Institut des sciences et industries du vivant
et de l'environnement
UFR Génétique, Elevage et Reproduction

Institut national de la recherche agronomique
Station
d'Amélioration Génétique des Animaux

Thèse

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR D'AGROPARISTECH

Discipline : Génétique animale

présentée et soutenue publiquement par

Ingrid DAVID

le 18 Février 2008

Analyse génétique et modélisation de la production de semence et de la réussite de l'insémination artificielle en ovin

Directeurs de thèse : Eduardo MANFREDI
Loys BODIN et Christèle ROBERT-GRANIE

Jury

Daniel GIANOLA	Professeur, Université du Wisconsin, Madison	Rapporteur
Jean-Pierre BIDANEL	Directeur de Recherches, INRA, Jouy-en-Josas	Rapporteur
Patrice HUMBLOT	Directeur Scientifique, UNCEIA, Maisons Alfort	Examinateur
Gilles LAGRIFFOUL	Ingénieur, Institut de l'élevage, Toulouse	Examinateur
Loys BODIN	Ingénieur de Recherches, INRA, Toulouse	Examinateur
Etienne VERRIER	Professeur, AgroParisTech, Paris	Président

Remerciements

Cette thèse, inscrite dans le cadre d'une action innovante soutenue par le Ministère de l'Agriculture, a été financée par l'Association Nationale des centres d'Insémination Ovin (ANIO) et le département de Génétique Animale de l'Institut National de la Recherche Agronomique (INRA).

Ce travail a été réalisé à la Station d'Amélioration Génétique des Animaux (SAGA) de l'INRA de Castanet-Tolosan, sous la direction d'Eduardo Manfredi, Loys Bodin et Christèle Robert-Granié.

Le Professeur Etienne Verrier, de L'Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (AgroParisTech), était l'enseignant tuteur qui a suivi cette thèse de l'Ecole doctorale ABIES.

Table des matières

INTRODUCTION GENERALE **9**

1 BIBLIOGRAPHIE **13**
1.1 Préambule . . . 14
1.1.1 Reproduction et insémination artificielle . . . 14
1.1.2 Génétique et insémination artificielle en ovin . . . 18
1.2 Facteurs de variation du nombre de doses d'IA produites par bélier . . . 19
1.2.1 Modification du mode de fabrication des doses d'IA . . . 20
1.2.2 Augmentation de la quantité de semence utilisable . . . 20
1.3 Facteurs de variation de la réussite de l'insémination artificielle . . . 25
1.3.1 Variables d'étude . . . 26
1.3.2 Facteurs de variation environnementaux de la réussite de l'insémination liés au mâle . . . 26
1.3.3 Facteurs de variation environnementaux de la réussite de l'insémination liés à la femelle . . . 30
1.3.4 Facteurs de variation environnementaux de la réussite de l'insémination non spécifiques du sexe . . . 31
1.3.5 Paramètres génétiques de la réussite de l'insémination . . . 33
1.4 Modélisation . . . 35
1.4.1 Rappel sur le modèle polygénique . . . 35
1.4.2 Modèles d'étude de la production de semence . . . 36
1.4.3 Modèles d'étude de la réussite de l'insémination . . . 39

2 PROTOCOLE D'ETUDE **45**
2.1 Enquête . . . 46
2.1.1 Population cible et source . . . 46
2.1.2 Type d'enquête, cohortes d'étude . . . 47
2.1.3 Echantillons d'analyse . . . 49
2.2 Données . . . 50
2.2.1 Origine . . . 50
2.2.2 Centralisation des informations . . . 51
2.2.3 Validation . . . 52
2.3 Analyses réalisées . . . 54

3 ETUDE DE LA PRODUCTION DE SEMENCE **57**
3.1 Introduction de l'étude de la production de semence . . . 58
3.2 Etude de la production de semence selon un modèle à répétabilité simple . 59
3.2.1 Introduction de l'étude de la production de semence selon un modèle à répétabilité simple . . . 59

3.2.2 Article 1 : Genetic and environmental effects on semen traits in Lacaune and Manech tête rousse AI rams 60
3.2.3 Facteurs de variation environnementaux de la production de semence pour l'ensemble des races 76
3.2.4 Relation entre la production de semence d'un jeune et celle qu'il aura à l'âge adulte 80
3.2.5 Paramètres génétiques de la production de semence 81
3.3 Etude de la production de semence selon un modèle "character process" . . 83
3.3.1 Introduction de l'étude de la production de semence selon un modèle "character process" 83
3.3.2 Article 2 : Character process model for semen volume in AI rams : evaluation of correlation structure for long and short term environmental effects 84
3.3.3 Application du modèle "character process" pour l'ensemble des races et des caractères 102
3.3.4 Extension multicaractère du modèle "character process" 105
3.4 Discussion et conclusion de l'étude de la production de semence 111

4 ETUDE DE LA REUSSITE DE L'INSEMINATION ARTIFICIELLE 113
4.1 Introduction de l'étude de la réussite de l'insémination artificielle 114
4.2 Etude de la réussite de l'insémination selon un modèle additif conjoint . . . 115
4.2.1 Le modèle additif conjoint 115
4.2.2 Facteurs de variation génétiques et environnementaux de la réussite de l'insémination artificielle 125
4.3 Etude de la réussite de l'insémination selon un modèle produit conjoint . . 140
4.3.1 Introduction du modèle produit conjoint 140
4.3.2 Article 6 : Product versus additive threshold models to analyze a binary trait depending on two individuals 140
4.3.3 Application du modèle produit conjoint pour l'étude de la réussite de l'insémination artificielle chez les femelles Manech tête rousse adultes 156
4.4 Réussite de l'insémination artificielle et production laitière 159
4.5 Discussion et conclusion de l'étude de la réussite de l'insémination artificielle 170

