

Génétique de la reproduction chez les ruminants

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. SANCRISTOBAL-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 Appliquée, 78352 Jouy en Josas
(3) INRA, Laboratoire de Génétique Cellulaire, 31326 Castanet-Tolosan
(4) ENSA de Montpellier - INRA, Unité de Zootechnie Méditerranéenne, 34060 Montpellier
(5) INRA, Station de Physiologie de la Reproduction des Mammifères Domestiques, 37380 Nouzilly

RESUME – 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 profitant des progrès faits en matière de cartographie génétique.

Genetics of reproduction in ruminants

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. SANCRISTOBAL-GAUDY (3), J. TEYSSIER (4), J. THIMONIER (4), P. CHEMINEAU (5)
(1) INRA, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, 31326 Castanet-Tolosan

SUMMARY – Reproduction is of prime importance for the profitability of a herd and is a prerequisite of every animal production. The breeding ability during productive life of an animal depends on sexual maturity, fertility and prolificacy the components of which are ovulation and embryo mortality rates. These traits are studied in animal breeding and are variously taken into account in 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 thresholds. Studying the components of prolificacy would allow control. A maximal fertility is always looked for, but its improvement is difficult because depending on numerous factors : sex (female fertility is often the most limiting), technique of reproduction used (natural or artificial) and choice of the breeding period (time between littering and breeding, season). Research on genetics of the breeding traits has to be pursued, including the recent advances in genetic cartography.

INTRODUCTION

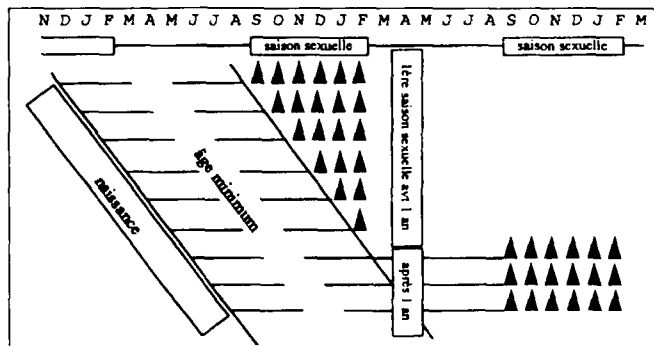
La reproduction est un préalable indispensable à toutes les productions animales, que ce soit pour produire des œufs, faire une lactation, ou mettre bas un jeune (ou une portée) qui sera exploité pour sa viande, sa peau, son potentiel génétique, etc. Les résultats de la reproduction conditionnent donc 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 notamment l'amélioration des conditions alimentaires et sanitaires, soit par l'utilisation de traitements physiologiques spécifiques comme les traitements hormonaux de synchronisation des chaleurs, les traitements à la mélatonine ou les traitements photopériodiques ou 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 des gènes à effets additifs, ou en cherchant à combiner par croisements des effets non additifs.

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 ou chez la femelle (ex : taux d'ovulation), ou 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 femelles accouplées...) : toutefois les aspects femelles de la reproduction sont encore les plus importants.

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, où il est largement tributaire des conditions de milieu et notamment des conditions d'alimentation. Il existe aussi une composante génétique importante. En 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. Récemment, Mialon et al. (1998) obtiennent une héritabilité de l'âge à la première chaleur de 0,24. 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 suivante 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 mise en reproduction dès leur première année.

Figure 1
Représentation schématique de la combinaison des effets âge et mois de naissance sur l'expression de la puberté chez la brebis.



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. Ponctuellement, une reproduction précoce procure des résultats de production plus faibles (poids de naissance et viabilité des produits inférieurs, lactation 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).

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

âge de mesure (année)	5	6	7	8	9+
corrélation	-0,36	-0,31	-0,23	-0,18	-0,20

Il existe donc pour la première reproduction un âge optimum variable selon les systèmes de production. En général, dans les systèmes d'élevages français classiques des 3 espèces, l'amélioration de la précocité sexuelle n'est pas un impératif. Par ailleurs, les caractères de production liés à la croissance sont génétiquement faiblement 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 c'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 où le pourcentage de femelles en oestrus à 15 mois rentre dans le calcul d'un indice fertilité.

