



HAL
open science

Taux d'ovulation et survie prénatale chez la truie : aspects génétiques

Jean Pierre Bidanel

► **To cite this version:**

Jean Pierre Bidanel. Taux d'ovulation et survie prénatale chez la truie : aspects génétiques. *Productions Animales*, 1989, 2 (3), pp.159-170. hal-00895864

HAL Id: hal-00895864

<https://hal.science/hal-00895864>

Submitted on 11 May 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.

Taux d'ovulation et survie prénatale chez la truie : aspects génétiques

Peut-on augmenter l'efficacité des méthodes d'amélioration génétique de la prolificité des truies en agissant non plus directement sur la taille de la portée, mais sur ses 2 principales composantes : taux d'ovulation et survie prénatale? A partir d'une synthèse des connaissances actuelles sur le déterminisme génétique des composantes de la prolificité, cet article apporte des éléments de réponse et présente les problèmes pratiques et méthodologiques qu'elle soulève.

Malgré son importance économique, la prolificité des truies n'a que très peu évolué au cours des 15 dernières années. Globalement, l'amélioration apportée par la généralisation du croisement n'a fait que compenser la réduction de la taille de la portée liée à l'avancement de l'âge à la première mise bas et à la diminution de la durée d'allaitement. La sélection sur la prolificité n'a pas, quant à elle, dépassé le stade des réalisations expérimentales. Celles-ci ont permis d'aboutir à des gains notables (entre 1,4

et 1,7 porcelet par portée ; Bolet *et al* 1987, Le Roy *et al* 1987), qui ont cependant nécessité un effort de sélection important et de longue durée (10 à 15 ans). L'efficacité de cette sélection est en effet limitée par le mode d'expression et la faible héritabilité de la prolificité.

Aussi la recherche de méthodes d'amélioration plus efficaces a-t-elle fait l'objet de nombreuses investigations. L'une d'entre elles consiste à agir non plus directement sur la taille de la portée, mais sur les composantes qui caractérisent la série d'événements depuis la maturation des gamètes jusqu'à la naissance de porcelets viables : ovulation, fertilisation, développement embryonnaire. Le taux de fertilisation est très élevé chez le porc (plus de 90 % ; Wrathall 1971) et ne contribue que de façon marginale aux variations de la prolificité des truies. L'ovulation et la survie des embryons constituent donc les principaux facteurs de variation de la taille de la portée à la naissance. Cet article se propose de faire le point des connaissances actuelles sur la variabilité génétique de ces 2 composantes. Les possibilités et l'intérêt de leur utilisation pour l'amélioration de la prolificité des truies sont ensuite discutés à la lumière de cette synthèse.

Résumé

Cet article fait le point des connaissances actuelles sur la variabilité génétique du taux d'ovulation (TO) et de la survie embryonnaire (SE). Les 2 caractères présentent une forte étendue de variation entre races (8 à 10 ovules et 20 à 25 points de pourcentage pour TO et SE respectivement). Les effets d'hétérosis direct sont peu importants (2 à 3 % pour TO ; 1 à 2 % pour SE). Par contre, la survie embryonnaire présente un effet d'hétérosis maternel important (environ 8 %). L'héritabilité du taux d'ovulation est relativement élevée (0,30). Celle de la survie embryonnaire est moins bien connue, mais semble comparable ou légèrement supérieure à celle de la prolificité (environ 0,15). La corrélation génétique entre TO et SE est négative, les liaisons avec la prolificité étant par contre positives. Les quelques estimations disponibles ne permettent malheureusement pas de préciser l'importance de ces relations.

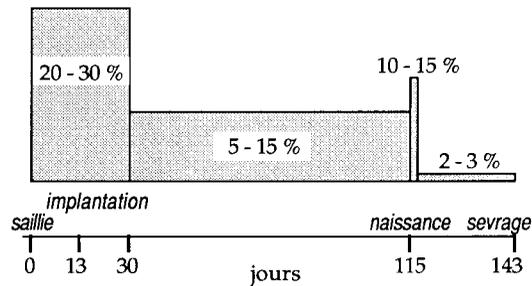
Des liaisons avec le système majeur d'histocompatibilité et la présence de translocations réciproques ont par ailleurs été mises en évidence. D'autres sont suspectées avec le groupe sanguin H et le locus de la transferrine.

Les possibilités d'utilisation de ces composantes pour l'amélioration génétique de la prolificité sont ensuite discutées. Des perspectives semblent exister, mais l'imprécision de nos connaissances sur la variabilité génétique de TO et SE et les problèmes de modélisation de la survie embryonnaire ne permettent pas, pour l'instant, de conclure.

1 / Mesure des composantes de la prolificité

Contrairement à la prolificité, l'ovulation et la survie embryonnaire ne sont pas directement accessibles à l'observateur. Le taux d'ovulation peut certes être mesuré par dénombrement des

Figure 1. Répartition de la mortalité de l'ovulation au sevrage dans l'espèce porcine (d'après Pope et First 1985).



ovules collectés à partir d'un lavage de l'oviducte. Mais cette opération, qui nécessite une intervention chirurgicale et une connaissance précise du moment de l'ovulation, reste lourde, délicate, et tend à sous-estimer le taux d'ovulation : on considère généralement qu'environ 5 % des ovules sont perdus au cours de la collecte. C'est pourquoi lui est le plus souvent préférée une mesure indirecte par dénombrement des corps jaunes sur l'ovaire. Les corps jaunes peuvent être visualisés *in vivo* par les techniques de laparoscopie et de laparotomie ou, après abattage, par l'examen direct et la dissection des ovaires. La laparoscopie (encore appelée endoscopie ou coelioscopie) permet, à l'aide d'un endoscope et d'une tige de manipulation introduits dans la cavité péritonéale, de visualiser facilement et de façon peu traumatique les ovaires. Elle nécessite cependant une anesthésie générale de la truie. La laparotomie, qui consiste à ouvrir la cavité abdominale de façon à observer directement les ovaires, est une opération nettement plus conséquente.

Deux sources d'erreurs peuvent affecter la fiabilité de ces méthodes indirectes. La première est l'absence de correspondance entre les nombres de corps jaunes et d'ovules pondus. Elle peut être due à la présence de corps jaunes « accessoires » formés en cours de gestation à partir de follicules non rompus ou au contraire à l'existence de follicules « polyovulatoires » et/ou d'ovules « polyembryonnaires ». Le caractère exceptionnel des corps jaunes « accessoires » et plus globalement la constance du nombre de corps jaunes tout au long de la gestation sont bien établis chez la truie (Longenecker *et al* 1968, Cooper et Scofield 1969). Par contre, la fréquence des follicules « polyovulatoires » et des ovules « polyembryonnaires » reste mal connue. Les quelques résultats disponibles, malheureusement obtenus sur des échantillons de taille limitée, penchent toutefois en faveur de la rareté de ces 2 phénomènes (Perry 1961, Cooper et Scofield 1969).

La seconde source d'erreurs est liée à la précision de la technique du dénombrement des corps jaunes. La dissection complète des ovaires assure un dénombrement correct et constitue à cet égard la méthode de référence. L'examen visuel direct de l'ovaire (après abattage ou laparotomie) assure également un bon comptage des corps jaunes apparents, mais ne

permet pas de détecter certaines formations « enfouies » dans les amas de corps jaunes ; il tend de ce fait à sous-estimer légèrement le taux d'ovulation. Ce même défaut se retrouve dans la technique d'endoscopie, qui conduit par ailleurs à des erreurs de dénombrement plus fréquentes. Ces erreurs restent cependant de faible importance pour un observateur expérimenté (Locatelli 1971).

La survie embryonnaire est estimée par la différence (ou le ratio) du nombre d'embryons à un stade donné de la gestation au taux d'ovulation estimé à partir des méthodes indirectes décrites ci-dessus. Le dénombrement des embryons peut être réalisé après abattage des femelles ou *in vivo* après collecte au cours des premiers jours de gestation, par laparotomie au cours de la période post-implantatoire ou à la naissance. La quantité estimée diffère selon le stade auquel est réalisée la mesure, car les pertes embryonnaires sont susceptibles de se produire tout au long de la gestation (figure 1). La part de mortalité la plus importante se situe au cours du mois suivant la saillie mais la mortalité tardive (après 60 jours) est parfois loin d'être négligeable (Etienne *et al* 1983).

La fiabilité de la mesure de la survie embryonnaire dépend bien entendu de celles du dénombrement des ovules et des embryons, mais également d'une confusion possible entre une non-fertilisation de certains ovules et une mortalité précoce des embryons. Cette confusion peut conduire à une surestimation (en cas de fertilisation incomplète) ou à une sous-estimation (en cas de mortalité embryonnaire totale en début de gestation, la longueur du cycle n'étant pas affectée) de la mortalité embryonnaire. Cependant, l'erreur ainsi commise est en général de faible importance, car la non-fertilisation et la mortalité embryonnaire totale sont des phénomènes peu fréquents dans des conditions normales de saillie ou d'insémination (Bolet 1986). Le dénombrement des embryons ne pose de problème qu'au cours des premiers stades de la gestation (perte d'embryons lors de la collecte).