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES 173

REFERENCES 177

ANNEXES 197

Liste des tableaux

1.1 Effectif de femelles et d'inséminations par espèce en 2002 en France 14
1.2 Caractéristiques de la production de semence dans les différentes espèces (Bonnes et al., 1988) 15
1.3 Organisation de l'insémination artificielle par espèce 17
1.4 Héritabilités (répétabilités) de la production de semence 25
1.5 Héritabilités de la fertilité femelle et de la fécondance mâle 34

2.1 Descriptif des cohortes d'étude de la production de semence par centre d'insémination 47
2.2 Descriptif des cohortes d'étude de la réussite de l'insémination par centre d'insémination 49
2.3 Effectifs des enregistrements de collectes obtenus après validation des données par CIA et par année 52
2.4 Biais mis en évidence 53
2.5 Effectif d'IA par CIA et par race après validation des données 54
2.6 Analyses réalisées pour l'étude de la production de semence 55
2.7 Analyses réalisées pour l'étude de la réussite de l'insémination 56

3.1 Statistiques descriptives du nombre de collectes par animal en fonction des races 59
3.2 Corrélation entre indices de production de semence des jeunes et des adultes par caractère et centre-race 80
3.3 Héritabilité (écart-type) de la production de semence en race Lacaune2 . . 81
3.4 Modèle "character process" utilisé en fonction des races 103
3.5 Corrélations des processus STE (spatial exponentielle) et LTE (Autorégressive d'ordre 1) et rapport des variances d'environnement à long terme, à court terme et permanent par rapport à la variance totale obtenus en unicaractère par race et par caractère 104
3.6 Héritabilité (écart-type) de la production de semence selon le modèle unicaractère en race Lacaune 112

4.1 Taux de réussite de l'insémination artificielle par race 114
4.2 Estimation des variances des effets élevage-année, opérateur d'IA et résiduelle en ovin allaitant 139
4.3 Héritabilité et répétabilité (écart-type) de la fécondance mâle et de la fertilité femelle en ovin allaitant 140
4.4 Comparaison de l'héritabilité et de la répétabilité de la fertilité femelle et de la fécondance mâle estimés à l'aide de modèles additif et produit conjoints 157

4.5 Informations disponibles aprés centralisation des données 198

Table des figures

1.1 Organisation pyramidale de la population Lacaune lait et gestion des IA . 19
1.2 Modèles d'étude de la réussite de l'insémination et de la production de semence 35

2.1 Courbe de survie de Kaplan-Meier de la présence dans la cohorte d'étude pour Confédération roquefort 48
2.2 Etapes de centralisation de l'information des centres laitiers et allaitants . 51

3.1 Distribution annuelle de l'IA ovine en France en 2004 (Perret et Lagriffoul, 2005) 58
3.2 Hiérarchisation des facteurs de variation environnementaux de la production de semence par centre-race pour les animaux adultes en unité d'écart type 77
3.3 Hiérarchisation des facteurs de variation environnementaux de la production de semence par centre-race pour les jeunes animaux en unité d'écart type 78
3.4 Effet de l'âge de l'animal sur la production de semence 79
3.5 Probabilité de valeur d'indice adulte (<p25,<p50,>p25,>p50) en fonction de la valeur génétique additive en testage pour le volume. Axe des abscisses : figure de gauche : quantile supérieur, figure de droite : quantile inférieur en race Lacaune 81
3.6 Exemple de corrélations à estimer entre mesures de production de semence 83

4.1 Effet du mode de reproduction de l'année n-1 sur la réussite de l'IA l'année n136
4.2 Effet de l'âge de la femelle sur la réussite de l'insémination 137
4.3 Effet de l'intervalle de temps mise bas-IA sur la réussite de l'insémination . 138
4.4 Effet de la motilité du sperme sur la réussite de l'insémination 138
4.5 Relation entre valeurs génétiques de la fécondance mâle estimés à partir du modèle additif ou du modèle produit conjoint 157
4.6 Estimés de l'effet de l'âge (Figure de gauche) et de l'année (Figure de droite) selon le modèle 158

4.7 Effet de l'intervalle de temps entre collecte pour les béliers adultes 199
4.8 Effet de l'intervalle de temps entre collecte pour les jeunes béliers 199

INTRODUCTION GENERALE

L'insémination artificielle (IA) a connu un développement rapide et universel depuis le début des années 50, ce qui en fait la technique de reproduction assistée la plus répandue dans le monde (Humblot, 1999). L'activité d'IA ovine en France a débuté au début des années 70 dans le rayon Roquefort en race Lacaune (Barillet et al., 2001). Elle s'est développée plus tard sur les autres races ovines (Barillet, 1997). Actuellement avec plus de 800000 IA réalisées annuellement, près de 13% du cheptel ovin français est inséminé. La pénétration de la technique est néanmoins très variable en fonction des races.

Bien que les mêmes techniques de préparation de la semence, de synchronisation des chaleurs et d'insémination soient utilisées pour les différentes races ovines, les probabilités de réussite de l'insémination y sont très variables (Gabina, 1990). Pour exemple, en 2005, le pourcentage de réussite de l'IA était de 47% en race Blanc du Massif Central et de plus de 69% pour les rameaux laitiers de la race Lacaune. Les mauvais résultats observés dans certaines races ovines entraînent un désintérêt des éleveurs pour cette technique et met en difficulté l'organisation des schémas de sélection. Ceci peut conduire, à plus ou moins long terme, à la fermeture de certains centres d'insémination (CIA). Dans ce contexte, l'ANIO (Association Nationale des centres d'Insémination Ovin) et l'INRA se sont associés dans une action innovante sur 3 ans soutenue par le Ministère de l'agriculture pour fournir des réponses à ce problème. Le projet de thèse s'inscrivait dans cette action nommée "BELIA".

