins, des travaux récents (Roy *et al* 1998) ont permis de montrer l'existence d'une association significative entre certains allèles du microsatellite OLA-DRß, situé dans la région du Complexe Majeur d'Histo-compatibilité, et l'intensité de la réponse immunitaire humorale à PMSG.

2.3 / Fertilité à contre-saison

La plupart des mammifères domestiques se reproduisent au cours de périodes spécifiques. Les naissances ont ainsi lieu lorsque les conditions de milieu (température, ressources alimentaires) sont favorables à la survie et à la croissance des jeunes. Dans les zones tempérées, cette période correspond au printemps, saison pendant laquelle la durée du jour et la température favorisent la pousse des fourrages. Le fait que la reproduction d'une espèce domestique soit saisonnée représente une contrainte majeure pour les éleveurs et l'ensemble de la filière. L'importance des contraintes et des surcoûts causés par la saisonnalité ont motivé depuis très longtemps la recherche d'individus n'exprimant pas cette saisonnalité et, plus récemment, de techniques d'élevage et de traitements physiologiques pour s'en affranchir. La domestication et la sélection ont conduit à une très forte atténuation de cette saisonnalité pour les porcins, les bovins, les lapins, mais elle subsiste de façon marquée chez les ovins et les caprins. Dans les pays tempérés, on observe des différences importantes entre races chez ces deux espèces, associées à leur latitude d'origine. Les races originaires du nord de l'Europe, où les variations annuelles du nychtémère sont importantes, présentent une saison sexuelle plus accentuée que les races originaires des pays du sud. Malgré la confusion entre race et milieu d'élevage, c'est un effet génétique réel qui correspond sans doute à une lente adaptation des races à leur environnement. En effet, des chèvres Alpines placées sous une photopériode tropicale de plus faible amplitude continuent à présenter une saisonnalité de leur reproduction (Delgadillo *et al* 1997) et les races ovines du nord de la France exploitées dans le sud gardent une saisonnalité très nette, alors que la Mérinos (originaire du sud) et les races mérinisées (comme l'Ile de France) sont naturellement plus désaisonnées. L'activité sexuelle est maximale en période de jours courts, mais la très grande variabilité qui existe entre races concerne la longueur de la saison sexuelle ainsi que les dates de début et de fin. Les espèces ovine et caprine sont aussi caractérisées par l'existence d'une dissociation entre oestrus et ovulation. En début ou en fin de saison sexuelle se produisent des ovulations silencieuses. Au cours de ces périodes, la réintroduction d'un mâle dans le troupeau stimule l'activité sexuelle des femelles, mais la présence de femelles réceptives induit aussi une stimulation des mâles (Gonzalez *et al* 1991). De même, les femelles déjà cycliques entraînent celles encore en anoestrus (Nugent et Notter 1990). La réponse à ces stimulations varie fortement selon la saison et la race (Oldham 1980).

Au printemps la différence d'activité sexuelle et ovarienne peut être très importante entre races. Par exemple, Ricordeau *et al* (1976) observent, après détection quotidienne des chaleurs à partir de la mi-avril, que 29 % des brebis Romanov ont un oestrus avant le 1er mai contre 0 % pour les brebis Berrichonnes et 23 % pour les Romanov x Berrichonnes. Ils observent à cette date une réponse à un effet bélier beaucoup plus marquée pour les brebis croisées que pour les Romanov. L'observation des dates de fécondation en début de saison sexuelle dans un troupeau de Romanov et de brebis INRA 401 semble indiquer un meilleur désaisonnement des brebis 401 (tableau 3). Elles répondent en

Tableau 3. *Taux d'ovulation (TO) et fertilité (fert.) naturelle hebdomadaire de brebis Romanov et INRA 401 au cours de la lutte de début de saison sexuelle.*

Fertilité au :		09/07	16/07	24/07	Total
INRA 401	n	120	186	38	344
	TO	2,38	2,24	2,53	2,32
	fert.	35 %	83 %	100 %	
Romanov	n	6	36	51	93
	TO	(3,75)	3,50	3,41	3,41
	fert.	6 %	41 %	100 %	

Tableau 4. *Fertilité au mois de mai des brebis de l'expérience de sélection de Notter et al (1998).*

Lignée	1ère lutte 7 mois	1ère lutte 15 mois	2ème lutte	Adulte
Sélectionnée	0,15		0,69	0,86
témoin		0,24	0,72	0,73

fait mieux à l'effet bélier et sont donc plus rapidement fécondées.

Intra-race, la variabilité de la fertilité au printemps est aussi très élevée. Cependant, compte tenu de l'importance des facteurs environnementaux les valeurs de l'héritabilité répertoriées dans la littérature (revue de Ricordeau 1982) sont plutôt moyennes (h^2 environ 0,20), mais supérieures à celle de la prolificité. Pour dissocier, dans l'analyse génétique de l'aptitude au désaisonnement, la réponse à une stimulation par l'effet bélier de l'activité ovarienne spontanée, une estimation de la variabilité génétique a été entreprise en Mérinos d'Arles en mesurant l'activité ovulatoire spontanée par dosage du taux de progestérone plasmatique des femelles en absence de toute présence de mâles. Les résultats montrent que l'héritabilité de l'activité spontanée au printemps est de l'ordre de 20 % mais que les différences individuelles peuvent être importantes (Hanocq *et al* 1999). L'écart entre béliers extrêmes jugés sur leur descendance est de 39 points (11 % de filles en activité ovulatoire spontanée *vs* 50 %). Ces paramètres permettent d'envisager une sélection en ferme ; celle-ci sera néanmoins plus coûteuse mais peut être plus efficace que le simple recueil des dates de mise bas. A cause de la confusion, voire de l'opposition, entre la réponse à l'effet mâle et l'activité ovarienne spontanée, les expériences de sélection entreprises sur la fertilité au printemps ont généralement donné des résultats décevants. Toutefois, Notter *et al* (1998) rapportent une expérience de sélection de la fertilité au mois de mai basée sur l'ascendance maternelle qui, malgré une héritabilité estimée assez faible (0,09), a donné des résultats positifs sur la fertilité des adultes, mais pas sur celle des agnelles et antenaises (tableau 4).

Le messager biochimique qui signale chez les mammifères les variations saisonnières de la photopériode est la mélatonine. La sécrétion de cette hormone pendant la phase obscure du nychtémère est caractérisée par sa durée, qui permet aux animaux d'interpréter la longueur du jour, et par son niveau, qui est à la fois hautement répétable au cours des nuits (r=0,60 chez la brebis Ile de France) et extrêmement variable d'un individu à l'autre (27 à 981 pg/ml). L'héritabilité du niveau de sécrétion est élevée chez les ovins (0,45), et il a été montré que la variabilité de la sécrétion est liée à une très grande variabilité de poids de la glande pinéale qui existe dès la première semaine après la naissance (Chemineau *et al* 1996, Zarazaga *et al* 1998a, b). La signification biologique d'une telle variabilité du niveau de sécrétion reste à préciser.

Chez les bovins, la production de semence de l'adulte est bien corrélée à celle du jeune et peut donc être prédite précocement.