L'étude des composantes de la taille de la portée nécessite également de préciser et de contrôler les principaux facteurs de variation du milieu. L'ovulation et la survie embryonnaire varient fortement avec l'âge physiologique (numéro d'oestrus et numéro de portée) ou chronologique des femelles, l'alimentation et les conditions de milieu (température, éclairage, état sanitaire). Par contre, l'effet intrinsèque (indépendant des variations liées à l'âge) du poids corporel semble limité : voir les revues récentes de Christenson (1986) et Dyck (1988).

2 / Facteurs génétiques identifiables

Deux groupes de facteurs génétiques identifiables peuvent affecter, directement ou indirectement, la prolificité des truies (Bolet 1986) : les anomalies chromosomiques d'une part, les gènes à effets visibles (gènes majeurs et "marqueurs") d'autre part.

2.1 / Anomalies chromosomiques

Parmi les différents types d'anomalies chromosomiques mises en évidence dans l'espèce porcine (voir Fechtmeier 1981) les translocations (transfert ou échange de matériel chromosomique entre chromosomes) sont les plus fréquentes. Les translocations robertsoniennes (fusions centriques), présentes à des fréquences élevées dans certaines populations de porcs sauvages, ne semblent pas affecter les performances de reproduction (Mc Fee et Banner 1969). Des fusions centriques sont occasionnellement observées dans les populations de porcs domestiques, mais sans maintien d'un polymorphisme. Par contre, les translocations réciproques (échange mutuel de portions de chromosomes) sont à l'origine de réductions importantes de la prolificité : de 5 à 100 % selon la revue récente de Popescu et Legault (1988), qui recense 22 translocations réciproques différentes. Cette réduction provient d'une diminution du taux de survie embryonnaire, le taux d'ovulation des femelles transloquées étant normal. Cette diminution est provoquée par la formation de gamètes à caryotype déséquilibré (manque ou excès de matériel chromosomique). La fécondation est normale, mais produit des embryons non viables qui sont éliminés avant ou pendant l'implantation (Popescu et Legault 1988).

2.2 / Gènes à effets visibles

Trois gènes ou groupes de gènes à effets visibles sont à l'heure actuelle connus pour leurs relations avec la prolificité des truies : le système de groupe sanguin H, le système majeur d'histocompatibilité (SLA) et le système de la transferrine. Un quatrième gène, celui de la sensibilité à l'halothane (Hal^s) peut être ajouté à cette liste, bien que son influence sur la taille de la portée soit controversée (Sellier *et al* 1987). Les liaisons entre ces gènes et l'ovulation et la survie embryonnaire sont malheureusement mal connues, seuls le SLA et le gène Hal^s ayant fait l'objet d'investigations précises. Des travaux menés à l'INRA sur des animaux de race Large White et aux USA sur des lignées de porcs "miniatures" ont permis de mettre en évidence un effet significatif de certains haplotypes du SLA sur le taux d'ovulation (Renard, données non publiées, Conley *et al* 1988), ainsi qu'un effet défavorable de l'haplotype "H02" sur la survie embryonnaire (Renard 1988). A l'inverse, Simpson *et al* (1986) ne mettent en évidence aucune différence significative de taux d'ovulation ni de survie des embryons à 30 jours de gestation entre truies sensibles et non sensibles à l'halothane. Une liaison positive semble par ailleurs exister de façon assez générale entre le niveau d'hétérozygotie de la portée à ces différents locus et la prolificité (Rasmusen et Hagen 1973, Schworer et Morel 1984, Renard *et al* 1985, Valenta *et al* 1986). L'origine de cette liaison reste mal connue, mais peut vraisemblablement s'expliquer par une meilleure survie des embryons hétérozygotes à des locus donnés ou à des interactions immunologiques entre les génotypes de la mère et des embryons pendant la gestation (Bolet 1986).

3 / Variabilité entre races

Les comparaisons de races sont le plus souvent réalisées à âge physiologique constant. En pratique, les âges physiologiques et chronologiques diffèrent peu entre les diverses races étudiées, à la notable exception des races chinoises, beaucoup plus précoces sexuellement que les races européennes et nord-américaines (3 mois contre 6 à 7 mois - Legault et Caritez 1983).

3.1 / Différences entre races

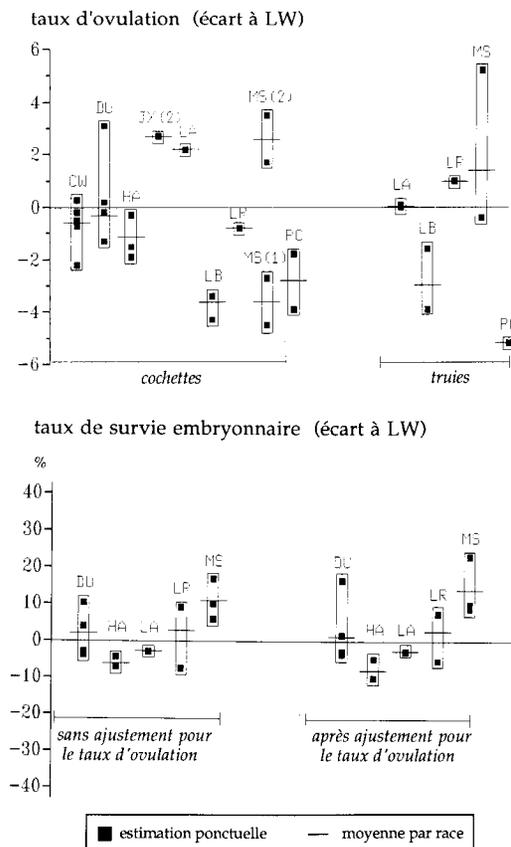
Les différences de taux d'ovulation et de survie embryonnaire entre races, exprimées en écart au Large White (ou au Yorkshire pour les comparaisons nord-américaines) sont représentées sur la figure 2. Les variations du taux d'ovulation sont extrêmement importantes (8 à 10 ovules d'écart) et beaucoup mieux connues chez la cochette au cours des premiers cycles suivant la puberté que chez la truie adulte. Néanmoins, les principales races utilisées à

Les taux d'ovulation et de survie embryonnaire sont très variables selon les races : l'écart entre extrêmes atteint 8-10 ovules et 20 à 25 points de taux de survie.

Figure 2. Taux d'ovulation et survie embryonnaire : différences entre races (exprimées en écart à la race Large White ou Yorkshire).

(Taux d'ovulation : 19 références ; taux de survie embryonnaire : 9 références).

CW : Chester White, JX : Jixing, LR : Landrace, MS : Meishan, YO : Yorkshire, DU : Duroc, LA : Lacombe, LW : Large White, PC : Poland China, HA : Hampshire, LB : Large Black
(1) au même âge physiologique, (2) au même âge chronologique.



l'heure actuelle comme type génétique maternel (Large White ou Yorkshire, Landrace, Chester White, Duroc) ont des taux d'ovulation assez comparables (14 à 16 ovules) avec, semble-t-il, une légère supériorité du Large White (Yorkshire) sur les autres races. Ces races sont nettement supérieures aux races paternelles spécialisées (Hampshire, mais également Piétrain et Landrace Belge, non mentionnées sur la figure 2) et aux races Large Black et Poland China. La race chinoise Meishan présente certaines particularités : le taux d'ovulation des cochettes est faible au cours des premiers cycles suivant la puberté, mais augmente par la suite pour se situer à un niveau supérieur aux meilleures races européennes à même âge chronologique. Les performances des truies Meishan adultes sont moins bien établies : comparables à celles du Large White d'après Bolet *et al* (1986), elles lui sont nettement supérieures selon une série de résultats récents (Bidanel *et al* données non publiées ; Martinat-Botté, communication personnelle).