2 FERTILITÉ

Du fait de la contribution nécessaire des deux sexes, 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 fécondée 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 femelles accouplées.
- 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.

e) 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. Par contre 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 généralement satisfaisante. Ceci explique sans doute que peu d'études concernent la variabilité génétique de la fertilité naturelle et qu'elle ne fasse partie des objectifs de sélection d'aucune de ces espèces. L'obtention d'une bonne fertilité - élément clé de la rentabilité des élevages et indispensable au bon fonctionnement d'un schéma de sélection - dépend cependant largement de certaines conditions comme l'alimentation et l'état physiologique de la femelle. Theriez (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 notamment 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 and Doney, 1975) ce qui concorde avec les résultats obtenus plus récemment chez les bovins (Mialon *et al.*, 1996). L'influence de l'intervalle entre mise bas et 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 and 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). En 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).

2.2 FERTILITÉ À L'INSÉMINATION ARTIFICIELLE (IA)

En France, l'insémination artificielle est le mode de reproduction prépondérant chez les bovins laitiers, 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 du 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 vêlage, ...) sont toujours très faibles ($h^2 \approx 0,02$) mais il existe une variabilité 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 parce que l'héritabi-

lité de la fertilité est très faible, 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 ($h^2 \approx 0,01$ à $0,02$) et que l'antagonisme génétique avec les critères de production laitière peut être élevé. La différence des écarts types génétiques de ces deux types de caractères, et leur traduction en valeur économique (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 avec la sélection assistée par marqueur. Divers QTL de fertilité, dont un sur le chromosome 16, 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, par contre coup, les résultats d'une insémination faite de façon standardisée 55h 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 55h) a permis d'augmenter très fortement la fertilité (de 25-30% à 60-65%) et de retrouver des résultats semblables aux autres races pour l'insémination cervicale avec semence fraîche (Lemaire, communication personnelle). On sait (Land *et al.*, 1973) 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).

Pour les caprins, cette variabilité entre races est déjà prise en compte. Une étude portant sur les possibilités de simplification des conditions d'insémination (passage de 2 IA à 18h d'intervalle à 1 IA) a en effet conduit à des recommandations différentes pour les races Alpine et Saanen (IA respectivement à 43h et 45h - Corteel *et al.*, 1984).

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-DRb, situé dans la région du Complexe Majeur d'Histocompatibilité, 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 les races ovines et caprines associées à leur latitude d'origine. Les races originaires du nord de l'Europe où les variations annuelles du nycthémer 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 (ex: Île 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 joue sur 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 2). Elles répondent en fait mieux à l'effet bélier et sont donc plus rapidement fécondées.

Tableau 2
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 :	9/07	16/07	24/07	Total
INRA 401	<i>n</i>	120	186	38	344
	TO	2,38	2,24	2,53	2,32
	fert.	35%	83%	100%	
Romanov	<i>n</i>	6	36	51	93
	TO	(3,75)	3,50	3,41	3,41
	fert.	6%	41%	100%	

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 bibliographie (revue de Ricordeau, 1982) sont plutôt moyennes ($h^2 \approx 0,20$), 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.*, 1998). 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 mises bas. A cause de la confusion, voire de l'opposition, entre réponse à l'effet mâle et 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 ($h^2 = 0,09$), a donné des résultats positifs sur la fertilité des adultes mais pas sur celle des agnelles et antenaises (tableau 3).

Tableau 3
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
Sélection	0,15		0,69	0,86
Contrôle		0,24	0,72	0,73

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 nycthémer est caractérisée par sa durée, qui permet aux animaux d'interpréter la longueur du jour, et par son niveau, qui est 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 ($h^2=0,45$), et il a été montré que la variabilité de la sécrétion est liée à une très grande variabilité de poids de la glande pinéale établie 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.