2.4 / Fertilité mâle

Deux aspects essentiels sont à considérer à propos de la fonction sexuelle des mâles. D'une part leur capacité à produire de la semence en quantité (volume, concentration, motilité) en tant que jeunes puis adultes, ainsi que la valeur fécondante de cette semence utilisée fraîche ou congelée. Ce dernier point, mesuré par l'effet direct du mâle accouplé sur la fertilité des femelles, ne peut être dissocié d'autres effets comme ceux de la mortalité embryonnaire.

Les études des facteurs de variation environnementaux de la production de semence sont très abondants et justifiées par la nécessité d'optimiser la production commerciale. L'intérêt économique d'une telle optimisation augmente avec le taux d'utilisation de l'IA dans la race concernée. L'ensemble de la filière bovine laitière est notamment intéressée par la réduction du nombre de mâles à mettre en prétestage et par une bonne relation entre les performances de production de semence contrôlées chez le jeune lors du prétestage et chez l'adulte lors de son utilisation en ferme. La pratique consistant à stocker abondamment la semence des jeunes puis à se débarrasser de l'animal sans même attendre les résultats du testage permet de s'affranchir de cette contrainte. Les centres d'IA ovins et caprins cherchent à améliorer, en plus de la qualité, la quantité de la production spermatique de leurs mâles qui dépend fortement de l'âge et de la saison. La demande de semence ovine et caprine est maximale à la saison au cours de laquelle les conditions de reproduction naturelle sont les plus difficiles pour les femelles et où les mâles fournissent une semence de mauvaise qualité et en petite quantité. Pour séparer le saisonnement des mâles de celui des femelles et dissocier les effets âge - saison de naissance - saison de collecte chez les jeunes mâles, la majorité des centres d'IA français utilisent des techniques photopériodiques (traitements lumineux associés ou non à des traitement de mélatonine). L'impact de ces traitements sur la fertilité à long terme des femelles reste à analyser. En effet on pourrait craindre que les mâles qui répondent le mieux aux traitements photopériodiques soient les plus saisonnés car aussi les plus sensibles aux variations naturelles de la photopériode. Ceci induirait finalement une contre sélection du désaisonnement femelle.

Les études sur la variabilité génétique des caractères sexuels mâles ont pendant longtemps eu pour but la recherche de critères précoces et indirects de la fécondité des femelles. A ce titre, de très nombreux travaux ont été entrepris à la suite de Land (1973) pour essayer de mettre en relation les critères testiculaires avec les performances des femelles (revue de Bodin 1993). Dans toutes les espèces les résultats sont controversés. Même si certaines corrélations semblent intéressantes, à notre connaissance aucun schéma commercial n'utilise ce genre de critère. Les analyses génétiques récentes portant sur des moyennes d'éjaculats dans l'espèce bovine confirment l'héritabilité modérée à élevée des caractères de production de semence. Elles montrent aussi que les relations entre production des jeunes et production des adultes sont bonnes et que l'élimination précoce des jeunes taureaux sur leurs caractéristiques individuelles de producteurs de semence devrait conduire à une amélioration de la qualité des taureaux adultes en centre d'IA (Humblot *et al* 1993, Ducrocq et Humblot 1995). Chez les ovins, les répétabilités et héritabilités estimées sur les caractéristiques de

chaque éjaculat sont plus faibles (pour le volume : r=0,30 h^2=0,15, Duval *et al* 1995). Dans cette espèce, la moyenne des 15 premiers éjaculats de la saison permet une bonne estimation de la production sur la campagne ; par contre il semble plus difficile de prédire la production des adultes à partir des collectes en tant qu'agneaux (Duval *et al* 1995). Des héritabilités élevées ont également été trouvées chez les caprins, surtout pour les caractères mesurés avant congélation (Manfredi *et al* 1998).

Les effets du mâle sur la fertilité des femelles auxquelles il est accouplé sont surtout documentés pour les bovins pour lesquels le nombre de données en provenance de centres d'IA est considérable. Les différences entre races sont très importantes : le taux de non retour est plus élevé en race Holstein que pour les races Charolaise et Frisonne française (Humblot *et al* 1991). Toutes les études portant sur le taux de non retour des vaches inséminées montrent qu'il existe des différences significatives entre mâles dont la variabilité peut être du même ordre de grandeur que l'effet élevage ou l'effet inséminateur (Humblot 1986, Humblot *et al* 1991). Pour les ovins, Duval *et al* (1995) rapportent une amplitude de 35 % entre fertilités extrêmes des béliers d'IA.

3 / Prolificité

La prolificité figure parmi les objectifs principaux de la plupart des schémas de sélection des ovins allaitants. En effet, la taille de portée à la naissance est une composante essentielle de la productivité de l'élevage qui contribue plus à la variabilité du poids d'agneaux sevrés par brebis que ne le fait la croissance individuelle des agneaux. L'amélioration génétique de la prolificité ovine peut être obtenue par croisement entre une race locale et une race prolifique ou l'utilisation d'une race synthétique, par sélection ou par introgression d'un gène majeur. A chaque environnement (ressources fourragères, type d'élevage, race locale, ...) correspond une stratégie optimale.

3.1 / Utilisation de races prolifiques

L'élevage de femelles F1 prolifiques (croisement entre femelles de race locale ou bouchère et mâles Romanov ou Finnois) diminue régulièrement en France (10063 femelles en contrôle officiel en 1992, 3884 en 1997). L'exploitation des races prolifiques en race pure se réduit aussi petit à petit (2247 Romanov et 188 Finnoises en 1997). Un frein majeur au développement des brebis croisées prolifiques est la nécessité d'entretenir plusieurs types génétiques dans le même élevage ou bien de recourir régulièrement aux achats extérieurs, ce qui est peu pratiqué en France contrairement à la Grande Bretagne. Ces réticences ont suscité dans de nombreux pays la création de lignées synthétiques à partir de sang Finnois ou Romanov. En France, la création de la lignée INRA 401 (1/2 Romanov ; 1/2 Berrichon du Cher) a démarré en 1969 (Ricordeau *et al* 1992). Quatre générations sans sélection ont été constituées en station avant que la diffusion ne débute en élevage par croisement d'absorption de mâles INRA 401 avec des femelles croisées Romanov. Actuellement, il existe environ 30000 femelles ayant du sang INRA 401, dont 5000 appartiennent à la 4ème génération d'absorption. Cette nouvelle race (tableau 5), en expansion régulière, est maintenant sélectionnée en ferme pour la taille de portée, la capacité des mères pour l'allaitement des agneaux et les caractères bouchers.

3.2 / Sélection en race pure

a / Paramètres génétiques, modélisation et indexation

Comme pour la plupart des caractères de reproduction, l'héritabilité de la taille de portée à la naissance est faible. A partir d'une compilation de 30 publications, Bradford (1985) rapporte une valeur moyenne de 0,10. Néanmoins le coefficient de variation de la prolificité est très grand : 35 à 40 % dans les conditions naturelles et 40 à 45 % après traitement hormonal (Bodin et Elsen 1989) et la variabilité génétique additive est très importante. En effet, pour une prolificité moyenne de 1,50 on peut estimer à ± 0,4 agneau (± 2,5 écart type génétique additif) l'étendue de la variation génétique additive autour de la moyenne. Ce qui autorise un progrès génétique de l'ordre de 2 % par an comme pour beaucoup d'autres caractères. La plupart des facteurs de variation ne sont pas contrôlables et, pour être efficace, l'estimation des valeurs génétiques doit tenir compte des particularités de ce caractère (Poivey *et al* 1990).