Le projet avait pour buts de fournir des éléments permettant une augmentation de la production quotidienne de doses d'insémination par bélier d'une part et une amélioration de la réussite de l'insémination artificielle d'autre part. Ces améliorations peuvent s'envisager à court terme par une meilleure gestion des facteurs de variation environnementaux de ces variables ; ou, à plus long terme, par la mise en place d'une sélection sur ces caractères. Les objectifs du projet de thèse ont donc été ***d'identifier et de hiérarchiser les facteurs de variation environnementaux*** de la réussite de l'insémination et de la production de doses d'IA et ***d'estimer les paramètres génétiques*** des caractères correspondants tout en utilisant les ***méthodologies les mieux adaptées*** aux variables étudiées. Pour répondre à ces objectifs, nous avons mobilisé les données collectées en routine par les CIA et le contrôle de performance. Les données des six principaux CIA ovins français, qui effectuent 96% des IA, ont servi aux analyses.

Augmenter le nombre de doses d'insémination qu'un bélier peut produire quotidiennement sans nuire à son pouvoir fécondant peut être réalisé en modifiant les méthodes de fabrication des doses (augmentation de la dilution du sperme, diminution du volume des doses...) et/ou en augmentant la quantité de semence utilisable produite par bélier (production de semence : volume, concentration, nombre de spermatozoïdes, motilité massale). L'analyse de données a posteriori n'apporte pas d'informations sur la première méthode qui relève de la technologie de la semence et sort du contexte de cette thèse. Nous nous sommes donc uniquement intéressés à la seconde.
Les données de production de semence étaient caractérisées par de nombreuses répétitions des mesures intra et inter-année pour chaque bélier. Nous avons tenu compte de ces répétitions en ajustant dans un premier temps un modèle à répétabilité simple sur les données. Dans un deuxième temps, pour tenir compte de l'évolution de la corrélation entre mesures dans le temps, nous avons appliqué un modèle "character process".

La réussite de l'insémination est mesurée en ovin par une variable binaire codée 1 si il y a

mise bas sur IA et 0 sinon. Elle peut être vue comme le résultat de la combinaison de la fertilité de la femelle et de la fécondance du mâle et dépend donc des deux individus du couple de façon indistincte. Les données d'insémination ovines disponibles permettaient de tenir compte conjointement des différentes informations relatives aux deux individus du couple. Il était possible d'associer chaque insémination aux caractéristiques de l'éjaculat correspondant. Deux types de modélisations conjointes ont été utilisées sur nos données : l'une supposait une combinaison additive des facteurs du mâle et de la femelle (modèle additif), l'autre reposait sur l'hypothèse d'un produit entre ces effets (modèle produit).

Les études de la production de semence des béliers et de la réussite de l'insémination ne sont pas indépendantes puisque la production de semence est potentiellement un facteur de variation de la réussite de l'insémination. Cette production est de ce fait un facteur de variation et un facteur d'intérêt dans notre étude.

La dégradation des résultats d'insémination observée en bovin lait est partiellement expliquée par la relation génétique antagoniste qui existe entre la fertilité de la femelle et sa production laitière. Même si une telle dégradation n'est pas observée en ovin, aucun résultat sur la relation génétique entre fertilité et production laitière n'a été publié dans cette espèce. L'étude de cette liaison faisait également partie du projet de thèse.

Après un rappel sur l'IA, le premier chapitre de ce manuscrit consiste en une revue bibliographique des facteurs de variation génétiques et environnementaux de la réussite de l'IA et de la production de doses ainsi que des modèles utilisés pour l'étude des variables correspondantes. Le second chapitre présente les données que nous avons utilisées et les différentes analyses que nous avons réalisées. L'étude faite sur la production de semence fait l'objet du troisième chapitre. Dans celui-ci, une première partie présente l'analyse réalisée sous les hypothèses du modèle à répétabilité simple ; une seconde celle réalisée à l'aide d'un modèle "character process". Le quatrième chapitre porte sur l'étude de la réussite de l'insémination et comporte trois parties. La première présente le modèle conjoint de type additif, la seconde le modèle conjoint produit. Enfin, la troisième partie présente l'étude réalisée sur la relation existant entre la fertilité de la femelle et sa production laitière.

Chapitre 1

BIBLIOGRAPHIE

1.1 Préambule

La reproduction correspond à l'ensemble des processus permettant d'assurer la pérennité de l'espèce. Chez les vertébrés supérieurs, elle est de type sexuée et assurée par la fécondation qui correspond à la fusion des gamètes mâle et femelle associant leurs matériels chromosomiques. Ceci permet la transmission et le brassage génétique en milieu naturel. Dans le cadre de populations soumises à la sélection, la reproduction est la clef de voûte de la création et de la diffusion du progrès génétique et l'IA en est la technique de choix. Cette reproduction assistée est très largement répandue. Pour exemple, plus de 90% du lait et 60% de la viande bovine produits et consommés sont issus d'animaux nés d'IA. Néanmoins, pour des raisons techniques et économiques, son développement chez les petits ruminants est beaucoup plus limité (Tableau 1.1)

Tab. 1.1 – Effectif de femelles et d'inséminations par espèce en 2002 en France

	bovins	porcins	ovins	caprins	équins
nombre d'inséminations (en millers)	4508[a]	5810[b]	864	74	29
nombre de femelles dans la population (en milliers)	8517	1119	6555	842	170

[a] inséminations premières
[b] nombre de doses commercialisées par les CIA, 6IA/an/femelle en moyenne

1.1.1 Reproduction et insémination artificielle

La rencontre des gamètes s'opère à l'issue d'une insémination naturelle ou artificielle (intromission des gamètes mâles dans l'appareil reproducteur femelle). Contrairement à l'insémination naturelle, éjaculation et insémination proprement dites sont séparées dans le temps et dans l'espace en insémination artificielle. Cette technique permet également d'inséminer plusieurs femelles à partir d'un même éjaculat ; ce qui constitue le principal avantage de la méthode.

1.1.1.1 Déroulement de l'insémination artificielle

Quatre grandes étapes sont nécessaires à la réalisation de l'IA : la récolte du sperme, la préparation et la conservation de la semence, la préparation de la femelle et l'insémination au sens stricte.