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 abondantes 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 intéressé 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 où 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 des adultes sont bonnes et que l'élimination précoce des jeunes taureaux sur leurs caractéristiques individuelles de producteur 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). En ovin, les répétabilités et héritabilités estimées sur les caractéristiques de chaque éjaculat sont plus faibles (pour le volume : en ovin $r=0,30$ $h^2=0,15$, Duval *et al.*, 1995). Des héritabilités élevées ont également été trouvées en caprins, surtout pour les caractères mesurés avant congélation (Manfredi *et al.* 1998). 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).

Les effets du mâle sur la fertilité des femelles auxquelles il est accouplé sont surtout documentés pour les bovins ou le nombre de données en provenance de centres d'IA est considérable. Les différences entre races sont très importantes : le taux de non retour des taureaux Holstein est plus élevé que celui des taureaux Charolais et Frison français (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 celles des effets élevage ou 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 PROLIQUES

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 ; 188 Finnoise en 1997). Un frein majeur au développement des brebis croisées prolifiques en France est l'obligation d'entretenir plusieurs types génétiques dans le même élevage, ou la nécessité 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 l'INRA-401

(1/2 Romanov ; 1/2 Berrichon du Cher) a démarré en 1969 (Ricoardeau *et al.*, 1992). Quatre générations sans sélection ont été constituées en station avant que la diffusion ne débute en élevage par absorption de mâles INRA-401 sur 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 4), en expansion régulière, est maintenant sélectionnée en ferme pour sa taille de portée, la capacité des mères pour l'allaitement des agneaux et les caractères bouchers.

Tableau 4
Performances moyennes de la race INRA-401
et des 2 races parentales (Elsen *et al.*, 1994)

Race	Nb. femelles contrôlées	prolificité (naturelle)	GMQ 10-30 mâles doubles	GMQ 30-70 mâles doubles
INRA-401	9300	1,93	225 g	316 g
Berrichon	1600	1,41	236 g	322 g
Romanov	2500	2,81	225 g	260 g

3.2 SÉLECTION EN RACE PURE

3.2.1 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 pour une classe modale de 0,05 à 0,10. Néanmoins le coefficient de variation 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 $\pm 0,4$ agneau ($\pm 2,5 \sigma_a$; σ_a =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).

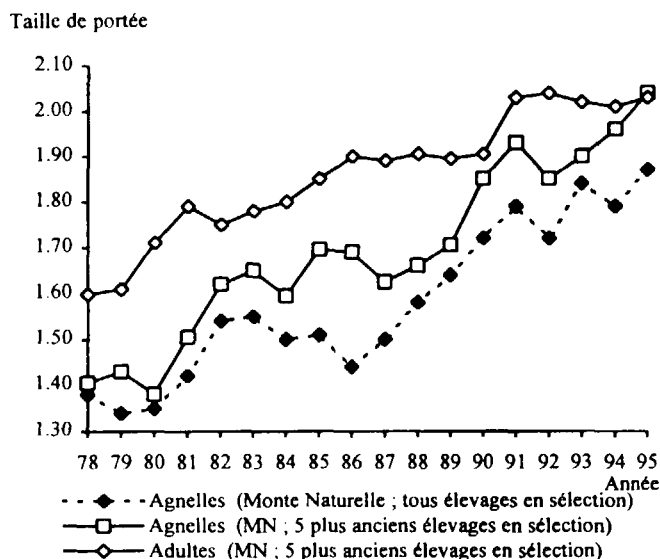
- La faible héritabilité justifie plus qu'ailleurs l'utilisation du modèle animal pour estimer les valeurs génétiques. En effet, toute information supplémentaire apportée par les individus apparentés permet d'accroître substantiellement la précision des estimations. Par ailleurs la prise en compte de l'ensemble des apparentements augmente le degré de connexion entre les différents niveaux des effets, en 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 2 caractères différents (corrélation génétique $r_g=0,4$; Bodin 1979), et doivent être analysées par un modèle multivariable pour estimer les valeurs génétiques de la prolificité naturelle, de la prolificité induite, et de leur synthèse.
- Le caractère discret de l'expression de la taille de portée pose des problèmes statistiques qui pourraient être évités par l'emploi de modèles proposés pour le traitement des données discrètes 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 ; c'est une valeur comparable aux différences entre rangs de mise bas successifs (données IE - INRA ; campagne 97).