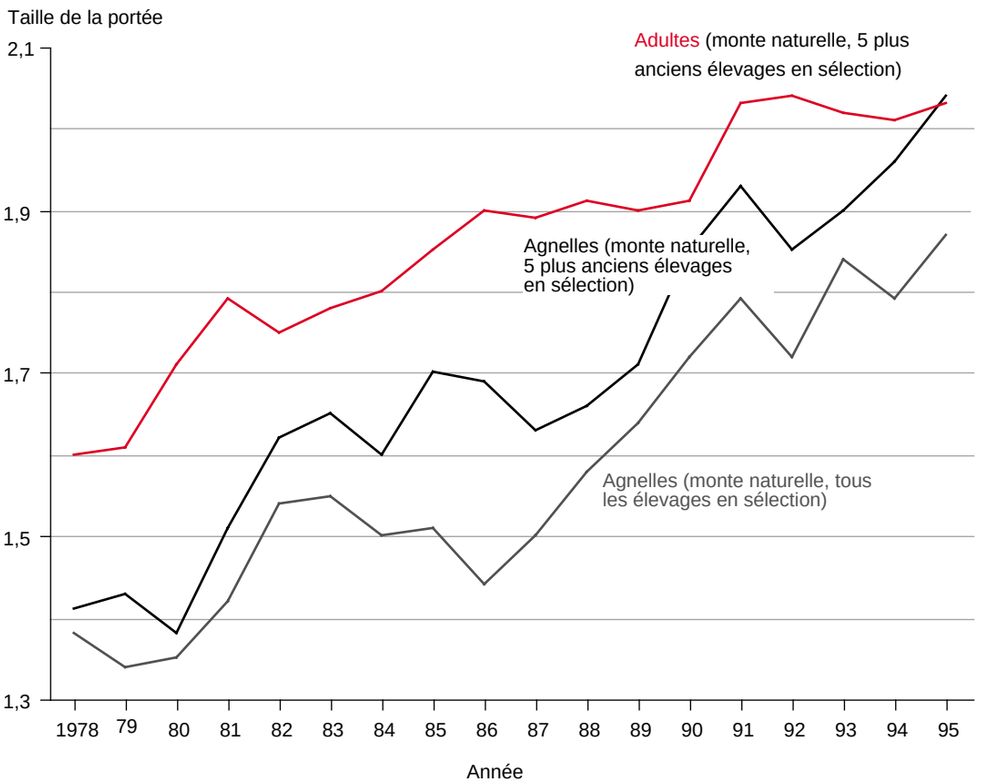
• La faible héritabilité justifie plus qu'ailleurs l'utilisation du modèle animal pour estimer les valeurs génétiques. En effet, toute information supplémentaire apportée par les individus apparentés permet d'accroître substantiellement la précision des estimations. Par ailleurs, la prise en compte de l'ensemble des apparentements augmente le degré de connexion entre les différents niveaux des effets, et permet une meilleure estimation et de meilleures corrections.

• L'utilisation des traitements de synchronisation associés à l'IA, nécessaires au développement des schémas de sélection collectifs, affecte le taux et la qualité des ovulations. Les performances après fécondation naturelle et induite sont l'expression de deux caractères différents (corrélation génétique r_g=0,4 ; Bodin 1979), et doivent être analysées par un modèle multivariable pour estimer les valeurs

Tableau 5. *Performances moyennes de la race ovine INRA 401 et des deux races parentales (Elsen et al 1994).*

Race	Nb femelles contrôlées	Prolificité (naturelle)	GMQ 10-30 mâles doubles	GMQ 30-70 mâles doubles
INRA 401	9 300	1,93	225 g	316 g
Berrichon	1 600	1,41	236 g	322 g
Romanov	2 500	2,81	225 g	260 g

Figure 2. *Évolution de la prolificité moyenne des femelles Lacaune sélectionnées pour la prolificité.*



La prolificité peut être améliorée, mais il existe un optimum imposé par des contraintes techniques et économiques : accroissement de la mortalité des jeunes, coût de l'allaitement artificiel....

génétiques de la prolificité naturelle, de la prolificité induite, et d'une combinaison synthétique des deux.

• Le caractère discret de l'expression de la taille de portée pose des problèmes statistiques qui pourraient être évités par l'emploi de modèles adaptés, proposés notamment par Gianola et Foulley (1983). Ces modèles, basés sur l'hypothèse d'un caractère continu sous-jacent et d'un ensemble de seuils fixes qui traduisent la discontinuité sur l'échelle visible, sont difficiles à utiliser dans le cadre du modèle animal, notamment pour l'estimation des paramètres génétiques. Une diminution de la très forte liaison entre la moyenne et la variance des observations est toutefois obtenue dans le système d'indexation français par une transformation des tailles de portée en scores normaux estimés au niveau de la population concernée (Poivey *et al* 1990).

Lorsque l'intervalle entre l'agnelage et la mise à la reproduction est réduit, le nombre d'agneaux nés affecte le taux d'ovulation et donc la taille de la portée suivante. La prise en compte de l'influence phénotypique d'une performance sur la suivante n'a été possible qu'avec le modèle animal. Pour la race Lacaune l'effet négatif d'une portée multiple par rapport à une portée simple se traduit sur la mise bas suivante par une différence de 0,1 agneau en moyenne ; c'est une valeur comparable aux différences entre rangs de mise bas successifs (données IE - INRA ; campagne 97).

b / Schémas de sélection

De nombreux schémas de sélection en race pure ont été développés en France comme ailleurs dans le monde. Les résultats sont assez variables (Bradford 1985) et ne peuvent être expliqués par la taille de la population concernée, ou le type de sélection réalisé. Toutefois l'observation des résultats français montre que, pour être pleinement efficace, un schéma de sélection pour la prolificité ne doit pas s'écarter des conditions d'optimisation du progrès génétique analysées par Elsen (1979). Pour un schéma avec testage des mâles sur descendance, l'origine génétique et le nombre des béliers à mettre en testage, le nombre de filles contrôlées par mâle, la précision des estimations des valeurs génétiques, le délai entre mise en testage et utilisation, sont autant d'éléments clés de la réussite. Le schéma mis en place en ferme depuis 1975 par la coopérative Ovi-test en race Lacaune (Perret *et al* 1992) a conduit à un progrès génétique important qui a été estimé à l'aide d'un modèle animal (0,02 agneau/mise bas/an ; figure 2).

c / Canalisation

En race Lacaune, l'augmentation de la prolificité moyenne a entraîné l'apparition de mise bas multiples (figure 3) dont la taille de portée est supérieure à l'optimum imposé par l'excessive mortalité et la trop faible croissance des agneaux nés quadruples et plus et par les charges économiques supplémentaires que requiert l'élevage de ces agneaux (coût de l'allaitement artificiel notamment).