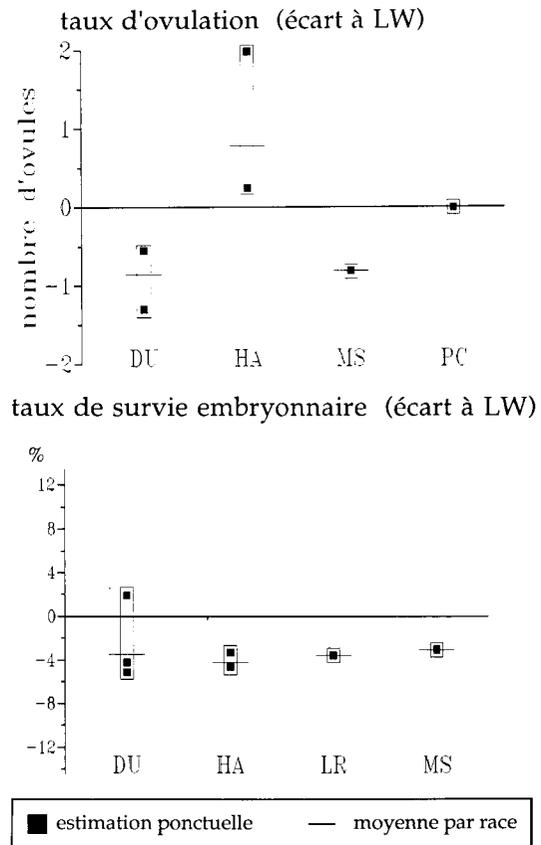
Les différences de taux de survie embryonnaire sont le plus souvent mesurées vers 30 jours de gestation. Elles sont moins marquées (environ 2 écart-types phénotypiques entre valeurs extrêmes), ceci qu'elles soient ou non corrigées pour le taux d'ovulation. Les femelles Meishan présentent une très nette supériorité sur l'ensemble des autres races. Parmi celles-ci, les femelles Duroc, Landrace et Large White ont des performances assez semblables (avec cependant un léger désavantage des truies



Figure 3. Taux d'ovulation et survie embryonnaire : différences d'effets maternels entre races (exprimées en écart à la race Large White ou Yorkshire)

(taux d'ovulation : 5 références ; taux de survie embryonnaire : 4 références).

DU : Duroc, HA : Hampshire, LR : Landrace, MS : Meishan, PC : Poland China.



Large White) et nettement supérieures aux races Lacombe et surtout Hampshire. Il n'existe pas, pour l'instant, de comparaison entre races sur le plan de la mortalité embryonnaire tardive mais, compte tenu des prolificités respectives de ces races, on peut raisonnablement penser que les différences sont peu marquées.

Quelques études ont essayé de dissocier les parts respectives des effets directs et maternels dans cette variabilité. Les effets directs (liés aux gènes de la femelle) jouent un rôle prépondérant sur le taux d'ovulation. Néanmoins, plusieurs auteurs (voir la revue de Robison 1972) indiquent des différences d'effets maternels significatives, les écarts entre croisements réciproques pouvant atteindre 2 ovules (figure 3). L'origine des variations de la survie prénatale est beaucoup plus mal connue. Les quelques résultats disponibles vont dans le sens d'un effet maternel (lié aux gènes de la truie) favorable des truies Large White (ou Yorkshire) sur leurs homologues Duroc, Hampshire, Landrace et Meishan (figure 3) et au contraire d'un effet direct (lié aux gènes des embryons) positif des races Duroc et Meishan et très négatif de la race Hampshire (Short *et al* 1963, Young *et al* 1976,

Bidanel et Caritez, données non publiées). Ces estimations restent malheureusement peu précises et non significatives et ne permettent pas de juger de l'importance relative des 2 types d'effets.

3.2 / Effets d'hétérosis

Souvent considéré comme un caractère purement additif (voir par exemple Hughes et Varley 1980 ou Johnson 1981), le taux d'ovulation présente en fait un effet d'hétérosis non négligeable, de l'ordre de 0,3 à 0,5 ovule (figure 4a). Cet effet ne peut s'expliquer par la plus grande précocité sexuelle des truies croisées, car la plupart des estimations sont faites à même âge physiologique. Les moyennes d'effet d'hétérosis par race ne sont pas rigoureusement comparables, dans la mesure où tous les croisements possibles n'ont pas encore été réalisés. Elles semblent cependant assez homogènes, sauf pour la race Hampshire, qui présente une mauvaise aptitude à la combinaison, et la race Meishan, les truies croisées Large White x Meishan adultes étant à créditer d'une valeur d'hétérosis exceptionnellement élevée ($2,1 \pm 0,9$ ovules : Bidanel et Caritez, données non publiées).

Les truies croisées présentent également une meilleure aptitude à assurer la survie de leurs embryons que les truies de race pure, comme en témoignent les valeurs élevées d'hétérosis maternel généralement observées sur la viabilité embryonnaire (figure 4b). Ces valeurs sous-estiment légèrement la supériorité des femelles croisées, du fait de l'existence d'un effet d'hétérosis sur le taux d'ovulation. Cette sous-estimation reste toutefois de faible importance, sauf dans le cas des femelles Large White x Meishan adultes, pour lesquelles la valeur obtenue (2,1 points de pourcentage - Bidanel et Caritez, données non publiées) est probablement sous-estimée de 3 à 4 points.

A l'inverse, les embryons croisés ne semblent pas bénéficier d'une meilleure survie à 30-40 jours de gestation que ceux de race pure (figure 4c). Même si une certaine prudence s'impose compte tenu du faible nombre d'estimations disponibles, ce résultat amène à supposer une meilleure viabilité des embryons croisés en fin de gestation pour expliquer l'effet d'hétérosis direct positif sur la taille de la portée (0,2 à 0,3 porcelet/portée - Sellier 1976, Bidanel 1988). Malheureusement, aucune donnée expérimentale ne permet à l'heure actuelle de vérifier cette hypothèse.

4 / Variabilité intra-race

4.1 / Variabilité phénotypique

La variabilité phénotypique du taux d'ovulation est assez similaire à celle de la taille de la portée (écart-type = 2,2 à 3 ovules - tableau 1), avec une distribution qui peut être considérée comme normale (figure 5a). Par contre, la distribution du taux de survie prénatale s'écarte nettement de la normalité, avec une dissymétrie marquée due à un étalement des faibles valeurs de survie (figure 5b).

Plusieurs auteurs ont mis en évidence une non-linéarité de la liaison entre ces 2 variables (voir par exemple Legault et Graund 1981, Blichfeldt et Almlid 1982). Toutefois, cette absence de linéarité est essentiellement due aux valeurs extrêmes du taux d'ovulation (figure 5c). Pour les faibles taux d'ovulation, certaines femelles présentent une mortalité embryonnaire importante, qui correspond probablement à des mécanismes physiologiques particuliers (taux insuffisant de progestérogène,...?). Pour les valeurs élevées du taux d'ovulation (To) obtenues par superovulation ou, indirectement, par hémihystérectomie (rapporté à la corne utérine restante, le nombre d'ovules est pratiquement doublé - voir Johnson *et al* 1985), le nombre d'embryons est pratiquement indépendant de To (Christenson *et al*

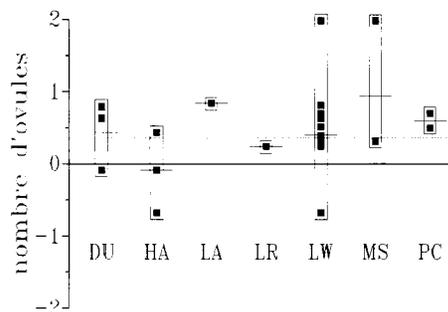
Figure 4. Taux d'ovulation et survie embryonnaire : effets d'hétérosis.

(Synthèse de résultats bibliographiques).

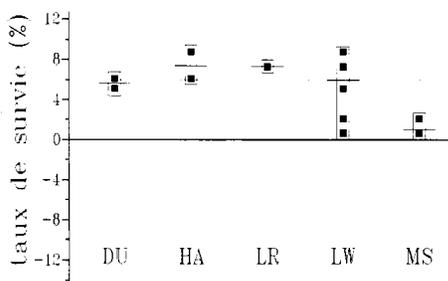
Chaque estimation est représentée par 2 points (un pour chaque race).

DU : Duroc, LA : Lacombe, LW : Large White (ou Yorkshire), MS : Meishan, HA : Hampshire, LR : Landrace, PC : Poland China.

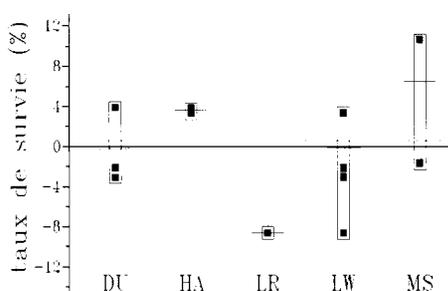
a) Hétérosis direct - taux d'ovulation



b) Hétérosis maternel - survie embryonnaire



c) Hétérosis direct - survie embryonnaire



■ estimation ponctuelle — moyenne par race

Les effets d'hétérosis direct sont en moyenne peu importants. En revanche, le taux de survie présente un effet d'hétérosis maternel favorable : les truies croisées ont une meilleure aptitude à assurer la survie de leurs embryons.

Tableau 1. Variabilité phénotypique et génétique des taux d'ovulation et de survie prénatale.