3.2.3 Schémas de sélection

De nombreux schémas de sélection en race pure ont été entrepris 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 réalisée. 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 par le modèle animal (0,02 agx/MB/an).

Figure 2 : Evolution de la prolificité moyenne des femelles Lacaune en sélection pour la prolificité



3.2.4 Canalisation

En race Lacaune, l'augmentation de la prolificité moyenne a entraîné l'apparition de mise bas multiples (tableau 5) qui sont supérieures à la taille de portée optimum imposée par l'excessive mortalité et la trop faible croissance des agneaux nés quadruples et plus et les charges économiques supplémentaires que requiert l'élevage de ces agneaux (coût de l'allaitement artificiel notamment).

Tableau 5

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

Races	TP1	TP2	TP3	TP4+	μ	CV
Spaelsau	16,9	73,5	9,6		1,93	0,26
Lacaune	32,2	44,1	22,2	2,0	1,93	0,41

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 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 ; tableau 5) et lorsque

Bradford (1985) compare le poids d'agneaux sevrés par brebis dans 2 troupeaux de prolificité moyenne identique (Spaelsau et Barbados ; $\mu=195$) mais de variabilité différente, il trouve une supériorité de près de 10% pour le troupeau à faible variabilité. 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.*, 1998a). Le modèle considère que le phénotype d'un individu est fonction de 2 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 et d'estimer la composante père de la variance sur la moyenne et sur le logarithme de la variance résiduelle (SanCristobal-Gaudy *et al.*, 1998b). Le tableau 6 montre les distributions des tailles de portée (espérées et observées) des filles de groupes de pères ayant des valeurs identiques pour la moyenne de prolificité.

Tableau 6

Distribution des tailles de portées de mâles Lacaune (voir texte).

père	distrib. espérée				distrib. observée				n	prol.
	1	2	3	4+	1	2	3	4+		
A	0,34	0,52	0,12	0,02	0,25	0,58	0,15	0,02	345	1,94
B	0,43	0,39	0,13	0,05	0,37	0,42	0,19	0,03	195	1,90
C	0,66	0,30	0,04	0,00	0,67	0,31	0,00	0,03	36	1,41
D	0,61	0,36	0,03	0,00	0,52	0,48	0,00	0,00	48	1,48

Cette même analyse montre que l'effet génétique contribue de manière significative à la variabilité de la distribution contrairement à tous les autres effets testés : âge, saison ou élevage.

3.2.5 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 à l'état hétérozygote mais rend stériles les femelles homozygotes porteuses. Les autres gènes (Galway, Toka, Olkaska, Booroola) semblent n'affecter que le taux d'ovulation. 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 à 1,5 ovules entre FF et F+, comme entre F+ et ++ (homozygote non porteuse). 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 (FF) ; seules les femelles hétérozygotes peuvent valablement être 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 ($++ \times ++ \Rightarrow ++$; $FF \times FF \Rightarrow FF$; $++ \times FF \Rightarrow F+$). 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 mis à profit pour typer en routine un grand nombre d'individus à leur naissance avec une très bonne précision. 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 cer-

titude tous les individus sans exiger l'analyse de l'ADN parental.

L'évaluation en station de l'intérêt zootechnique des femelles F+ a été menée en race Mérinos d'Arles (MA) sur 4 années consécutives par comparaison de lots de femelles MA pures, ++, F+, et F1 Romanov × MA. 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 FF. Les filles, toutes F+ 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 gemellité des bovins est souvent jugée pénalisante à cause de la réduction du poids 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 freemartinisme. Cependant, comme en ovin, l'accroissement de la prolificité augmente le poids de veau 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 gemellité voisin de 5 %. Le très faible niveau d'expression associé à une répétabilité aussi très petite ($r \approx 0,05$; 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 and Day, 1986) 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 ($h^2 \approx 0,03$; 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 gémeilaire (dits HPG) a ainsi permis une élévation très appréciable du taux de vêlages gémeilaire 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 ont été obtenus dans le troupeau de sélection de Clay-Center (Nebraska -USA) où le taux de gemellité est passé de 3.4% en 1982 à 28.5% en 1995 (Van Vleck and Gregory, 1996). La détection précoce de gestations gémeilaire 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.*, 1998).