Le niveau moyen de prolificité des filles des mâles élites accouplés aux mères à béliers est maintenant supérieur aux exigences des éleveurs qui ont de ce fait largement modifié

leurs objectifs. Déjà signalé par Bradford (1985), un objectif additionnel à la prolificité est, pour tous les systèmes de production, l'uniformité des tailles de portée autour de l'optimum désiré. La variabilité entre races quant à l'uniformité de la distribution des tailles de portée est bien connue (Bradford 1985, Torstein 1985, Bodin et Elsen 1989 ; figure 3) et lorsque Bradford (1985) compare les poids d'agneaux sevrés par brebis dans deux troupeaux (Spaelsau et Barbados) de prolificité moyenne identique (1,95) mais de variabilité différente, il trouve une supériorité de près de 10 % pour le troupeau à faible variabilité. Dans une étude économique concernant des troupeaux ovins de races rustiques du Massif central, M. Benoit *et al* (communication personnelle) chiffrent à 36 % de marge brute la supériorité des brebis agnelant 2 fois de suite des doubles sur celles mettant bas un agneau simple puis un agneau triple.

La capacité à maintenir un niveau de production constant est un phénomène complexe qui peut avoir différentes origines génétiques comme l'hétérozygotie de certains gènes contrôlant le caractère ou l'existence de gènes modificateurs qui accroissent la stabilité des phénotypes. Cette hypothèse particulière amène à supposer que la moyenne et la variance d'un caractère sont gouvernées par des gènes différents et a conduit à proposer une modélisation génétique de la canalisation (SanCristobal-Gaudy *et al* 1998). Le modèle considère que le phénotype d'un individu est fonction de deux valeurs génétiques qui contribuent à sa moyenne et sa variance environnementale. Une analyse de la taille de portée en race Lacaune selon ce modèle a permis de mettre en évidence les principales sources d'hétérogénéité de la variabilité des tailles de portée ; l'effet génétique contribue de manière significative à la variabilité de la distribution contrairement à tous les autres effets testés : âge, saison ou élevage. Le tableau 6 montre des différences de distributions espérées des tailles de portée de filles que l'on peut observer pour des pères ayant des valeurs de prolificité moyenne identiques. Cette même analyse a permis d'estimer la composante père de la variance sur la moyenne et sur le logarithme de la variance résiduelle (SanCristobal-Gaudy *et al* 1999).

d / Introgression d'un gène majeur

L'existence de gènes majeurs agissant sur les caractères de reproduction a été suspectée dans plusieurs races ovines et prouvée pour certaines. Le gène Inverdale augmente le taux d'ovulation chez les hétérozygotes mais rend stériles les femelles homozygotes porteuses (Davis *et al* 1995). Les autres gènes (Galway, Toka, Olkuska, Booroola) semblent n'affecter que le taux d'ovulation (Elsen *et al* 1990). Parmi ceux-ci, le gène Booroola a été le plus étudié et le plus diffusé. Il a un effet additif sur le taux d'ovulation avec un écart de l'ordre de 1,0 à 1,5 ovules entre homozygotes porteuses et hétérozygotes, comme entre hétérozygotes et homozygotes non porteuses. A ce jour aucun autre effet zootechnique spécifique du gène Booroola n'a été mis en évidence. L'effet de l'allèle Booroola étant trop important, il est exclu d'élever commercialement des brebis homozygotes porteuses ; seules les femelles hétérozygotes peuvent être valablement valorisées pour la production d'agneaux. Leur utilisation en élevage suppose que l'on puisse identifier facilement leur génotype. Rappelons que cette identification est automatique pour des individus issus d'accouplements entre parents homozygotes. Jusqu'à un passé récent, le typage des mâles ne pouvait se faire que par contrôle du taux d'ovulation d'un lot de filles procréées à partir de mères non porteuses, l'identification des femelles restant imprécise, sauf pour celles issues d'accouplements homozygotes. La mise en évidence, en France et en Nouvelle Zélande, de marqueurs proches (moins de 1 cM) du locus Booroola pourrait être mise à profit pour déterminer en routine le génotype d'un grand nombre d'individus à leur naissance avec une très bonne précision. Toutefois, cela nécessite de connaître le génotype des parents et que la combinaison de leurs marqueurs avec ceux de l'individu soit informative. La connaissance directe du gène et de l'allèle entraînant le phénotype Booroola permettra de typer avec certitude tous les individus sans exiger l'analyse de l'ADN parental.

Figure 3. *Distribution (%) des différentes tailles de portée des brebis Spaelsau (Torstein 1985) et Lacaune (Elsen et al 1992).*

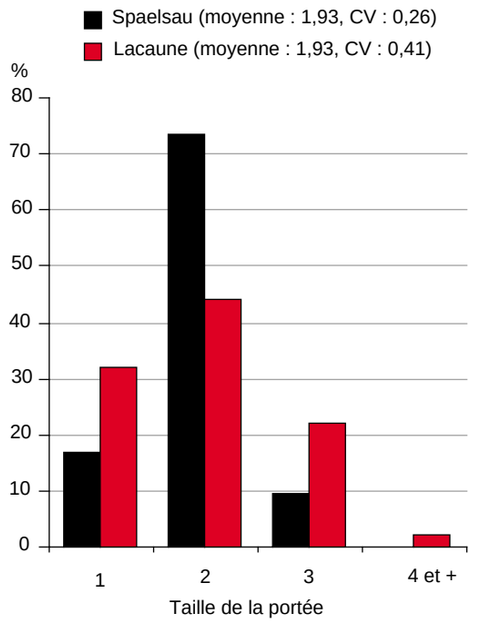


Tableau 6. *Distribution (%) des tailles de portées de quatre mâles Lacaune (voir texte).*

Père	Distribution espérée 1	2	3	4+	n	Prolificité
A	34	52	12	2	345	1,94
B	43	39	13	5	195	1,90
C	66	30	4		36	1,41
D	61	36	3		48	1,48

Tableau 7. *Variation de la taille de portée (TP) dans les races Mérinos d'Arles et Romanov suite à l'augmentation du taux d'ovulation (TO) par introgression du gène Booroola.*

	TO	TP	△TP/△TO
Mérinos d'Arles			
- homozygotes non porteuses	1,38	1,21	
- hétérozygotes porteuses	2,57	2,10	
Différence	1,19	0,89	0,75
Romanov			
- homozygotes non porteuses	2,90	2,50	
- hétérozygotes porteuses	6,60	3,07	
Différence	3,70	0,57	0,15

L'intérêt zootechnique des femelles hétérozygotes a été évalué en station pour la race Mérinos d'Arles (MA) sur 4 années consécutives. Ce programme a montré une différence en faveur des brebis porteuses d'environ 40 % pour le poids des agneaux produits à 70 jours (Teyssier *et al* 1998). L'apparition de portées multiples induites par l'accroissement de prolificité (et indirectement par le gène Booroola) conduit inévitablement à des agneaux dont le poids à la naissance et la croissance sont plus faibles que pour des agneaux nés simples. Comme pour n'importe quel autre génotype, l'allaitement artificiel des agneaux multiples est nécessaire.