Référence	Type génétique	Effectif	Ecart-type phénotypique	Héritabilité ($h^2 \pm e.t.$)
A - Taux d'ovulation				
Lasley (1957)	-	87	-	0,1
Young <i>et al</i> (1977)	Divers	531	2,33	$0,21 \pm 0,10$
Young <i>et al</i> (1978)	Composite	2095	2,2	$0,59 \pm 0,12$
Cunningham <i>et al</i> (1979)	Composite	-	-	$0,42 \pm 0,06$
Legault et Gruand (1981)	LW, LR	1033	2,62	$0,28 \pm 0,09$
Johnson <i>et al</i> (1984)	Composite	-	2,6	0,45
Neal et Johnson (1987)	Composite	581	2,92	$0,12 \pm 0,08$
Bolet <i>et al</i> (1989) (2 méthodes d'estimation)	LW	398	2,8	$0,29 \pm 0,21$ $0,21 \pm 0,12$
Valeur moyenne	-	-	2,5	0,32
B - Survie prénatale				
Young <i>et al</i> (1977)	Divers	531	0,18	$- 0,22 \pm 0,18$
Otmesguine (1984)	LW et LR	1806	-	$0,18 \pm 0,09$
Johnson <i>et al</i>	Composite	-	0,19	0,15
Neal et Johnson (1987)	Composite	581	0,18	$0,23 \pm 0,10$
Valeur moyenne	-	-	0,18	0,15

(1) LR : Landrace LW : Large White Composite : lignée composite.
Divers : mélange de types génétiques.

1987). Le taux de survie embryonnaire varie alors proportionnellement à la fonction $1/T_0$ et présente donc une certaine curvilinearité. Quoiqu'il en soit, ces 2 phénomènes correspondent à des situations très particulières. Pour les valeurs usuelles de taux d'ovulation (10 - 30 ovules), la liaison taux d'ovulation - survie embryonnaire peut raisonnablement être considérée comme linéaire. Cette liaison est moyennement négative (figure 5c), mais avec, semble-t-il, des variations liées au stade de gestation d'une part (Wrathall 1971), à la race d'autre part (Davis *et al* 1987).

Les liaisons entre ces 2 variables et la prolificité des truies sont positives, mais fortement curvilineaires (Swierstra et Dyck 1976, Legault et Gruand 1981, Blichfeldt et Almlid 1982). Cette absence de linéarité explique vraisemblablement en partie les variations importantes entre estimations de corrélations phénotypiques : de 0,06 à 0,57 pour la liaison taux d'ovulation - prolificité ; de 0,55 à 0,82 pour la liaison survie prénatale-prolificité.

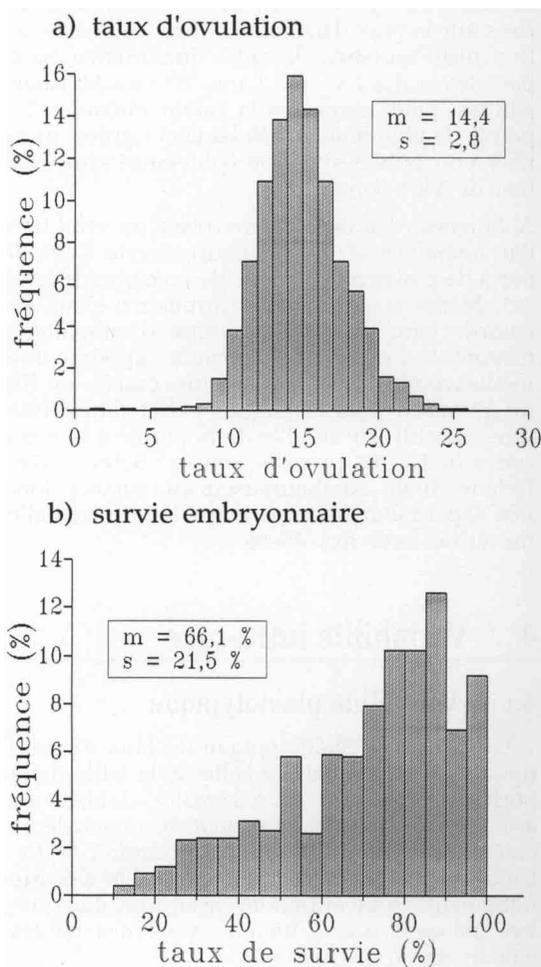
4.2 / Héritabilités

Le taux d'ovulation présente une héritabilité moyenne (environ 0,30 - tableau 1), qui permet d'envisager d'importantes possibilités d'amélioration par sélection. Ces possibilités ont été confirmées dans une expérience de sélection sur le taux d'ovulation réalisée à l'Université du Nebraska (USA.). La réponse directe atteint 3,71 corps jaunes après 9 générations de sélection, correspondant à une héritabilité réalisée de $0,42 \pm 0,06$ (Cunningham *et al* 1979).

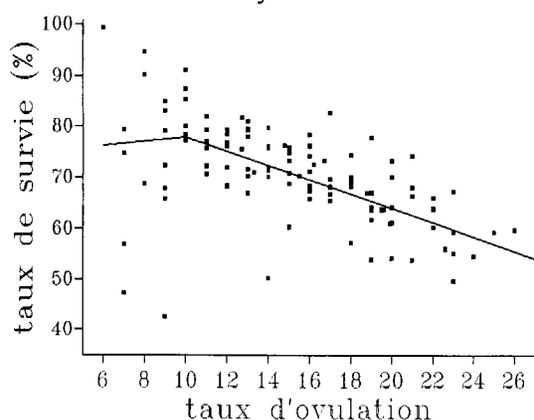
L'héritabilité de la survie prénatale, nettement moins bien connue, semble plus faible (tableau 1). Elle n'en est pas pour autant négligeable, puisque la valeur moyenne du tableau 1 est supérieure aux valeurs généralement obtenues.

L'héritabilité du taux d'ovulation est assez élevée (0,30). Celle de la survie embryonnaire est plus faible mais loin d'être négligeable.

Figure 5. Variabilité phénotypique du taux d'ovulation et de la survie embryonnaire
A, B : Bidanel *et al*, données non publiées
C : Synthèse de résultats bibliographiques (11 références)



c) Relation entre taux d'ovulation et survie embryonnaire



nues pour la taille de la portée à la naissance (0,15 contre 0,10). Les possibilités de sélection sur ce caractère n'ont malheureusement jusqu'à présent fait l'objet d'aucune évaluation expérimentale. Elles ont par contre été démontrées avec succès chez la souris, avec une réponse de 13 % au bout de 16 générations de sélection (Bradford *et al* 1980).

4.3 / Corrélations génétiques

Les estimations de corrélations génétiques entre le taux d'ovulation, la survie embryonnaire et la taille de la portée sont regroupées dans le tableau 2. Les corrélations avec la précocité sexuelle et différents caractères de production figurent dans le tableau 3. Ces différentes liaisons sont dans leur ensemble très mal connues et le seul élément de certitude concerne, dans le meilleur des cas, le signe de la corrélation. Ainsi, le taux d'ovulation et la survie embryonnaire apparaissent défavorablement liés, mais sans que les rares estimations disponibles permettent d'avoir d'idée précise sur l'importance réelle de la liaison. Les relations entre ces 2 variables et la prolificité des truies semblent au contraire plutôt positives au vu des estimations du tableau 2. Ces résultats ont été confirmés dans le cas du taux d'ovulation par les réponses corrélatives favorables obtenues sur ce caractère après sélection sur la prolificité (Bolet *et al* 1986, Bolet *et al* 1989) ou réciproquement celles obtenues sur la taille de la portée après sélection sur le taux d'ovulation (Johnson *et al* 1984). Les résultats obtenus sur la survie prénatale dans ces mêmes expériences sont moins nets et ne permettent pas de conclure quant au signe de la corrélation.

Tableau 2. Estimations des corrélations phénotypiques et génétiques entre le taux d'ovulation, la survie prénatale et la taille de la portée.