4 TAUX D'OVULATION (TO)

La mesure du taux d'ovulation dans le cadre de l'amélioration génétique de la reproduction a été préconisée pour diverses raisons (Ricoardeau *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 ($h^2 \approx 0,35$ en ovin ; 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.*, 1990). 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 Ricoardeau *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'introgession 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 introgession sont similaires à ceux que l'on pourrait obtenir par sélection polygénique. La comparaison des réponses en taille de portée suite à son introgession dans des races à taux d'ovulation très différents figure au tableau 7.

Tableau 7
Variation de la taille de portée en Mérinos d'Arles et en Romanov suite à l'augmentation du TO par introgession du gène Booroola.

	TO	TP	$\Delta TP/\Delta TO$
Mérinos d'Arles			
++	1,38	1,21	
F+	2,57	2,10	
Différence	1,19	0,89	0,75
Romanov			
++	2,90	2,50	
F+	6,60	3,07	
Différence	3,70	0,57	0,15

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.

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 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 fœtales mais, pour les espèces polytoques, ne permet pas de révéler les pertes partielles. Humblot (1986) et Mialon *et al.* (1993) estiment les pertes embryonnaires voisines de 50% chez les bovins. Humblot *et al.* (1995) rapportent aussi une valeur très élevée en caprin. 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 post-partum (Ricordeau *et al.*, 1986 ; Bodin, 1992), et le stress (Doney *et al.*, 1976). Les sources de variations génétiques 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. En bovin, l'effet du mâle sur la fertilisation des femelles est important (voir § 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 principaux travaux concernant la génétique des caractères de reproduction porteront indubitablement sur la fertilité à l'IA, le désaisonnement, le contrôle de la variabilité des tailles de portée et la mortalité embryonnaire. La découverte de polymorphismes de l'ADN de gènes participant à la reproduction conduira sans doute aussi à des changements de méthode dans l'amélioration génétique.

Baril G., Remy B., Vallet J.C., Beckers J.F., 1992, *Reprod. Dom. Anim.* 27 : 161-168
 Blattman A.N., Gregory K.E., Kirkpatrick B.W., 1996 *Animal Genetics* 27 : 157-162
 Bodin L., 1992 43rd Annual meeting EAAP, Madrid
 Bodin L., 1993 44th Annual meeting EAAP, Aarhus
 Bodin L., Drion P.V., Remy B., Brice G., Cognié Y., Beckers J.F., 1997, *Reprod. Nutr. Dev.* 37 : 651-660
 Bodin L., Elsen J.M., *Anim. Prod.* 48 : 535-541
 Bodin L., 1979, *Ann. Génét. Sél. Anim.* 11(4) : 413-424
 Boichard D., 1988, *INRA Prod. Anim.*, 1 (4) : 245-252
 Boichard D., Barbat A., Briand M., 1998, *Renc. Rech. Ruminants* (soumis)
 Bradford G.E., 1985 in *Genetics of Reproduction in Sheep*, eds RB. Land, DW Robinson, Butterworth 3-18
 Bradford G.E., Lahlou-Kassi A., Berger Y.M., Boujenane I., Derquaoui L., 1989, *Small Ruminant Research*, 2 : 241-252
 Brice G., Cachena J.B., Cognié Y., Roussely M., Salaün J., 1984 9ème J.R.O.C. 134-151
 Brice G., Bodin L., Remy B., Maurel M.C., Beckers J.F., 1995, 2 : 391-394
 Chauvin C., Camous S., Gillard P., Maugrion P., Robert C., Foulley J.L., 1998, *Revue de Médecine Vétérinaire* (soumis)
 Chemineau P., Beltran de Heredia I., Daveau A., Bodin L., 1996 *J. Pineal Res.* 21 : 1-6
 Corteel J.M., Nunes J.F., Dahuron C., Gonzalez C.S., Baril G., Leboeuf B., Boue P., Loysel C., de Montigny G., 1984 9ème J.R.O.C. 152-172
 Darwash A.O., Lamming G.E., Woolliams J.A., 1997 *J. Dairy Sci.*, 80 : 1227-1234
 Delgado J.A., Malpaux B., Chemineau P., 1997, *INRA Prod. Anim.* 10(1) : 33-41
 Doney J.M., Smith W.F., Gunn R.G., 1976 *J. Agric. Sci. Camb.* 87 : 133-136
 Ducrocq V., Humblot P., 1995 *Lives. Prod. Sci.*, 41 : 1-10
 Dufour J.J., 1975, *Can. J. Anim. Sci.* 55 : 487-492
 Duval P., Belloc J.P., Albaret M., Girou P., Barillet F., 1995, *Renc. rech. Ruminants* 2 : 429-434
 Dzabirski V., Notter D.R., 1989, *Anim. Reprod. Sci.* 19 : 99-108
 Edey T.N., 1968, *Proc. Aust. Soc., Anim. Prod.*, 7 : 188
 Elsen J.M., 1979, 5ème J.R.O.C. 35-75
 Elsen J.M., Bodin L., François D., Poivey J.P., Teyssier J., 1994 5th WCGALP 19 : 237-244
 Foulley J.L., Gillard P., Manfredi E.J., 1990, Document INRA
 Gabiña D., 1989, *Livestock Production Science*, 22(1) : 69-85
 Gianola D., Foulley J.F., 1983, *Genet. Sel. Evol.*, 15 : 201-224
 Gonzalez R., Orgeur P., Poindron P., Signoret J.P., 1991, *Reprod. Nutr. Dév.* 31(1) : 97-102
 Gunn R.G., Doney J.M., 1975, *J. Agric. Sci.*, 85 : 465-470