Récolte du sperme La récolte du sperme consiste à récupérer, au CIA, la semence de l'animal dans un tube de collecte via un vagin artificiel (en porcin, la collecte des verrats peut se faire dans l'élevage). L'érection et l'éjaculation, phénomènes réflexes, sont généralement stimulés par la présence d'un boute-en-train (mâle ou femelle). Plus rarement, il est possible d'avoir recours à l'électroéjaculation. Le rythme de collecte des mâles est variable en fonction des espèces (Tableau 1.2). La plupart des CIA ovins français collecte les béliers tous les uns ou deux jours et l'animal réalise le plus souvent deux éjaculations à quelques minutes d'intervalle à chaque collecte. Néanmoins, ce rythme de

Tab. 1.2 – Caractéristiques de la production de semence dans les différentes espèces (Bonnes et al., 1988)

Caractéristiques	bovins	porcins	caprins	ovins	équins
Fréquence des collectes	5-7 jours	5-7 jours	2 à 3 fois/semaine	1-2 jours	2-3 jours
Volume moyen d'un éjaculat (mL)	3-5	300	1.2	1	100
Concentration moyenne (milliards de spz/mL)	1-2	0.3	3	3.5	0.15
Volume d'une dose d'insémination (mL)	0.25	100	0.25	0.25	
Nombre de spermatozoïdes par dose (en millions)	15-20	3000	200	300-400	400
Nombre moyen de doses par éjaculat	200-400	20	15	8	20
Température de conservation de la semence fraîche		+16°C	+5°C	+15°C	+4°C
Durée maximale de conservation de la semence fraîche	1-2 jours	2-4 jours	15 heures	10 heures	12 heures
Possibilité de congélation	++	+	++	-/+	+

collecte n'est pas constant sur toute l'année du fait du caractère saisonnier de la reproduction dans cette espèce. En effet, la saison où l'activité sexuelle ovine est maximale est la période des jours décroissants. Le reste de l'année, l'activité sexuelle est faible ou nulle avec une certaine variabilité en fonction des races (races saisonnées : Texel, Suffolk... / races désaisonnées : Merinos, Tarasconnaise...) (Langford et al., 1989). La mélatonine est l'hormone contrôlant cette saisonnalité. Elle est sécrétée par la glande pinéale durant la nuit et agit sur l'axe hypothalamo-pituitaire (axe de contrôle des sécrétions de GnRH/LH) ce qui induit une augmentation de la pulsatilité de LH (Misztal et al., 2002). La LH stimule la production d'androgène par les cellules de Leydig favorisant le développement des caractères sexuels, l'anabolisme protéique et la spermatogénèse (somme des transformations qui aboutissent à la formation des spermatozoïdes à partir des spermatogonies ; d'une durée de 49 jours chez le bélier). Du fait de certaines contraintes économiques (chute du prix et de la demande en viande d'agneau après Noël, fermeture annuelle des laiteries par exemple), la plus grande partie des inséminations ovines françaises est réalisée pendant une assez courte période de l'année et à contre saison (période de jours croissants). La fonction sexuelle des béliers de CIA est stimulée durant cette période en mimant des jours décroissants. Deux méthodes sont principalement employées : la pause d'implant de mélatonine ou le traitement photopériodique (contrôle de la durée d'éclairement par lumière artificielle) (Chemineau et al., 1988 ; Chemineau et al., 1989 ; Chemineau et al., 1996 ; Colas et al., 1985 ; Colas et al., 1988).

Après la collecte, la semence est rapidement contrôlée (mesure de la motilité massale, du volume et de la concentration) afin d'éliminer les éjaculats de qualité (fécondance) jugée insuffisante et de déterminer le taux de dilution du sperme en vue de la préparation des paillettes.

Préparation et conservation de la semence Après la collecte, la semence est diluée afin de multiplier le pouvoir de reproduction des mâles et d'allonger la durée de vie des spermatozoïdes. Le taux de dilution est variable en fonction des espèces et de la température de conservation de la semence (fraîche, réfrigérée, congelée)(Tableau 1.2). L'insémination ovine est préférentiellement réalisée en semence fraîche. Dans cette espèce, les deux principaux dilueurs de semence fraîche sont le dilueur lacté composé d'eau, de poudre de lait et d'antibiotiques et le dilueur à base de lactose et de jaune d'oeuf (Baril et al., 1993). Les CIA français utilisent principalement le dilueur lacté. Une fois diluée, la semence est refroidie à 15°C puis conditionnée en paillettes de 0.25mL (1.2 à 1.6 milliards de spermatozoïdes par mL). La durée de vie des spermatozoïdes étant courte, il est recommandé d'effectuer l'insémination dans les 8 heures suivant la collecte (en insémination naturelle leur durée de fertilité est estimée à 30-48H). L'utilisation de la semence congelée en ovin est rare ; elle est néanmoins développée en Espagne sur la race Churra. Le dilueur utilisé pour ce type de conservation contient toujours du glycérol qui intervient au moment de la congélation en favorisant la formation à l'intérieur des spermatozoïdes de cristaux de petite taille ce qui évite l'éclatement et la destruction des cellules.