Référence	Race (1)	Effectif	Stade de gestation	Corrélations (2)		
				(TO,SE)	(TO,TP)	(SE,TP)
A - Corrélations phénotypiques						
Wrathall (1971) (3)	Divers	-	25-40 jours	- 0,17	-	-
			50-80 jours	- 0,23	-	-
			80-115 jours	- 0,37	-	-
Swierstra et Dyck (1976)	YO	177	25 jours	- 0,24	-	-
Young <i>et al</i> (1977)	Divers	531	30 jours	- 0,26	0,41	0,75
Young <i>et al</i> (1978)	Composite	2095	30 jours	-	0,06	-
Blichfeldt et Almlid (1982)	LR	306	30 jours	- 0,11	0,41	-
Johnson <i>et al</i> (1984)	Composite	-	naissance	- 0,42	0,31	0,73
King et Williams (1984)	LW, LR, CR	318	naissance	- 0,36	0,37	-
Neal et Johnson (1986)	Composite	429	50 jours	- 0,34	-	-
Davis <i>et al</i> (1987)	DU	134	35 jours	- 0,11	0,57	0,72
	YO	71	-	- 0,58	0,21	0,55
Bolet <i>et al</i> (1989)	LW	-	30 jours	-	0,52	-
Bidanel <i>et al</i> (non publié)	LW, LR, CR	1172	30 jours	- 0,20	0,34	0,82
Valeur moyenne				- 0,25	0,29	0,76
B - Corrélations génétiques						
Young <i>et al</i> (1978)	Composite	2095	30 jours	-	- 0,01 ± 0,46	-
Cunningham <i>et al</i> (1979)	Composite	781	naissance	-	0,07	-
Johnson <i>et al</i> (1984)	Composite	-	sevrage	-	0,24	-
			naissance	- 0,75	-	-
Otmesguine (1984)	LW, LR, CR	1806	30 jours	- 0,17	0,59 ± 0,40	-
Neal et Johnson (1987)	Composite	581	50 jours	- 0,39 ± 0,33	0,21 ± 0,42	0,83 ± 0,13
			naissance	- 0,30 ± 0,53	0,03 ± 0,44	0,18 ± 0,31
Bolet <i>et al</i> (1989)	LW	-	-	-	0,65 ± 0,38	-
Valeur moyenne				- 0,40	0,28	0,73

(1) DU : Duroc LR : Landrace LW : Large White YO : Yorkshire CR : Croisés.

Composite : lignée composite Divers : mélange de types génétiques

(2) TO : Taux d'ovulation SE : Survie embryonnaire TP : Taille de la portée

(3) Corrélations estimées à partir de coefficients de régression et des écarts-types phénotypiques du tableau 1.

Tableau 3. *Corrélations génétiques entre le taux d'ovulation, la survie embryonnaire et différents caractères de production et de reproduction.*

Référence (2)	Taux d'ovulation et (1)								Survie embryonnaire et (1)			
	PN	PS	GMQ _e	ELD	%J+L	SLD	AP	PP	GMQ _e	ELD	AP	PP
England <i>et al</i> 1977 (3)				0,52	-0,52	-0,26						
Newton <i>et al</i> 1977 (3)			-0,13	0,09			-0,04	-0,06				
Young <i>et al</i> 1977	0,42	> 1	0,79				< - 1		-		+	
Young <i>et al</i> 1978	-0,52	-0,49	0,08	-0,09			-0,10	-0,15				
Otmesguine 1984			0,40	0,36			-0,27	0,26	-0,17	< - 1	-0,09	-0,31

(1) PN : Poids à la naissance PS : Poids au sevrage GMQ_e : Gain moyen quotidien en engraissement

ELD : Epaisseur de lard dorsal %J+L : Pourcentage (jambon+ longe) dans la carcasse SLD : Surface du long dorsal

AP : Age à la puberté PP : Poids à la puberté.

(2) Les paramètres sont de façon générale estimés à partir de données mesurées dans plusieurs types génétiques. Le taux d'ovulation est mesuré chez des cochettes au 1^{er} oestrus dans Otmesguine (1984), au 2^e oestrus dans les autres cas.

(3) Corrélations génétiques réalisées.

Il est également difficile de conclure quant au sens des liaisons entre ces composantes et la précocité sexuelle ou les caractères de production. La vitesse de croissance apparaît positivement liée au taux d'ovulation au vu des corrélations estimées à partir des relations entre apparentés. Aucune réponse corrélative sur le gain moyen quotidien n'est toutefois observée dans la lignée sélectionnée au Nebraska sur le taux d'ovulation (Newton *et al* 1977). Par contre, une tendance défavorable est mise en évidence pour les caractères de composition corporelle, mais sans que les réponses corrélatives soient significatives (England *et al* 1977). Une liaison légèrement défavorable semble également exister entre le taux d'ovulation et l'âge ou le poids à la puberté mais, là encore, les valeurs obtenues sont non significatives et aucune réponse corrélative à la sélection n'est observée dans la lignée du Nebraska.

Les seules valeurs disponibles dans le cas de la survie embryonnaire sont toutes non significatives et permettent uniquement de conclure à l'absence de liaison marquée avec les caractères de production.

4.4 / Effets de la consanguinité

Les taux d'ovulation et de survie embryonnaire sont tous deux défavorablement affectés par la consanguinité. Le taux d'ovulation présente une réduction de 0,6 à 1,7 ovule selon les études pour un accroissement de 10 % du taux de consanguinité Tc (Hughes et Varley 1980). Il ne semble pas exister à l'heure actuelle d'estimation directe des effets de la consanguinité sur la survie embryonnaire. Les valeurs obtenues pour la taille de la portée à la naissance permettent néanmoins de se faire une idée assez précise des effets de la consanguinité de la portée : -0,13 porcelet pour une augmentation de 10 % de Tc selon la revue de Hill et Webb (1982). Il est par contre difficile de quantifier avec précision les parts respectives du taux d'ovulation et de la survie embryonnaire dans l'effet de la consanguinité des truies sur la prolificité (- 0,23 porcelet né pour un accroissement de 10 % de Tc : Hill et Webb 1982).

5 / Perspectives d'utilisation pour l'amélioration de la prolificité des truies

5.1 / Des possibilités apparemment intéressantes

La modification par les techniques de la génétique quantitative du taux d'ovulation et de la survie embryonnaire peut-elle s'avérer intéressante pour l'amélioration de la prolificité des truies ? En d'autres termes, la connaissance de ces composantes est-elle susceptible d'accroître l'efficacité des méthodes d'amélioration génétique de la taille de la portée ? Compte tenu des incertitudes qui subsistent quant à la variabilité génétique de ces composantes, notamment intra-race, il apparaît à l'heure actuelle difficile d'apporter une réponse définitive à ces interrogations. Au vu des résultats de cette synthèse bibliographique, quelques perspectives semblent néanmoins exister et méritent d'être approfondies.

L'existence de liaisons entre des marqueurs génétiques (notamment ceux mis en évidence par les nouvelles techniques de biologie moléculaire - RFLP, régions hypervariables,...) peut permettre d'améliorer l'efficacité des méthodes de sélection (sélection assistée par marqueur - voir Smith et Simpson 1986, Soller et Beckmann 1988 ou Ollivier 1989). Parmi les applications envisageables, la possibilité d'identifier précocement des génotypes favorables dans les 2 sexes présente un intérêt certain pour les caractères de reproduction femelle. Une des principales difficultés de ces méthodes réside dans la détection de telles liaisons. Sur ce plan, une étude précise des différentes composantes de la prolificité (ovulation, survie embryonnaire, paramètres hormonaux et utérins,...) devrait permettre d'augmenter l'efficacité d'un dispositif de détection de ces liaisons. Une fois celles-ci identifiées et caractérisées, l'intérêt de poursuivre à grande échelle la mesure de ces composantes est moindre, un simple examen du caractère à améliorer (la prolificité dans le cas présent) permettant dans

Il existe une corrélation génétique défavorable entre les taux d'ovulation et de survie embryonnaire. Par contre, les liaisons avec la taille de la portée sont positives. Mais les estimations disponibles ne permettent pas de préciser l'importance de ces relations.

une large mesure de vérifier et contrôler l'efficacité de la sélection. Un contrôle régulier du maintien des associations favorables marqueur-caractère reste certes nécessaire, mais ne concernera que des échantillons d'animaux de taille limitée. La connaissance de ces liaisons peut également être utilisée dans certains cas pour planifier des accouplements, en associant par exemple des haplotypes liés à un fort taux d'ovulation à d'autres liés à une survie embryonnaire élevée. Mais, ici encore, la mesure des composantes de la prolificité concerne essentiellement la phase de détection et de caractérisation de la liaison.

Entre races, la connaissance des composantes de la prolificité ne semble pas d'un intérêt majeur pour l'optimisation des plans de croisement, tout au moins à court terme. Par contre, à plus long terme, le croisement de 2 races ou lignées sélectionnées l'une sur le taux d'ovulation, l'autre sur la survie embryonnaire, peut constituer une alternative à une sélection sur la prolificité dans les 2 races (tableau 4). L'intérêt de la méthode provient notamment des possibilités de sélection individuelle des jeunes femelles sur le taux d'ovulation. Cependant, si la survie embryonnaire est mesurée à la mise bas (cas 2 - la capacité de mise bas étant une contrainte pratique très importante), le gain obtenu par rapport à une sélection directe sur la prolificité (cas 1) est faible. La méthode devient plus intéressante si l'on contrôle les jeunes femelles en cours de gestation par laparotomie. Un gain d'environ 25 % par rapport à une sélection sur la prolificité peut alors théoriquement être envisagé (cas 3).

Une autre possibilité, proposée par Johnson *et al* (1984), consiste à sélectionner les femelles sur un indice pondérant de façon optimale le taux d'ovulation et le taux de survie embryonnaire. Des gains très importants sont alors théoriquement envisageables, notamment lorsque la survie embryonnaire est mesurée sur les jeunes femelles en cours de gestation (cas 4).