L'évaluation en ferme a démarré à partir d'inséminations de femelles MA par des mâles homozygotes porteurs. Les filles, toutes hétérozygotes par construction, seront élevées et leur carrière productive sera comparée à celle de femelles MA non porteuses contemporaines. Elles ne participeront pas au renouvellement du troupeau.

3.3 / La gémellité des bovins

La gémellité des bovins est souvent jugée pénalisante à cause de la réduction du poids à la naissance de chaque veau (-20 % par rapport à un veau simple), de l'augmentation de la mortinatalité (+10 points), et des problèmes d'intersexualité dus au free-martinisme. Cependant, comme dans l'espèce ovine, l'accroissement de la prolificité augmente le poids total de viande commercialisé et améliore la rentabilité de l'élevage. Toutefois l'amélioration génétique de ce caractère est rendue très difficile par la faiblesse de son expression phénotypique. La variabilité entre races est faible puisque les races les plus prolifiques présentent des taux de gémellité voisins de 5 %. Le très faible niveau d'expression associé à une répétabilité aussi très limitée (r d'environ 0,05 ; Foulley *et al* 1990) entraîne des difficultés majeures pour différencier des individus sur leurs propres performances. Bien que l'existence d'un gène majeur (Morris et Day 1990) ou de QTL (Blattman *et al* 1995) ait été suspectée, aucun programme n'a pu à ce jour les mettre en évidence de façon définitive. L'héritabilité est réduite sur l'échelle observée (h^2 d'environ 0,03 ; Manfredi *et al* 1991) et, dans ces conditions, l'amélioration génétique ne peut être efficace qu'en associant un choix très strict des femelles à un choix sur descendance des taureaux. Dans le troupeau expérimental de l'INRA à St Michel de Feins, l'utilisation de taureaux à haut potentiel gémellaire (dits HPG) a ainsi permis une élévation très appréciable du taux de vêlages gémellaires puisque sur la période 92-97, ce taux s'est situé à 20 % en race Maine-Anjou et 49 % en croisement Holstein. Des progrès au moins aussi importants on été obtenus dans le troupeau de sélection de Clay-Center (Nebraska -USA) où le taux de gémellité est passé de 3,4 % en 1982 à 28,5 % en 1995 (Van Vleck et Gregory 1996). La détection précoce de gestations gémellaires est d'ailleurs un facteur déterminant pour améliorer la conduite de tels troupeaux. Un diagnostic basé sur un dosage de la PSP60 entre 140 et 180 jours a donné des résultats très encourageants (sensibilité de 77 % et spécificité de 75 %) à cet égard sur le domaine INRA de La Grêleraie (Chauvin *et al* 1999).

Sélectionner pour le taux d'ovulation peut être intéressant, mais, au-delà d'un certain seuil, cela entraîne une augmentation trop importante de la mortalité embryonnaire.

4 / Taux d'ovulation

La mesure du taux d'ovulation (TO) dans le cadre de l'amélioration génétique de la reproduction a été préconisée pour diverses raisons (Ricordeau *et al* 1979, Hanrahan 1980) :
- c'est le facteur limitant de la prolificité dans la plupart des situations (bovins, ovins peu prolifiques) ;
- l'héritabilité est élevée dans toutes les espèces (0,35 chez les ovins ; revue de Hanrahan 1987), l'hétérosis est très faible, la répétabilité est bonne et peu de mesures suffisent pour estimer avec précision la valeur génétique additive d'un individu ;
- la répétition des mesures peut être faite rapidement (une mesure à chaque cycle) ;
- contrairement à la fertilité et à la prolificité, l'expression du caractère est libre de tout effet mâle.

En dépit de ces arguments, la mesure du TO n'est utilisée dans aucun plan d'amélioration génétique. En fait, les deux expériences de sélection du TO mises en place pour améliorer indirectement la taille de portée (TP) sont décevantes (Hanrahan 1982, Lajous *et al* 1998). Suite à la sélection, le TO augmente significativement, mais à cause d'une liaison non linéaire due à la mortalité embryonnaire, l'augmentation de la TP est toujours très faible et peut même être négative (Hanrahan 1982). Pour pallier ces effets, la prise en compte de la mortalité embryonnaire dans un indice de sélection a été préconisée par Ricordeau *et al* (1986). Son application dans une expérience de sélection en Romanov n'a cependant pas permis un progrès génétique important sur la taille de portée (Lajous *et al* 1998). Il est à noter que ces seules expériences de sélection indirecte basées sur le TO concernaient des races dont le taux d'ovulation était déjà proche de l'optimum imposé par la viabilité embryonnaire.

Si l'on considère que la liaison entre TO et TP ne dépend d'aucun facteur génétique (Hanrahan 1982, Bodin *et al* 1992), la variation de taille de portée d'une race suite à l'introgression du gène Booroola nous informe sur l'intérêt potentiel d'une sélection sur le TO. En effet, ce gène n'agissant que sur le

taux d'ovulation, les effets qu'il induit lors de son introgression sont similaires à ceux que l'on pourrait obtenir par sélection polygénique. La comparaison des réponses en taille de portée suite à son introgression dans des races à taux d'ovulation très différents figure au tableau 7. Le rendement ou l'accroissement marginal de la taille de portée, très supérieur en race Mérinos d'Arles (Teyssier *et al* 1998), montre clairement l'intérêt que pourrait présenter la sélection indirecte de la prolificité des races peu prolifiques si par ailleurs les difficultés pratiques de mesures étaient allégées.

5 / Mortalité embryonnaire

La conduite à son terme d'une gestation dépend d'un ensemble de caractères qui s'expriment avant et après la rencontre des gamètes et la fertilisation. La mortalité des embryons (ME) après fertilisation est très difficile à mesurer. Dans les études mettant en jeu des effectifs importants, la ME est estimée chez les bovins et les caprins par la confrontation des données de non retour en chaleur et les résultats d'un dosage de progestérone 21 à 24 jours après l'IA. Chez les ovins, la ME est estimée par différence entre le taux d'ovulation et la taille de portée. Elle ne concerne donc que les pertes partielles observées sur les femelles poly-ovulantes qui mettent bas. Dans tous les cas, ces méthodes de mesure classiques ne permettent pas de distinguer les pertes embryonnaires des échecs de fertilisation, ni de distinguer des pertes survenant à des âges différents au cours du développement de l'embryon. Le dosage de protéines spécifiques de la gestation comme la PSP60 (Mialon *et al* 1993) ou la PSPB (Humblot *et al* 1988), permet de préciser le moment des pertes embryonnaires tardives ou foetales, mais pour les espèces polytoques, ne permet pas de révéler les pertes partielles. Humblot (1986) et Mialon *et al* (1993) estiment les pertes embryonnaires à environ 50 % chez les bovins. Humblot *et al* (1995) rapportent aussi une valeur très élevée pour l'espèce caprine. Chez les ovins, le taux de pertes partielles est de l'ordre de 10 à 15 % pour un taux d'ovulation voisin de 2. Pour cette espèce, les principaux facteurs environnementaux identifiés sont : le type de fécondation, naturelle ou induite (Lajous 1987), l'intervalle mise bas - fécondation (Ricordeau *et al* 1986, Bodin 1992), et le stress (Doney *et al* 1976). Les sources génétiques de variation de la ME peuvent provenir des gènes de l'embryon qui assurent son propre développement, des gènes du père qui agissent sur la fertilisation, et des gènes de la mère qui contrôlent la gestation. Dans l'espèce bovine, l'effet du mâle sur la fertilisation des femelles est important (voir paragraphe 2.4) ; certaines analyses mettent aussi en évidence un effet marqué des gènes de l'embryon sur sa ME précoce mais aucune valeur d'héritabilité n'est publiée. Pour les ovins, dans les conditions de mesures actuelles, la mère est la seule source de variation génétique additive non négligeable affectant les pertes embryonnaires partielles qui interviennent principalement avant ou aux alentours de l'implantation. Quelques estimations de l'héritabilité la situent vers 0,04 (Hanrahan 1982, Ricordeau *et al* 1986), sa corrélation génétique avec la taille de portée étant nulle. Il existe une grande variabilité du taux de pertes partielles entre races qui doivent toujours être comparées à même niveau d'ovulation (Bodin *et al* 1992), certaines races prolifiques (Romanov, Cambridge, Javanese) présentant une viabilité embryonnaire très élevée.