Préparation de la femelle L'insémination des femelles se déroule en ferme, excepté pour les équidés (au Haras). L'organisation du chantier d'insémination se fait au lot de femelles (ovin, caprin, porcin), ou à l'individu (bovin, équin).
L'insémination artificielle peut se faire préférentiellement sur chaleur naturelle (bovin lait, équin, porcin) ou induite (bovin viande, ovin, caprin, porcin). Dans ce dernier cas, en plus des mesures courantes de préparation de la femelle (flushing alimentaire...), celle-ci recoit un traitement hormonal de synchronisation afin que l'ovulation soit concomitante de l'insémination. Cette synchronisation est particulièrement intéressante pour les espèces sur lesquelles la détection des chaleurs est difficile, lorsque les accouplements se font au lot et/ou lorsque la reproduction est réalisée à contre-saison. Le principe de la synchronisation consiste à mimer les mécanismes endocriniens qui contrôlent le cycle sexuel. Le cycle ovarien dure 16,5 jours en moyenne chez la brebis (il peut varier de 14 à 21 jours). La synchronisation des brebis, en France, consiste à la pose durant 14 jours d'une éponge vaginale imprégnée d'un progestagène de synthèse (l'acétate de fluorogestone) et à l'injection d'hormone choriogonadotropine équine (eCG, dénommée aussi PMSG) au retrait de l'éponge. Le progestagène a pour but de bloquer la décharge de LH (déclencheur de l'ovulation), la PMSG provoque un pic d'oestradiol qui déclenche le pic pré-ovulatoire de LH et l'ovulation dans les deux jours. La durée de fertilité de l'ovule de la brebis est estimée à 15-24H. L'insémination est réalisée 52 à 55 H après le retrait de l'éponge.

Insémination au sens stricte L'insémination consiste à la dépose de la semence le plus en avant possible dans les voies génitales femelles. L'optimum est un dépôt en avant du col de l'utérus mais les particularités anatomiques de cet organe le rendent plus ou moins franchissable en fonction des espèces. Le passage du col est aisé en bovin, porcin, équin ; mais ce dernier est pratiquement infranchissable chez les ovins et les caprins. Une dépose intra-utérine est possible pour ces espèces par coelioscopie (Evans et Maxwell, 1987). Cette méthode est utilisée en ovin pour la semence congelée.

L'organisation de l'insémination varie selon les espèces. Il peut y avoir une ou plusieurs inséminations à chaque cycle et renouvellement ou non de l'IA sur les cycles suivants en fonction du résultat de la fécondation sur le cycle précédent (Table 1.3). En ovin, une seule insémination artificielle est réalisée par cycle et les fécondations sur retour en chaleur sont assurées par de la monte naturelle.

Tab. 1.3 – Organisation de l'insémination artificielle par espèce

	bovins	porcins	caprins	ovins	équins
nombre d'IA par cycle	1	2 ou 3	1 ou 2	1	1 à 4
IA sur les cycles suivants	oui	oui	non	non	oui

1.1.1.2 Fécondation et gestation

Depuis le lieu de leur dépose, les spermatozoïdes gagnent l'oviducte en partie par leurs propres moyens, en partie avec l'aide des voies génitales femelles. La réalisation de cette étape nécessite obligatoirement la motricité active des spermatozoïdes. L'ovocyte libéré à la surface de l'ovaire rejoint l'ampoule de l'oviducte où a lieu la rencontre des gamètes. Le spermatozoïde, ayant acquis son pouvoir fécondant après avoir subi le processus de capacitation, doit généralement franchir trois membranes pour pénétrer dans l'ovocyte : la corona-radiata (absente chez la brebis), la membrane pellucide et la membrane plasmique. La fusion des gamètes conduit à la reconstitution du stock de 2n chromosomes et constitue un "œuf".
L'œuf ainsi formé transite dans l'oviducte sous l'action d'une diminution des oestrogènes permettant une diminution de l'activité contractile des fibres musculaires lisses de l'oviducte. Il pénètre dans l'utérus où il va s'implanter et continuer son développement jusqu'à la mise bas. Le placenta, zone de contact entre les tissus maternels et foetaux, assure la nutrition, la respiration et l'épuration du fœtus. Il est également responsable de sécrétions endocrines qui participent à la croissance du fœtus et au maintien de la gestation. La durée de gestation moyenne de la brebis est de 145 à 146 jours avec des différences inter et intra-race.

1.1.1.3 Diagnostics de réussite de l'insémination

Il existe de nombreux diagnostics de réussite de l'insémination, mais ils ne sont pas tous utilisés en routine. Ces derniers diffèrent sur la méthode utilisée et le stade de gestation où ils sont réalisés.

- Le diagnostic de gestation le plus précoce connu jusqu'à présent est la mise en évidence d'un facteur sérique : *l'Early Pregnancy factor* (EPF) par le test d'inhibition de rosette. L'EPF peut être détecté dans la circulation sanguine dès 24h post-insémination chez la brebis et la vache et dès 48h chez la jument. Ce test n'est pas utilisé en routine car très peu spécifique (4%) et onéreux.
- Le *dosage de progestérone* peut être réalisé dès le $17^{ième}$ jour après IA chez la brebis et dès le $18^{ième}$ chez la vache et la jument. Mais ce diagnostic précoce manque de spécificité (90.6%, El Amiri et al., 2003).

- L'observation du *retour en chaleur* est le diagnostic le moins onéreux mais il est peu sensible et peut être difficile à mettre en oeuvre. La précocité du test est fonction de la durée du cycle ovarien de chaque espèce.
- Le diagnostic de gestation par *échographie* est largement répandu. C'est un examen peu invasif et fiable. L'échographie peut être réalisée dès le $14^{ième}$ jour après ovulation chez la jument et constitue le diagnostic de gestation de choix dans cette espèce. Il est réalisable théoriquement à partir du $26^{ième}$ jour après IA chez la vache et du $30^{ième}$ jour chez la brebis. Le diagnostic de gestation par *palpation transrectale ou abdominale* est un peu plus tardif et dépend de la technicité de l'opérateur. Avec l'observation de la réapparition des chaleurs, il s'agit des tests les plus fréquemment utilisés en routine chez les bovins.
- Le *dosage des hormones foetales* (PSPB) est réalisable dès le $30^{ième}$ jour après IA en bovin et dès le $20^{ième}$ jour en ovin.
- Le *dosage d'œstrogène* est un test tardif réalisable à partir du $90^{ième}$ jour chez la jument et du $100^{ième}$ chez la brebis.
- Enfin le diagnostic le plus tardif est celui de la *mise bas*. S'il y a naissance d'un petit avec un intervalle de temps insémination-mise bas correspondant à la durée de gestation de l'espèce, alors l'insémination est considérée comme réussie ; sinon c'est un échec. Cette mesure est la plus fréquemment utilisée en routine chez les petits ruminants (Matos et al., 1997a), les lapins (Piles et al., 2005) et les porcins (Varona et Noguera, 2001).