5.2 / ... mais de nombreux problèmes subsistent

Les perspectives optimistes présentées ci-dessus appellent un certain nombre de commentaires et de critiques. La solution potentiellement la plus intéressante dans un avenir proche reste, dans l'état actuel de nos connaissances, l'application aux composantes de la prolificité des méthodes classiques de sélection. Malheureusement, l'intérêt de ce type d'approche dépend fortement des paramètres génétiques de ces composantes, notamment des valeurs, encore très mal connues, de la corrélation génétique entre les taux d'ovulation et de survie embryonnaire. Une étude de la sensibilité des résultats aux variations de ce paramètre indique en effet clairement qu'une sélection sur les composantes de la prolificité ne présente un avantage sur une sélection directe sur la taille de la portée que si la liaison génétique taux d'ovulation - survie embryonnaire n'est pas trop forte (figure 6). Une estimation précise de la corrélation génétique entre ces 2 variables apparaît donc indispensable. La difficulté de cette tâche augmentera fortement si, comme le laissent envisager les résultats de Davis *et al* (1987), les paramètres génétiques diffèrent selon la race. Par contre, l'héritabilité de la survie embryonnaire est relativement moins importante.

Une autre condition nécessaire à l'efficacité de cette sélection est l'existence d'une corrélation élevée (ou mieux, d'une identité) entre les mesures de survie embryonnaire en cours de gestation et à la naissance. Les quelques estimations disponibles ne vont guère dans ce sens. Etienne *et al* (1983) présentent une corrélation phénotypique négative (- 0,23) entre les taux de mortalité précoce et tardive. Neal et Johnson (1986) estiment la corrélation génétique entre les tailles de portée à 50 jours de gestation et à la naissance à $0,18 \pm 0,31$. Ces faibles valeurs s'expliquent au moins partiellement par la technique de mesure utilisée (laparotomie),

La sélection sur les taux d'ovulation et de survie embryonnaire est théoriquement plus efficace qu'une sélection directe sur la prolificité si la corrélation génétique entre les deux caractères n'est pas trop défavorable. Une estimation précise de cette liaison est en cours.

Tableau 4. Réponses attendues à une sélection sur la taille de la portée (TP) et sur ses composantes : taux d'ovulation (TO) et survie embryonnaire (SE) (2 lignées sont sélectionnées, puis utilisées en croisement). Les critères de sélection utilisés sont soit la prolificité, soit TO ou SE, soit un indice I (TO, SE).

Réponses à la sélection (2)		Cas 1 (1)	Cas 2 (1)	Cas 3 (1)	Cas 4 (1)
Lignée A	TO	-	+ 0,91	+ 0,91	+ 0,48
	SE	-	- 1,9 %	- 1,9 %	+ 1,2 %
	TP	+ 0,25	+ 0,33	+ 0,33	+ 0,52
Lignée B	TO	-	- 0,17	- 0,23	+ 0,48
	SE	-	+ 2,2 %	+ 2,9 %	+ 1,2 %
	TP	+ 0,25	+ 0,21	+ 0,27	+ 0,52
Femelles AxB	TP	+ 0,25	+ 0,27	+ 0,32	+ 0,52

(1) Cas 1 : lignées A et B sélectionnées sur TP sur ascendance (moyenne de 2 portées de la mère).

Cas 2 : A sélectionnée sur TO (femelles sur performance propre, mâles sur la moyenne des performances des pleine-sœurs), B sélectionnée sur SE sur ascendance (moyenne de 2 portées de la mère).

Cas 3 : lignée A : idem au cas 2. Lignée B sélectionnée sur SE (femelles sur performance propre ; mâles sur ascendance).

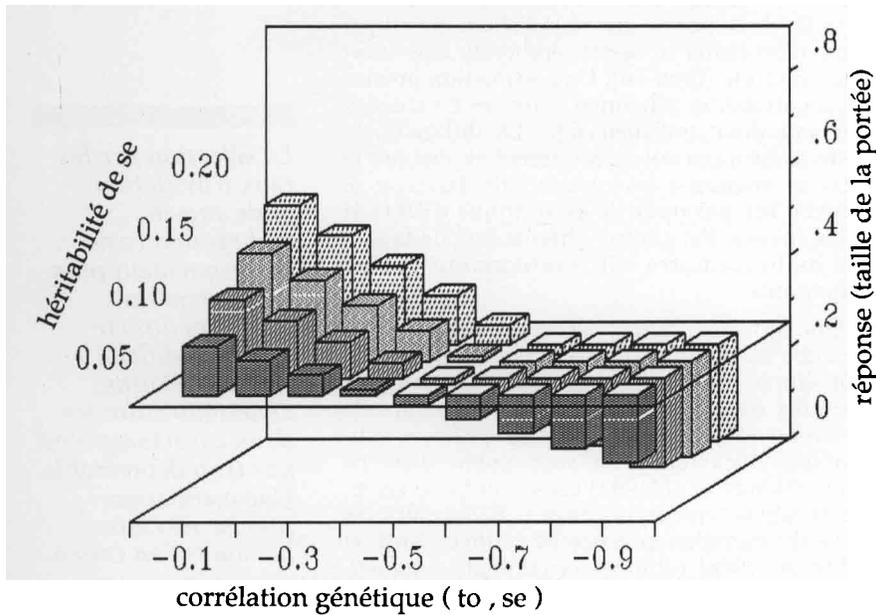
Cas 4 : lignées A et B sélectionnées sur performance propre sur indice I (TO, SE).

(2) Paramètres de la sélection : héritabilités : TO : 0,30 ; SE : 0,15 ; TP : 0,10. Ecart-types phénotypiques : TO : 2,5 ; SE : 0,18 ; TP : 2,7. Corrélations (TO, SE) : phénotypique : - 0,25 ; génétique : - 0,40. Taux de sélection : mâles : 1/10 ; femelles 1/3. Les performances moyennes initiales des 2 lignées sont supposées identiques : TO = 15 ; SE = 0,7.

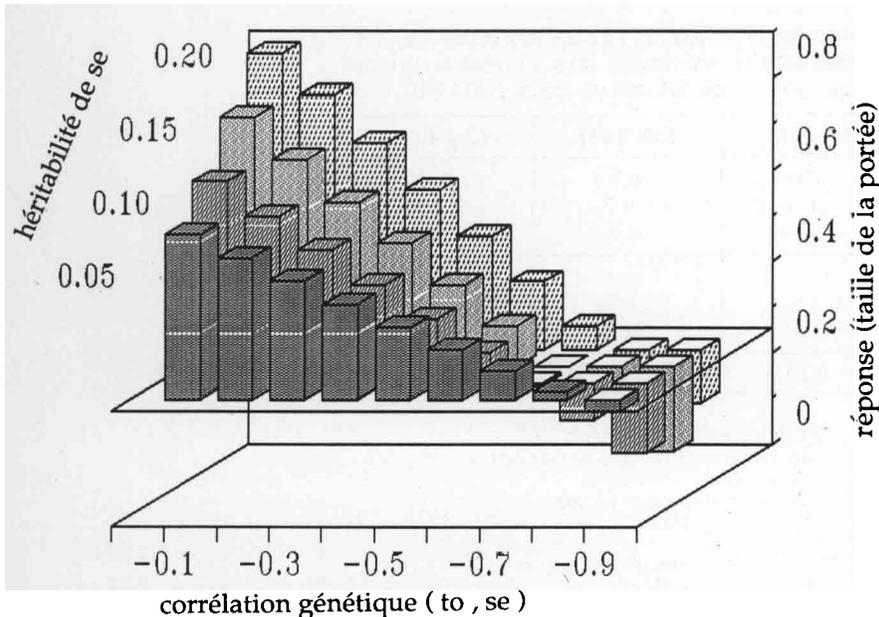
Figure 6. Réponse indirecte sur la prolificité à une sélection sur le taux d'ovulation (TO) et la survie embryonnaire (SE) : effets d'une variation des paramètres génétiques de la survie embryonnaire.

La réponse indirecte est comparée à celle obtenue par une sélection directe sur la prolificité (0,25 porcelet/portée) représentée par le plan médian. Dans les 2 situations envisagées, 2 lignées sont sélectionnées, puis utilisées en croisement. La réponse est celle obtenue chez la femelle croisée.

a) 1 lignée sélectionnée sur to , l'autre sur sp



b) 2 lignées sélectionnées sur indice I (to , se)



qui affecte la viabilité embryonnaire et biaise défavorablement l'estimation obtenue. Elle peut toutefois également traduire des différences d'aptitude des femelles et/ou des embryons à poursuivre la gestation jusqu'à son terme. Des variations de "capacité utérine" entre femelles, liées à des problèmes d'encombrement physique ou plus vraisemblablement "physiologique" pourraient expliquer ce phénomène qui reste mal connu, compte tenu des difficultés de mesure de la survie embryonnaire. Différentes techniques de mesure moins traumatiques que la laparotomie ont certes été étudiées (taux d'hormones circulantes, échotomographie) mais, jusqu'à présent, aucune d'entre elles n'apparaît réellement satisfaisante. Cependant, des corrélations assez élevées peuvent exister entre certains taux hormonaux, notamment d'oestrone sulfate, et le nombre d'embryons, laissant envisager des perspectives d'utilisation comme critère indirect de sélection.