Conclusion

Dans les années à venir, les nouveaux outils pour l'amélioration génétique apportés par la génétique moléculaire transformeront peut-être profondément l'organisation des schémas de sélection. En effet la possibilité de connaître en partie la valeur génétique d'un individu indépendamment de toutes contraintes attachées aux mesures phénotypiques (coût des mesures, âge minimum pour l'expression du caractère, expression limitée à un seul sexe, ...) permettra de modifier les pressions de sélection réalisables, les intervalles de génération et les paramètres du schéma liés à la variabilité génétique. Cette évolution des outils entraînera nécessairement une modification de l'importance des caractères dans l'objectif de sélection. Toutefois, la reproduction, parce qu'elle est indispensable pour la plupart des productions, restera primordiale pour l'amélioration génétique. De nombreux aspects de la reproduction doivent encore être améliorés dans les espèces bovine, ovine et caprine, en particulier certains relatifs à la fertilité (fertilité à l'insémination, désaisonnement). Pour ces caractères, dont on sait qu'ils présentent une grande variabilité génétique, la découverte de polymorphismes de l'ADN permettra de lever les difficultés rencontrées jusqu'à ce jour pour leur prise en compte dans les schémas de sélection.

Références

Baril G., Remy B., Vallet J.C., Beckers J.F., 1992. Effect of repeated use of progestagen-PMSG treatment for estrus control in dairy goats out of season breeding. Reprod. Dom. Anim., 27, 161-168.

Blattman A.N., Gregory K.E., Kirkpatrick B.W., 1996. A search for quantitative trait loci for ovulation rate in cattle. Anim. Genetics, 27, 157-162.

Bodin L., 1979. Estimation des paramètres génétiques de la taille de portée des agnelles Lacaune après fécondation sur oestrus naturel et induit. Ann. Génét. Sél. Anim., 11, 413-424.

Bodin L., 1993. Indirect selection criterion of female reproductive traits. 44th Annual meeting EAAP, Aarhus, Vol 1, 186-187.

Bodin L., Elsen J.M., 1989. Variability of litter size of french sheep breeds following natural or induced ovulation. Anim. Prod., 48, 535-541.

Bodin L., Hanrahan J.P., Poivey J.P., 1992. Variation in embryo survival in sheep and goat. 43rd Annual meeting EAAP, Madrid, Vol 1, 84-85.

Bodin L., Drion P.V., Remy B., Brice G., Cognié Y., Beckers J.F., 1997. Anti-PMSG antibody levels in sheep subjected annually to oestrus synchronisation. Reprod. Nutr. Dev., 37, 651-660.

Boichard D., 1988. Quel est l'impact économique d'une mauvaise fertilité chez la vache laitière ? INRA Prod. Anim., 1, 245-252.

Boichard D., Barbat A., Briend M., 1998. Evaluation génétique des caractères de fertilité femelle chez les bovins laitiers. Renc. Rech. Ruminants, 5, 103-106.

Bradford G.E., 1985. Selection for litter size. In : RB. Land and DW Robinson (eds), Genetics of Reproduction in Sheep, 3-18. Butterworth.

Bradford G.E., Lahlou-Kassi A., Berger Y.M., Boujenane I., Derquaoui L., 1989. Performance of D'Man and Sardi sheep on accelerated lambing. II. Ovulation rate and embryo survival. Small Rum. Res., 2, 241-252.

Brice G., Cachenaut J.B., Cognié Y., Roussely M., Salaün J., 1984. Recherches des causes de subfertilité des troupeaux ovins laitiers des Pyrénées Atlantiques. 9ème Journées de la recherche ovine et caprine, 134-151. INRA-ITOVIC, Paris.

Brice G., Bodin L., Remy B., Maurel M.C., Beckers J.F., 1995. Effets de la PMSG liés au traitements répétés de synchronisation sur la reproduction ovine. Renc. Rech. Ruminants, 2, 391-394.

Chauvin C., Camous S., Gillard P., Maugrion P., Robert C., Foulley J.L., 1999. PSP60 profile and its variation factors and application to twinning diagnosis in a beef suckling herd. Revue Méd. Vét., 150, 143-150.

Chemineau P., Beltran de Heredia I., Daveau A., Bodin L., 1996. High repeatability of the amplitude and duration of the nycthemeral rhythm of the plasma melatonin concentration in Ile-de-France ewe. J. Pineal Res., 21, 1-6.

Darwash A.O., Lamming G.E., Woolliams J.A., 1997. Estimation of genetic variation in the interval from calving to postpartum ovulation of dairy cows. J. Dairy Sci., 80, 1227-1234.

Davis G.H., McEvan J.C., Fennessy P.F., Dodds K.G., 1995. Discovery of the Inverdake gene (FecX). Proc. NZ Soc. Anim. Prod., 55, 289-293.

Delgadillo J.A., Malpaux B., Chemineau P., 1997. La reproduction des caprins dans les zones tropicales et subtropicales. INRA Prod. Anim., 10, 33-41.

Dodelin V., Phocas F., Havy A., Renand G., 1998. Importance économique des qualités d'élevage dans les objectifs de sélection des races rustiques Aubrac, Gasconne et Salers. Renc. Rech. Ruminants, 5, 145-148.

Doney J.M., Smith W.F., Gunn R.G., 1976. Effects of postmating environmental stress or administration of ACTH on early embryonic loss in sheep. J. Agric. Sci. Camb., 87, 133-136.

Ducrocq V., Humblot P., 1995. Genetic characteristics and evolution of semen production of young Normande bulls. Livest. Prod. Sci., 41, 1-10.

Dufour J.J., 1975. Effects of season of post-partum characteristics of sheep being selected for year round breeding and on puberty of their female progeny. Can. J. Anim. Sci., 55, 487-492.