N'étant pas effectués au même stade de gestation, les différents tests n'ont pas la même interprétation. Le test d'inhibition de rosette est un test de réussite de la fécondation tandis que l'observation de la mise bas signifie qu'il y a eu réussite de la fécondation, de la nidification, de la survie du fœtus... Multiplier les tests à différents moments de la gestation permet d'identifier les causes d'échec de l'insémination (résorption embryonnaire précoce ou avortement...) (Bodin et al., 1999).

1.1.2 Génétique et insémination artificielle en ovin

L'IA, par son potentiel de large diffusion des individus répondant aux besoins du consommateur et de l'éleveur (production de lait, de viande...), est la clef de voûte des schémas de sélection et de la diffusion du progrès génétique. En effet, l'IA permet la réalisation d'accouplements raisonnés avec des mâles sélectionnés sur leurs valeurs génétiques (lait, cellules somatiques, conformation de la mamelle, résistance à la tremblante (PrP) en ovin lait et valeur laitière, prolificité, aptitude bouchère et PrP en ovin viande). Ces accouplements peuvent avoir pour objectif de donner naissance à de futurs mâles reproducteurs (croisement de mâles élites avec des femelles élites), à des animaux permettant d'effectuer l'évaluation génétique de mâles entrant en CIA (IA de mâles en testage) ou de diffuser le progrès génétique. Le produit de l'IA sera alors utilisé pour ses aptitudes laitières, bouchères... (accouplement de mâles améliorateurs avec des femelles du noyau de sélection ou de la base de sélection).
L'organisation du schéma de sélection est différente entre ovins laitiers et allaitants mais elle repose sur le même principe (Figure 1.1). Les potentiels futurs reproducteurs sont issus d'accouplements raisonnés. En ovin viande, les jeunes agneaux nés de ces accouplements sont contrôlés sur performances individuelles en station de contrôle individuelle (de 70 à

140 j). Les performances mesurées sont les aptitudes de croissance, l'état d'engraissement et le développement musculaire. En ovin lait, ces jeunes agneaux rentrent, vers l'âge d'un mois, en "station" de présélection où ils sont évalués sur leurs caractéristiques physiques (croissance, standard de la race...) tout en tenant compte de leur généalogie (famille). A la fin de ces périodes vers l'âge de 5-6 mois, les agneaux laitiers et allaitants sélectionnés rentrent en testage en centre d'insémination. La phase de testage sur une année (parfois deux) consiste à réaliser un grand nombre d'inséminations pour chaque bélier afin de l'évaluer sur descendance. En lait, les inséminations de testage se font sur les femelles du noyau de sélection. En viande, deux stratégies ont été développées en fonction des caractères à évaluer. Pour les aptitudes maternelles, les contrôles sont réalisés en ferme. Pour les aptitudes bouchères, les contrôles se font en station. A la fin de cette phase de testage, les jeunes béliers sont mis au "repos" dans l'attente des résultats du testage. En ovin lait, les résultats sont obtenus 1.5 à 2 ans plus tard. En ovin viande, les résultats sur les aptitudes bouchères sont obtenus 1 an plus tard et 2 ans plus tard pour les aptitudes maternelles. Les meilleurs jeunes béliers sont alors sélectionnés pour devenir des béliers améliorateurs diffusant le progrès génétique, voire des béliers élites futurs pères à béliers.

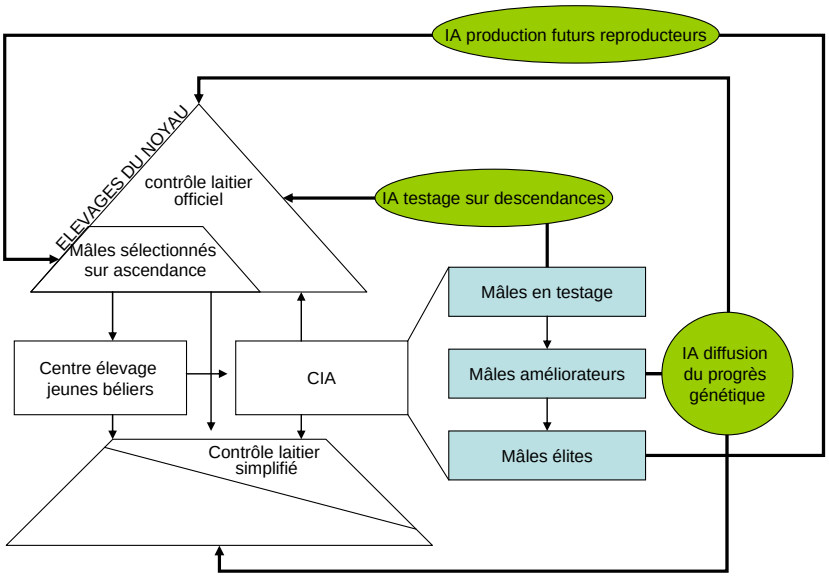


FIG. 1.1 – Organisation pyramidale de la population Lacaune lait et gestion des IA

1.2 Facteurs de variation du nombre de doses d'IA produites par bélier

Pour rester compétitifs, les professionnels sont intéressés par une augmentation du nombre de doses qu'un bélier peut produire quotidiennement. Cette augmentation peut être obtenue en modifiant les méthodes de fabrication des paillettes (diminution du nombre de spermatozoïdes par paillette) et/ou en augmentant la quantité de semence utilisable que produit un bélier quotidiennement.