Gunn R.G., Doney J.M., Russel A.J.F., 1969, *J. Agric. Sci.* 73 : 289-294
 Hanocq E., Bodin L., Thimonier J., Teyssier J., Malpaux B., Chemineau P., 1998, 6th WCGALP Armidale, Australie, 11-16 juin, 4p
 Hanrahan J.P., 1980, *Proc. Aust. Soc. An. Prod.* 13 : 405-408
 Hanrahan J.P., 1982, *Proc. 2nd WCGALP V*, 294-309
 Hanrahan J.P., 1987, in : I. Faiez, M. Marai, J.B. Owen (Editors), *New techniques in sheep production*, Butterworths, London, pp. 37-46
 Harrison R.O., Young J.W., Freeman A.E., Ford S.P., 1989 *Anim. Prod.* 49 : 23-28
 Humblot P., 1986, Colloque S.F.E.F. p213-246
 Humblot P., Camous S., Martal J., Charlery J., Jeanguyot N., Thibier M., Sasser R.G., 1988 *J. Reprod. Fert.* 83 : 215-223
 Humblot P., Decoux G., Dhorne T., 1991 *Reprod. Dom. Anim.* 26 : 225-234
 Humblot P., Ducrocq V., Csilla Nemeth, 1993 *Lives. Prod. Sci.*, 35 : 265-281
 Humblot P., Brice G., Chemineau P., Broqua C., 1995, *Renc. rech. Ruminants* 3 : 387-390
 Lajous D., 1987, Thèse Rech. Univ., INP, Toulouse, 75 pp
 Lajous D., Bibé B., Poivey J.P., Bodin L., François D., Brunel J.C., Eychenne F., Weisbecker J.L., 1998, *Renc. Rech. Ruminants* (soumis)
 Lajous D., Ricordeau G., Poivey J.P., Eychenne F., Bibé B., 1990, Documents INRA
 Land R.B., 1971, *J. Reprod. Fert.* 24 : 345-352
 Land R.B., 1973 *Nature* 241 : 208
 Land R.B., Pelletier J., Thimonier J., Mauleon P., 1973, *J. Endocrinol.* 58 : 305-317
 Manfredi E., Foulley J.L., SanCristobal M., Gillard P., 1991, *Genet. Sel. Evol.*, 23 : 421-430
 Manfredi E., Leboeuf B., Bodin L., Boue P., Humblot P., 1998, *Renc. Rech. Ruminants* (soumis)
 Martin L.C., Brinks J.S., Bourdon R.M., Cundiff L.V., 1992, *J. Anim. Sci.* 70 : 4006-4017
 Mialon M.M., Camous S., Renand G., Martal J., Ménessier F., 1993, *Reprod. Nutr. Dev.* 33 : 269-282
 Mialon M.M., Renand G., Krauss D., Ménessier F., 1996, *Renc. Rech. Ruminants* 3 : 175-178
 Mialon M.M., Renand G., Krauss D., Ménessier F., 1998, *Renc. Rech. Ruminants* 5 (soumis)
 Morris C.A., Day A.M., 1990, *Anim. Prod.* 51 : 481-488
 Notter D.R., Al-Shorepy S.A., Vincent J.N., McQuown E.C., 1998, in : 6th WCGALP, Armidale, Australia, 27 : 43-46