Duval P., Belloc J.P., Albaret M., Girou P., Barillet F., 1995. Etude de facteurs de variation de la fonction sexuelle de béliers Lacaune lait et de la fertilité des brebis en insémination artificielle. Renc. Rech. Ruminants, 2, 429-434.

Dzabirski V., Notter D.R. , 1989. Effects of breed and time since lanbing on spring oestrus activity in mature ewes. Anim. Reprod. Sci., 19, 99-108.

Edey T.N., 1968. Body weight and ovulation rate in sheep. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 7, 188.

Elsen J.M., 1979. Réflexion sur l'efficacité de la sélection. 5ème Journées de le recherche ovine et caprine, 35-75. INRA-ITOVIC, Paris.

Elsen J.M., Bodin L., François D., Poivey J.P., Teyssier J., 1994. Genetic improvement of litter size in sheep. 5th WCGALP, 19, 237-244.

Gabiña D., 1989. Improvement of the reproductive performance of Rasa Aragonesa flocks in frequent lambing systems. I. Effects of management system, age of ewe and season. Livest. Prod. Sci., 22, 69-85.

Gianola D., Foulley J.L., 1983. Sire evaluation for ordered categorical data with a threshold model. Genet. Sel. Evol., 15, 201-224.

Gonzalez R., Orgeur P., Poindron P., Signoret J.P., 1991. Female effect in sheep. I. The effect of sexual receptivity of females and the sexual experience of rams. Reprod. Nutr. Dév., 31, 97-102.

Gunn R.G., Doney J.M., 1975. The interaction of nutrition and body condition at mating on ovulation rate and early embryo mortality in Scottish blackface ewes. J. Agric. Sci., 85, 465-470.

Gunn R.G., Doney J.M., Russel A.J.F., 1969. Fertility in Scottish blackface as influenced by nutrition and body condition at mating. J. Agric. Sci., 73, 289-294.

Hanocq E., Bodin L., Thimonier J., Teyssier J., Malpaux B., Chemineau P., 1999. Genetic parameters of spontaneous spring ovulatory activity in Mérinos d'Arles sheep. Genet. Sel. Evol., 31, 77-90.

Hanrahan J.P., 1980. Ovulation rate as the selection criterion for litter size in sheep. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 13, 405-408.

Hanrahan J.P., 1982. Selection for increased ovulation rate, litter size and embryo survival. Proc. 2nd WCGALP V, 294-309.

Hanrahan J.P., 1987. Genetic variation in ovulation rate in sheep. In : I. Faiez, M. Marai and J.B. Owen (eds), New techniques in sheep production, 37-46. Butterworths, London.

Harrison R.O., Young J.W., Freeman A.E., Ford S.P., 1989. Effect of lactational level on reactivation of ovarian function, and interval from parturition to first visual oestrus and conception in high-producing Holstein cows. Anim. Prod., 49, 23-28.

Humblot P., 1986. La mortalité embryonnaire chez les bovins. Colloque S.F.E.F., 213-246.

Humblot P., Camous S., Martal J., Charlery J., Jeanguyot N., Thibier M., Sasser R.G., 1988. Pregnancy specific protein B, progesterone concentration and embryonic mortality during early pregnancy in dairy cows. J. Reprod. Fert., 83, 215-223.

Humblot P., Decoux G., Dhorne T., 1991. Effects of the sire and district of AI on cow fertility. Reprod. Dom. Anim., 26, 225-234.

Humblot P., Ducrocq V., Csilla Nemeth, 1993. Relationship between semen characteristics of young and adult bulls in the Normande breed. Livest. Prod. Sci., 35, 265-281.

Humblot P., Brice G., Chemineau P., Broqua C., 1995. Mortalité embryonnaire chez la chèvre laitière après synchronisation des chaleurs et insémination artificielle à contre saison. Renc. Rech. Ruminants, 3, 387-390.

Johnston D.J., Bunter KL, 1996. Days to calving in Angus cattle: genetic and environmental effects, and covariances with other traits. Livest. Prod. Sci., 45, 13-22.

Lajous D., 1987. Mesure du taux d'ovulation et de la mortalité embryonnaire chez la brebis Romanov. Utilisation et intérêt de la coelioscopie. Thèse Rech. Univ., INP, Toulouse, 75 p.

Lajous D., Poivey J.P., Bodin L., François D., Bibé B., Ricordeau G., Brunel J.C., Eychenne F., Weisbecker J.L., 1998. Estimation du progrès génétique réalisé par sélection sur le taux d'ovulation, la mortalité embryonnaire et la taille de portée dans un troupeau expérimental ovin. Renc. Rech. Ruminants, 5, 111-113.

Land R.B., 1971. The incidence of oestrus during lactation in Finnish landrace, Dorset horn and Fin-Dorset sheep. J. Reprod. Fert., 24, 345-352.

Land R.B., 1973. The expression of female sex-limited characters in the male. Nature, 241, 208.

Land R.B., Pelletier J., Thimonier J., Mauléon P., 1973. A quantitative study of genetic differences in the incidence of oestrus, ovulation and plasma luteinizing hormone concentration in the sheep. J. Endocrinol., 58, 305-317.

Lesmeister J.L., Burfening P.J., Blackwell R.L., 1973. Date of first calving in beef cows and subsequent calf production. J. Anim. Sci., 36, 1-6.

Manfredi E., Foulley J.L., SanCristobal M., Gillard P., 1991. Genetic parameters for twinning in the Maine-Anjou breed. Genet. Sel., Evol., 23, 421-430.

Manfredi E., Leboeuf B., Bodin L., Boue P., Humblot P., 1998. Sources de variation génétiques et non génétiques des caractéristiques de production de semence chez le bouc. Renc. Rech. Ruminants, 5, 37-39.

Martin L.C., Brinks J.S., Bourdon R.M., Cundiff L.V., 1992. Genetic effects of beef heifer puberty and subsequent reproduction. J. Anim. Sci., 70, 4006-4017.

Meyer K., Hammond K., Parnell P.F., Mackinnon M.J., Sivarajasingam, 1990. Estimates of heritability and repeatability for reproductive traits in Australia beef cattle. Livest. Prod. Sci., 25, 15-30.

Mialon M.M., Camous S., Renand G., Martal J., Ménissier F., 1993. Peripheral concentrations of a 60-kDA pregnancy serum protein during gestation and after calving and its relationship to embryonic mortality in cattle. Reprod. Nutr. Dev., 33, 269-282.

Mialon M.M., Renand G., Krauss D., Ménissier F., 1996. Caractéristiques et variabilité de la reprise d'activité sexuelle post-partum de vaches allaitantes charolaises en troupeau expérimental. Renc. Rech. Ruminants, 3, 175-178.

Mialon M.M., Renand G., Krauss D., Ménissier F., 1998. Variabilité génétique de l'âge à la puberté chez la génisse charolaise et relation avec la vitesse de croissance. Renc. Rech. Ruminants, 5, 119-122.