1.2.1 Modification du mode de fabrication des doses d'IA

Augmenter le nombre de paillettes produites à partir d'un éjaculat de volume et concentration fixés revient à diminuer le nombre de spermatozoïdes par dose (diminution du volume ou de la concentration de la paillette). Théoriquement, une diminution de ce nombre est toujours possible, mais cela ne doit pas s'accompagner d'une modification du pouvoir fécondant du sperme inséminé. Des essais réalisés en race Lacaune montraient qu'il n'était pas envisageable de descendre à moins de 280 millions de spermatozoïdes par dose sans affecter la fécondance du sperme dans l'état actuel de conservation de la semence (Briois et Guerin, 1995). Néanmoins, des résultats plus récents montrent que des IA à 250 millions de spermatozoïdes par dose donnent également de bons résultats de réussite de l'IA (Briois, 2005 communication personnelle).

1.2.2 Augmentation de la quantité de semence utilisable

Trois critères conditionnent la quantité de semence utilisable. Le premier est la libido du mâle. Le second est le nombre de spermatozoïdes par éjaculat, étroitement lié au volume et à la concentration de l'éjaculat. Le troisième est la motilité du sperme, puisqu'en dessous d'un certain seuil de motilité massale (3.5 ou 4 selon les CIA) la semence n'est pas utilisée pour la fabrication de doses d'insémination.

Remarque : Dans le reste de l'étude, l'ensemble des caractères -nombre de spermatozoïdes, volume, concentration et motilité du sperme- sera défini sous le terme *production de semence* et l'ensemble -nombre de spermatozoïdes, volume et concentration- sous le terme *production quantitative de semence*.

1.2.2.1 Définitions et mesures des caractères

La libido Pour l'organisation du chantier de prélèvement des mâles, les CIA sont intéressés par des béliers susceptibles de produire de la semence le plus rapidement possible au moment de la collecte (temps de réaction court), c'est-à-dire ayant une forte libido.
Différentes mesures de ce caractère ont été utilisées chez les petits ruminants. Des mesures directes : observation du comportement sexuel global de l'animal (reniflement de la femelle, approche latérale, monte, accouplement) (Price et al., 1992 ; Rosa et al., 2000), nombre de sauts avant éjaculation et temps de réaction (Prado et al., 2002 ; Snowder et al., 2002 ; Stellflug et Berardinelli, 2002) et des mesures indirectes : concentration plasmatique en testostérone (Rosa et al., 2000).

Le nombre de spermatozoïdes Le nombre de spermatozoïdes par éjaculat correspond au produit du volume par la concentration de l'éjaculat. Le volume peut être mesuré visuellement à l'aide d'un tube gradué avec un précision de 0.1 à 0.05 mL (Mathevon et al., 1998 ; Ollero et al., 1996) ou calculé à partir du poids de la semence (volume=poids*1.05) (Brito et al., 2002 ; Fuerst-Waltl et al., 2006). La concentration peut être mesurée par différentes méthodes. La plus fréquente est une mesure par spectrophotométrie (Brito et al., 2002 ; Mathevon et al., 1998 ; Ollero et al., 1996). Il s'agit de la méthode utilisée à l'heure actuelle par la majorité des CIA ovins français. Le principe repose sur la mesure d'absorbance (ou densité optique) du sperme. Il est également possible de mesurer la

concentration du sperme par néphélométrie (Colas et al., 1985). Le principe repose sur la mesure photométrique de la concentration de protéines sériques par immuno précipitation. La concentration peut être aussi obtenue par hæmocytométrie (Gundogan et Demirci, 2003 ; Salhab et al., 2003). Cette méthode est un comptage des spermatozoïdes d'une solution diluée et colorée de sperme. Enfin, la concentration en spermatozoïdes peut être évaluée à l'aide d'un spermiodensitomètre (Salhab et al., 2003) qui correspond à une mesure visuelle de l'opacité du sperme.

La motilité La motilité est une évaluation des mouvements des spermatozoïdes. Pour certains auteurs (Gadea, 2005), ces mouvements traduisent le fait que la membrane des spermatozoïdes est intacte et fonctionnelle ; ce qui sous entend que le sperme est fécondant. C'est pourquoi ce critère est utilisé pour la sélection de la semence qui servira à la fabrication de paillettes. La mesure de motilité la plus largement utilisée en routine, car rapide et peu onéreuse, est l'évaluation de la motilité massale. Elle peut être réalisée par observation d'une goutte diluée ou non de sperme au microscope (grossissement $\times 80$, $\times 100$). Le mouvement d'ensemble des spermatozoïdes est alors le plus souvent quantifié sur une échelle de 0 (immobilité totale) à 5 (courant vif avec remous). Ce critère de jugement est subjectif et peu répétable (Zhang et al., 1999), ce qui rend son étude difficile. Il est possible de réaliser une estimation objective de la motilité par ordinateur (C.A.S.A. : Computer Aided Sperm Analysis) (Davis et Katzd, 1989 ; Foote, 2003 ; Sweeney et al., 2007). Cette analyse informatisée de la cinétique des spermatozoïdes permet une mesure plus fine des mouvements puisqu'il est possible, avec cette méthode, d'identifier chaque spermatozoïde et de suivre son déplacement. Le chemin parcouru est alors représenté sur un écran par un trait dont la couleur dépend de la vitesse. Plusieurs paramètres de cinétique des spermatozoïdes peuvent alors être calculés : la vélocité curvilinéaire, linéaire, l'amplitude latérale de déplacement de la tête du spermatozoïde, la rectitude du mouvement... (Vulcano et al., 1998). Néanmoins, du fait de la durée de l'analyse, cet appareil n'est pas utilisé en routine par les CIA ovins français.

1.2.2.2 Facteurs de variation environnementaux des caractères augmentant la quantité de semence utilisable

Le nombre de spermatozoïdes par éjaculat est phénotypiquement fortement corrélé à son volume et à sa concentration (Langford et al., 1989 ; Malo et al., 2004). De ce fait, les facteurs de variation environnementaux du volume et de la concentration sont également ceux du nombre de spermatozoïdes.