Il est par ailleurs classiquement admis que les portées successives d'une truie constituent des répétitions d'un seul et même caractère. Un certain nombre de résultats acquis ces 10 dernières années semblent indiquer que cette hypothèse n'est pas parfaitement exacte. Selon Haley *et al* (1988), les héritabilités des portées successives sont similaires, mais les corrélations génétiques entre portées sont légèrement inférieures à l'unité. Des résultats français récents (Le Roy *et al* 1987, Bolet *et al* 1989) mettent au contraire en évidence une hétérogénéité à la fois des héritabilités et des corrélations génétiques. Quelle est la signification de ces différences au niveau des composantes de la prolificité? Ici encore, les résultats manquent, mais l'hypothèse la plus couramment émise est un effet sur la survie embryonnaire, qui pourrait s'expliquer par l'état physiologique très particulier des femelles nullipares et, dans une moindre mesure, primipares (au cours de la première gestation, les cochettes pèsent entre la moitié et les 2 tiers de leur poids adulte et sont encore en pleine croissance). Sur le plan génétique, le corollaire de cette hypothèse est la pauvre qualité d'une mesure de la survie embryonnaire chez la cochette en tant que prédicteur des aptitudes d'une femelle sur l'ensemble de sa carrière. Plusieurs mesures successives seraient alors nécessaires.

Un autre problème et non des moindres concerne la modélisation du taux d'ovulation et de la survie embryonnaire. L'utilisation des modèles classiques de la génétique quantitative suppose en effet la normalité des distributions des variables étudiées. Cette condition est loin d'être remplie pour la survie embryonnaire (figure 5b). L'approximation ainsi faite peut être une source de biais non négligeable pour l'évaluation des reproducteurs et la prédiction de la réponse à la sélection. Au niveau de l'embryon, la survie suit une loi de Bernoulli (1 : survie ; 0 : mort). Globalement, la survie embryonnaire serait donc décrite de façon plus satisfaisante par une distribution binomiale. Différents modèles permettant d'analyser ce type de variable sur le plan génétique ont été proposés ces dernières années (voir revue de Foulley *et al* 1988). Parmi ceux-ci, la méthode

développée par Foulley *et al* (1987) pour l'analyse des couples de variables suivant l'une une loi de Poisson, l'autre une distribution binomiale, semble particulièrement bien adaptée à l'analyse du taux d'ovulation et de la survie embryonnaire. Elle permet notamment de s'affranchir des hypothèses contraignantes concernant la distribution de la survie embryonnaire et la linéarité des liaisons phénotypiques avec la prolificité. La survie embryonnaire est décrite par un modèle dit « à seuils », qui postule l'existence d'une variable continue sous-jacente avec des seuils définissant les différentes modalités (survie ou mort dans le cas présent) de la variable discrète observée. L'utilisation de cette méthode est pour l'instant limitée par l'absence de toute information sur la variabilité génétique de la variable sous-jacente.

Compte tenu des perspectives qu'elles offrent, les techniques de sélection assistée par marqueur deviendront vraisemblablement un outil d'amélioration génétique indispensable dans un avenir plus ou moins proche. Cependant, comme nous l'avons déjà souligné, ces techniques nécessitent une étape préalable de détection de marqueurs liés au(x) caractère(s) que l'on souhaite améliorer. Cette détection est d'autant plus aisée que la connaissance du génome de l'espèce étudiée est précise. Chez le porc, où seuls une quarantaine de marqueurs sont connus à l'heure actuelle, elle nécessite un travail considérable et coûteux.

Conclusion

Il apparaît pour l'instant difficile de juger de l'intérêt pour l'amélioration de la prolificité des truies d'une manipulation de ses composantes. Cependant, les résultats extrêmement positifs obtenus chez la souris (Bradford *et al* 1980) qui constitue un bon modèle pour l'étude des performances de reproduction dans les espèces polytoques, incitent à un certain optimisme. Il importe désormais en premier lieu de mieux connaître la variabilité génétique de ces composantes. Une expérimentation vient d'être mise en place dans ce sens à l'INRA, avec pour objectif l'estimation des paramètres génétiques du taux d'ovulation et d'une mesure globale de la survie embryonnaire (entre l'ovulation et la naissance). Compte tenu de l'intérêt en termes d'intensité de sélection réalisable d'une mesure de la survie embryonnaire en cours de gestation, il convient également de préciser les relations existant entre les mesures réalisées à différents stades de la gestation. Une telle étude serait grandement facilitée si l'on disposait d'une mesure non traumatique du nombre d'embryons en cours de gestation.

Parallèlement, l'étude comparée de génotypes extrêmes (races chinoises, femelles "hyperprolifiques") permettra de mettre en évidence les principaux mécanismes physiologiques responsables des variations des performances de reproduction des femelles. L'étape suivante consistera à déterminer si une manipulation directe de ces mécanismes peut augmenter l'efficacité des méthodes d'amélioration de la prolificité. L'étude approfondie de ces

mécanismes devrait également permettre, comme nous l'avons souligné, d'augmenter l'efficacité de la détection de liaisons avec des marqueurs génétiques. Des possibilités d'application des liaisons existant entre le SLA et la prolificité sont d'ores et déjà envisageables, notamment pour le choix des accouplements. Par contre, l'utilisation de marqueurs moléculaires reste encore une perspective à long terme.

Références bibliographiques

- BIDANEL J.P., 1988. Bases zootechniques et génétiques de l'utilisation en élevage intensif des races prolifiques chinoises - cas du porc Meishan. Thèse de Docteur-Ingénieur. Institut National Agronomique Paris-Grignon, 194p.
- BLICHFELDT T., ALMLID T., 1982. The relationship between ovulation rate and embryonic survival in gilts. *Theriogenology*, 18, 615-620.
- BOLET G., 1986. Timing and extent of embryonic mortality in pigs, sheep and goats. Genetic variability. In: J.M. Sreenan & M.G. Diskin (ed.), *Embryonic mortality in farm animals*. Martinus Nijhoff Publishers, the Netherlands.
- BOLET G., MARTINAT-BOTTE F., LOCATELLI P., GRUAND J., TERQUI M., BERTHELOT F., 1986. Components of prolificacy of hyperprolific Large-White sows. Comparison with Meishan and control Large White sows. *Génét. Sél. Evol.*, 18, 333-342.
- BOLET G., RENARD C., OLLIVIER L., DANDO P., 1987. La sélection sur la prolificité chez le porc : réponse à une sélection en lignée ouverte. *Journées Rech. Porcine en France*, 19, 47-54.
- BOLET G., OLLIVIER L., DANDO P., 1989. La sélection sur la prolificité chez le porc. 1. Résultats d'une expérience de sélection sur 11 générations. *Génét. Sél. Evol.*, 21, 93-106.
- BRADFORD G.E., BARKLEY M.S., SPEAROW J.L., 1980. Physiological effects of selection for aspects of efficiency of reproduction. In: A. Robertson (ed.), *Selection experiments in laboratory and domestic animals*, pp. 161-175, Commonwealth Agricultural Bureaux, Slough, England.
- CHRISTENSON R.K., 1986. Swine management to increase gilt reproductive efficiency. *J. Anim. Sci.*, 63, 1280-1287.
- CONLEY A.J., JUNG Y.C., SCHWARTZ N.K., WARNER C.M., ROTHSCHILD M.F., FORD S.P., 1988. Influence of SLA haplotype on ovulation rate and litter size in miniature pigs. *J. Reprod. Fert.*, 82, 595-601.
- COOPER K.J., SCOFIELD A.M., 1969. Some problems associated with determining the number of ova produced by the pig. *Rep. Sch. Agric. Univ. Nottingham*, 1968-69, 132-137.
- CUNNINGHAM P.J., ENGLAND M.E., YOUNG L.D., ZIMMERMAN D.R., 1979. Selection for ovulation rate in swine : correlated response in litter size and weight. *J. Anim. Sci.*, 48, 509-516.
- DAVIS K.L., TOELLE V.D., ROBISON O.W., 1987. Breed differences in uterine and ovarian measurements in swine. *J. Anim. Sci.*, 65, 685-691.
- DYCK G.W., 1988. Factors influencing sexual maturation, puberty and reproductive efficiency in the gilt. *Can J. Anim. Sci.*, 68, 1-13.
- ENGLAND M.E., CUNNINGHAM P.J., MANDIGO R.W., ZIMMERMAN D.R., 1977. Selection for ovulation rate in swine : correlated response in carcass traits. *J. Anim. Sci.*, 45, 983-988.
- ETIENNE M., CAMOUS S., CUVILLIER A., 1983. Effets de restrictions alimentaires pendant la croissance des truies sur leur maturité sexuelle et leur reproduction ultérieure. *Reprod. Nutr. Dévelop.*, 23, 309-319.
- FECHHEIMER N.S., 1981. Cytogenetics in pig production. *Pigs News & Information*, 2, 387-391.