 Nugent R.A., Notter D.R., 1990, *J. Anim. Sci.*, 68 : 1513-1519
 Oldham C.M., 1980, *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod.* 13 : 73-86
 Perret G., Brice G., 1995 *Renc. Rech. Ruminants* 2 : 446
 Perret G., Bodin L., Mercadier M., 1992, 43rd Annual meeting EAAP, Madrid
 Poivey J.P. *et al.*, 1990, 41st Annual meeting EAAP, Toulouse
 Ricordeau G., 1982 2nd WCGALP V : 338-348
 Ricordeau G., Bodin L., Tchamitchian L., 1979, *Journées de la recherche Ovine et Caprine*, 296-322
 Ricordeau G., Poivey J.P., Lajous D., Eychenne F., 1986, 3rd WCGALP, XI, 90-95
 Ricordeau G., Tchamitchian L., Eychenne F., Razungles J., 1976 *Ann. Génét. Sél. anim.* 8 : 9-24
 Ricordeau G., Tchamitchian L., Brunel J.C., N'Guyen T.C., François D., 1992, *INRA Prod. Anim.*, hors série *Éléments de génétique quantitative et application aux populations animales*, 255-262.
 Roy F., Maurel M.C., Vaiman D., Crihiu E., Lantier I., Combarrous Y., Guillou S., 1998, *Renc. Rech. Ruminants* (soumis)
 SanCristobal Gaudy M., Elsen J.M., Bodin L., Chevalet C., 1998a, *Genet. Sel. Evol.* 30 (5) : (accepté)
 Tchamitchian L., Ricordeau G., Lefevre C., Desvignes A., 1973, *Ann. Zootech.* 22 : 295-301
 Teyssier J., Elsen J.M., Bodin L., Bosc P., Lefevre C., Thimonier J., 1998, 6th WCGALP 24 : 117-120
 Theriez M., 1984, 9ème J.R.O.C. 294-326
 Torstein S., 1985 in *Genetics of Reproduction in Sheep*, eds RB. Land, DW Robinson, Butterworth, 47-54
 Vacaresse C., Briois M., 1998, *Renc. Rech. Ruminants* (soumis)
 Van Niekerk C.H., 1976, in : Tomes G.J., Robertson D.E., Lightfoot R.J. (éd.), *Sheep breeding*, West Australian Instit. of Technology, 303-314
 Van Vleck L.D., Gregory K.E., 1996, *J. Anim. Sci.* 74 : 522-528
 Williams G. L., 1990 *J. Anim. Sci.* 68 : 831-852
 Wright I.A., Rhind S.M., Whyte T.K., 1992 *Anim. Prod.* 54 : 143-146
 Zarazaga L.A., Malpaux B., Bodin L., Chemineau P., 1998a, *Am. J. Physiol.* 274 : 607-610
 Zarazaga L.A., Malpaux B., Guillaume D., Bodin L., Chemineau P., 1998b, *Am. J. Physiol.* 274 : 1086-1090