Morris C.A., Day A.M., 1990. Effects of dam and sire group on the propensity for twinning calving in cattle. Anim. Prod., 51, 481-488

Morris C.A., Baker R.L., Hunter J.C., 1992. Correlated responses to selection for yearling or 18-month weight in Angus and Hereford cattle. Livest. Prod. Sci., 30, 33-52.

Notter D.R., Al-Shorepy S.A., Vincent J.N., McQuown E.C., 1998. Selection to improve fertility in fall lambing. 6th WCGALP, 27, 43-46.

Nugent R.A., Notter D.R., 1990. Effect of cohabitation with white-faced ewes on estrous activity of Hampshire and Suffolk ewes exposed to rams in june. J. Anim. Sci., 68, 1513-1519.

Oldham C.M., 1980. Stimulation of ovulation in seasonally or lactationally anovular ewes by rams. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 13, 73-86.

Perret G., Brice G., 1995. Intérêt et développement de l'IA dans la production ovine. Renc. Rech. Ruminants, 2, 446.

Perret G., Bodin L., Mercadier M., 1992. Scheme for genetic improvement of reproductive abilities in Lacaune sheep. 43rd Annual meeting EAAP, Madrid, 1, 192-193.

Phocas F., Hanocq E., Bouix J., Renand G., Poivey J.P., Elsen J.M., Bibé B., Ménissier F., 1997. Détermination des objectifs de sélection chez les ruminants allaitants, situation actuelle et perspectives d'évolution. Renc. Rech. Ruminants, 4, 171-178.

Poivey J.P., Cournut J., Jullien E., Bibé B., Perret G., Elsen J.M., Berny F., Bouix J., Bodin L., 1990. Estimation des valeurs génétiques des reproducteurs ovins viande en France. 41st Annual meeting EAAP, Toulouse, Vol 1, 96-97.

Ricordeau G., Tchamitchian L., Eychenne F., Razungles J., 1976. Performances de reproduction des brebis Berrichonnes du Cher, Romanov et croisées. I. Activité sexuelle en début de saison et à contre saison. Ann. Génét. Sél. Anim., 8, 9-24.

Ricordeau G., Bodin L., Tchamitchian L., 1979. Amélioration de la prolificité des brebis par sélection. Revue bibliographique. Journées de la recherche Ovine et Caprine, 296-322. INRA-ITOVIC, Paris.

Ricordeau G., Razungles J., Lajous D., 1982. Heritability of ovulation rate and level of embryonic losses in Romanov breed. 2nd WCGALP, V, 338-348.

Ricordeau G., Poivey J.P., Lajous D., Eychenne F., 1986. Genetic aspects of ovulation rate and embryo mortality in Romanov ewes. 3rd WCGALP, XI, 90-95.

Ricordeau G., Tchamitchian L., Brunel J.C., N'Guyen T.C., François D., 1992. La race ovine INRA 401 : un exemple de souche synthétique. INRA Prod. Anim., hors série : Eléments de génétique quantitative et application aux populations animales, 255-262.

Roy F., Maurel M.C., Vaiman D., Cribiu E., Lantier I., Combarnous Y., Guillou S., 1998. Implication du complexe majeur d'histocompatibilité dans la variabilité de la réponse immunitaire humorale à la choriogonadotropine équine (eCG/PMSG) chez les caprins : approche génétique. Renc. Rech. Ruminants, 5, 115-117.

SanCristobal-Gaudy M., Elsen J.M., Bodin L., Chevalet C., 1998. Prediction of the response to a selection for canalisation of a continuous trait in animal breeding. Genet. Sel. Evol., 30, 423-451.

Tchamitchian L., Ricordeau G., Lefèvre C., Desvignes A., 1973. Observations sur l'anoestrus post-partum des brebis Romanov après un agnelage en saison sexuelle. Ann. Zootech., 22, 295-301.

Teyssier J., Elsen J.M., Bodin L., Bosc P., Lefèvre C., Thimonier J., 1998. Three years comparison of productivity of Booroola carrier and non carrier Mérinos d'Arles ewes. 6th. WCGALP, 24, 117-120.

Thériez M., 1984. Influence de l'alimentation sur les performances de reproduction des ovins. 9ème Journées de la recherche ovine et caprine, 294-326. INRA-OTOVIC, Paris.

Torstein S., 1985. Genetic studies of reproduction in Norwegian sheep. In : RB. Land and DW Robinson (eds), Genetics of Reproduction in Sheep, 47-54. Butterworth.

Vacaresse C., Briois M., 1998. Améliorer les résultats de fertilité sur IA par le choix des femelles sur les antécédents de reproduction. Renc. Rech. Ruminants, 5, 91.

Van Niekerk C.H., 1976. Limitations to females reproductive efficiency. In : Tomes G.J., Robertson D.E. and Lightfoot R.J. (eds), Sheep breeding, 303-314. West Australian Institute of Technology.

Van Vleck L.D., Gregory K.E., 1996. Genetic trend and environmental effects in a population of cattle selected for twinning. J. Anim. Sci., 74, 522-528.

Williams G.L., 1990. Suckling as a regulator of post-partum rebreeding in cattle: a review. J. Anim. Sci., 68, 831-852.

Wolfe M.W., Stumpf T.T., Wolfe P.L., Day M.L., Koch R.M., Kinder J.E., 1990. Effect of selection for growth traits on age and weight at puberty in bovine females. J. Anim. Sci., 68, 1595-1602.

Wright I.A., Rhind S.M., Whyte T.K., 1992. A note on the effects of patten of food intake and body condition on the duration of the post-partum anoestrus period and LH profiles in beef cows. Anim. Prod., 54, 143-146.

Zarazaga L.A., Malpaux B., Bodin L., Chemineau P., 1998a. The large variability in melatonin blood levels in ewes is under strong genetic influence. Am. J. Physiol., 274, 607-610.

Zarazaga L.A., Malpaux B., Guillaume D., Bodin L., Chemineau P., 1998b. The genetic difference in night-time melatonin cocentration in ewes originates in the synthesis pathway of the hormone rather than in its catabolism. Am. J. Physiol. 274, 1086-1090.

Abstract

Genetics of reproduction in ruminants.

Reproduction is of prime importance for the profitability of a herd, it is a prerequisite of every animal production. The breeding ability during the productive life of an animal depends on sexual maturity, fertility and prolificacy the components of which are the ovulation and the embryonic mortality rates. Those traits are studied in animal breeding and are variously taken into account in the purebred and crossbred selection schemes. Sexual maturity and prolificacy have to be improved when they are limiting factors, but for economic reasons they have to stay beneath optimal thresholds. Studying the components of prolificacy would allow a better control. Maximal fertility is always expected, but its improvement is made difficult because it depends on numerous factors : sex (female fertility is often the more limiting), reproduction technique used (natural or artificial) and the choice of the breeding period (time between littering and breeding, season). Research on genetics of the breeding traits has to be pursued, while including the recent advances in genetic cartography.

Bodin L., Elsen J.M., Hanocq E., François D., Lajous D., Manfredi E., Mialon M.M., Boichard D., Foulley J.L., Sancristobal-Gaudy M., Teyssier J., Thimonier J., Chemineau P., 1999. Génétique de la reproduction chez les ruminants. INRA Prod. Anim., 12, 87-100.