- FOULLEY J.L., GIANOLA D., IM, S., 1987. Genetic evaluation of traits distributed as Poisson-binomial with reference to reproductive characters. *Theor. Appl. Genet.*, 73, 870-877.
- FOULLEY J.L., GIANOLA D., IM S., MISZTAL I., 1988. Une approche bayésienne de l'analyse génétique de caractères discrets. XXèmes Journées de statistiques de Grenoble. 31 mai 1988. *Biométrie et données discrètes*. Société Française de Biométrie.
- HALEY C.S., AVALOS E., SMITH C., 1988. Selection for litter size in the pig. *Anim. Breed. Abstr.*, 56, 317-332.
- HILL W.G., WEBB A.J., 1982. Genetics of reproduction in the pig. In : Cole D.J.A., Foxcroft G.R. (éd.). *Control of pig reproduction*, 541-564. Butterworths, London.
- HUGHES P., VARLEY M., 1980. *Reproduction in the pig*. Butterworths, London, 241p.
- JOHNSON R.K., 1981. Crossbreeding in swine : experimental results. *J. Anim. Sci.*, 52, 906-923.
- JOHNSON R.K., ZIMMERMAN D.W., KITTOCK R.J., 1984. Selection for components of reproduction in swine. *Livest. Prod. Sci.*, 11, 541-558.
- JOHNSON R.K., ZIMMERMAN D.R., LAMBERSON W.R., SASAKI S., 1985. Influencing prolificacy of sows by selection for physiological factors. *J. Reprod. Fert., Suppl.*, 33, 139-149.
- KING R.H., WILLIAMS I.H., 1984. The influence of ovulation rate on subsequent litter size in sows. *Theriogenology*, 21, 677-680.
- LASLEY E.L., 1957. Ovulation, prenatal mortality and litter size in swine. *J. Anim. Sci.*, 16, 335-340.
- LEGAULT C., CARITEZ J.C., 1983. L'expérimentation sur le porc Chinois en France. I-Performances de reproduction en race pure et en croisement. *Génét. Sél. Evol.*, 15, 225-240.
- LEGAULT C., GRUAND J., 1981. Effets additifs et non additifs des gènes sur la précocité sexuelle, le taux d'ovulation et la mortalité embryonnaire chez la jeune truie. *Journées Rech. Porcine en France*, 13, 247-254.
- LE ROY P., LEGAULT C., GRUAND J., OLLIVIER L., 1987. Héritabilité réalisée de la taille de portée dans la sélection de truies dites « hyperprolifiques ». *Génét. Sél. Evol.*, 19, 351-364.
- LOCATELLI A., 1971. Technique d'examen coelioscopique des ovaires de la truie. *Ann. Biol. anim. Biol. Biophys.*, 11, 495-498.
- LONGENECKER D.E., WAITE A.B., DAY B.N., 1968. Similarity in the number of corpora lutea during two stages of pregnancy in swine. *J. Anim. Sci.*, 27, 466-467.
- Mc FEE A.F., BANNER M.W., 1969. Inheritance of chromosome number in pigs. *J. Reprod. Fert.*, 18, 9-14.
- NEAL S.M., JOHNSON R.K., 1986. Selection for components of litter size in swine : genetic parameters and expected response. In : G.E. Dickerson & R.K. Johnson (Ed.) : 3rd World Congress on Genetics applied to Livestock Production. University of Nebraska, Lincoln, Nebraska, U.S.A., 11, 228-233.
- NEAL S.M., JOHNSON R.K., 1987. Index selection for components of litter size in swine : parameter estimates and trends in response. *J. Anim. Sci.*, 65, (suppl. 1), 211 (Abstr.).
- NEWTON J.R., CUNNINGHAM P.J., ZIMMERMAN D.R., 1977. Selection for ovulation rate in swine : correlated response in age and weight at puberty, daily gain and probe backfat. *J. Anim. Sci.*, 44, 30-35.
- OLLIVIER L., 1989. Futurs programmes d'amélioration génétique porcine. *Journées Rech. Porcine en France*, 21, 317-326.
- OTMESGUINE F., 1984. Analyse statistique et génétique de l'aptitude à la reproduction des jeunes truies. Mémoire de D.E.A., Université de Paris Sud-Orsay.
- PERRY J.S., 1961. Prenatal mortality due to non-infective agents. *J. Reprod. Fert.*, 2, 531-532.
- POPE W.F., FIRST N.L., 1985. Factors affecting the survival of pig embryos. *Theriogenology*, 23, 91-105.
- POPESCU P., LEGAULT C., 1988. Anomalies chromosomiques et « hypoprolificité » chez le porc. *Journées Rech. Porcine en France*, 20, 297-304.
- RASMUSEN B.A., HAGEN K.L., 1973. The H blood-group system and reproduction in pigs. *J. Anim. Sci.*, 37, 568-573.
- RENARD C., 1988. Effects of feto-maternal major histocompatibility differences on litter size in pigs. In: R.W. Beard, F. Sharp (Ed.). *Early pregnancy loss mechanisms and treatment*. Peacock Press limited company, England.
- RENARD C., BOLET G., DANDO P., WAIMAN M., 1985. Relations d'un marqueur génétique, le complexe majeur d'histocompatibilité avec la prolificité des truies et la mortalité des porcelets. *Journées Rech. Porcine en France*, 17, 105-111.
- ROBISON O.W., 1972. The role of maternal effects in animal breeding. V-Maternal effects in swine. *J. Anim. Sci.*, 35, 1303-1315.
- SCHWORER D., MOREL P., 1984. Beziehung zwischen der Halothanreaktion und der Fruchtbarkeit beim Schwein. *Schweiz. Landw. Monatshefte*, 819, 260-267.
- SELLIER P., 1976. The basis of crossbreeding in pigs. A review. *Livest. Prod. Sci.*, 3, 203-226.
- SELLIER P., COUSIN V., DANDO P., 1987. Effects of halothane sensitivity on male and female reproductive performance in Pietrain lines. *Ann. Zootech.*, 36, 249-264.
- SHORT R.E., ZIMMERMAN D.R., SUMPTION L.J., 1963. Heterosis influence on reproductive performance in swine. *J. Anim. Sci.*, 22, 868 (Abstr.).
- SIMPSON S.P., WEBB A.J., WILMUT I., 1986. Performance of British Landrace pigs selected for high and low incidence of halothane sensitivity. 1- Reproduction. *Anim. Prod.*, 43, 485-492.
- SMITH C., SIMPSON S.P., 1986. The use of genetic polymorphisms in livestock improvement. *J. Anim. Breed. Genet.*, 103, 205-217.
- SOLLER M., BECKMANN J.S., 1988. Genomic genetics and the utilization for breeding purposes of genetic variation between populations. In : B.S. Weir, E.J. Eisen, M. Goodman, G. Namkong (Ed.) : *Proceedings of the Second International Conference on quantitative genetics*, Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.
- SWIERSTRA E.E., DYCK G.W., 1976. Influence of the boar and ejaculation frequency on pregnancy rate and embryonic survival in swine. *J. Anim. Sci.*, 42, 455-460.
- VALENTA M., HOJNY J., HRADECKY J., KARCZUB T., SCHLEGER W., MAYRHOFER G., STUR I., 1986. Verwendung von polymorphen Blutgruppen- und Protein-System zur Verbesserung der Fruchtbarkeit beim Schwein. *Züchtungskunde*, 58, 124-129.
- WRATHALL A.E., 1971. Prenatal survival in pigs. Part 1. Ovulation rate and its influence on prenatal survival and litter size in pigs. *Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England*, 108p.
- YOUNG L.D., JOHNSON R.K., OMTVEDT I.T., 1976. Reproductive performance of swine bred to produce purebred and two-breed cross litters. *J. Anim. Sci.*, 42, 1133-1149.
- YOUNG L.D., JOHNSON R.K., OMTVEDT I.T., 1977. An analysis of the dependency structure between a gilt's prebreeding and reproductive traits. I-Phenotypic and genetic correlation. *J. Anim. Sci.*, 44, 557-564.
- YOUNG L.D., PUMFREY R.A., CUNNINGHAM P.J., ZIMMERMAN D.R., 1978. Heritabilities and genetic and phenotypic correlations for prebreeding traits, reproductive traits and principal components. *J. Anim. Sci.*, 46, 937-949.