Le photopériodisme Les ovins sont des reproducteurs en jours courts. L'augmentation de la durée de la phase obscure du rythme nycthéméral entraîne une décharge de mélatonine par l'épiphyse pendant l'obscurité qui augmente la pulsatilité de LH et ainsi la production d'androgènes et donc des caractères sexuels tertiaires. Lincoln et Short (1980) ont montré que chez les ovins la concentration en testostérone est forte en fin d'été et début d'automne ; et faible en fin d'hiver et début de printemps. Ces variations saisonnières affectent la *libido* des béliers qui, dans les régions tempérées, sont plus actifs en automne qu'au printemps. Il est possible, par ailleurs, de stimuler la *libido* en mimant des jours courts. Ainsi, Rosa et al. (2000) trouvent une augmentation de la *libido* des béliers possédant un implant de mélatonine.

Il existe également une variation saisonnière du *nombre de spermatozoïdes* par collecte dans différentes espèces (Gundogan et Demirci, 2003 ; Hardin et al., 1981 ; Manfredi et al., 1998 ; Rege et al., 2000) liée à une modification du photopériodisme entre saisons (Colas et al., 1990 ; Langford et al., 1989). Pour les même raisons que pour la libido, les béliers produisent d'avantage de *spermatozoïdes* en jours courts. Chemineau et al. (1988, 1989, 1996) montrent qu'une augmentation de la quantité de semence peut être produite par l'utilisation d'implant de mélatonine ou de traitement photopériodique chez les petits ruminants.
L'effet de la saison et/ou du photopériodisme sur la *motilité* de la semence est identique à celui sur la production quantitative de semence, à savoir une amélioration de la *motilité* en jours courts chez les ovins (Gundogan et Demirci, 2003 ; Langford et al., 1989). Néanmoins, Salhab et al. (2003) ne retrouvent pas cet effet de la saison sur des agneaux Awassi suivis durant une année. Ce résultat peut être lié à une particularité raciale ou au fait que les animaux de l'étude étaient jeunes et en croissance sur la période d'étude.

Organisation de la collecte Le stress de l'animal a un effet négatif sur son comportement sexuel. Ce dernier doit donc être minimal au moment de la collecte. Il est possible de le diminuer en modifiant l'organisation de la collecte. Pour exemple, Jennings et McWeeney (1976) montrent l'avantage sur la *libido* d'un box de monte dans lequel le bélier ne peut voir le collecteur qu'au moment de l'éjaculation. Ce stress peut également être atténué grâce à l'entraînement et la familiarisation des béliers avec l'équipe de collecte (Duval et al., 1995). La stimulation de la *libido* par le boute-en-train est également importante. Pour deux prélèvements successifs, Prado et al. (2002) montrent que le fait de présenter simultanément deux femelles au bouc permet de réduire le nombre de montes avant l'éjaculation et le temps entre deux éjaculations. Jennings et Mcweeney (1976) notent également une augmentation de la *libido* des béliers dans ce cas. En revanche, contrairement à de précédentes études, Prado et al. (2002) ne retrouvent pas avantage à changer de femelle entre les deux prélèvements de boucs. Le rythme de collecte est également un facteur de variation de la *libido*. Il a été montré, en ovin, que la durée de la période réfractaire (période d'inactivité sexuelle suivant l'éjaculation) augmentait avec le nombre de prélèvements successifs (Pelpeko et Clegg, 1965).
Duval et al. (1995), pour les ovins, et Mathevon et al. (1998), pour les bovins, ont mis en évidence un effet du collecteur sur le *nombre de spermatozoïdes* récupéré. Cette variation étant étroitement liée à la modification du volume de semence récolté. Au cours de la journée, il a été montré que les béliers prélevés l'après-midi produisent significativement plus de semence que ceux prélevés le matin (Duval et al., 1995). Les auteurs expliquent ce résultat par une augmentation de la libido des mâles au cours de la journée, excités par la vision de la collecte de leurs congénères. Néanmoins, il n'est pas possible dans leur étude de distinguer cet effet d'un changement de comportement du collecteur au cours de la journée. Le rythme de collecte influence également le *nombre de spermatozoïdes* par éjaculat dans de nombreuses espèces. Il a été rapporté, en ovin et en bovin, une augmentation du volume, de la concentration et donc du nombre de spermatozoïdes par éjaculat lorsque la période d'abstinence s'allonge (Mathevon et al., 1998 ; Ollero et al., 1996) et une diminution de ces trois critères avec le numéro d'éjaculat lors d'éjaculations successives dans la plupart des études (Everett et al., 1978 ; Jennings et McWeeney, 1976 ; Ollero et al., 1996). En revanche, Prado et al. (2002) ne retrouvent pas ce résultat en caprin. Ceci est peut être lié au fait que l'intensité de collecte des animaux dans leur étude est moindre que dans celle des autres.

Concernant l'effet du déroulement de la collecte sur la *motilité* de la semence, il a été montré que plus l'intervalle de temps entre collectes augmente, plus la *motilité* du sperme de taureau diminue (Mathevon et al., 1998). Ollero et al. (1996) notent que lors de trois collectes successives, le second éjaculat a toujours la meilleure *motilité* quelque soit l'intervalle de temps entre les collectes (1, 2 ou 3 jours).

L'alimentation, le poids, l'état général Toute sous nutrition nuit au comportement sexuel des animaux (Brown, 1994). Néanmoins, pour des variations de poids dans la normalité, Snowder et al. (2002) ne mettent pas en évidence d'effet significatif du poids des béliers sur leur *libido*.
Plusieurs études ont recherché les effets de l'alimentation sur la production de semence. Brown (1994) dans une revue bibliographique sur plusieurs espèces montrent que la *production de semence* est plus sensible aux restrictions énergétiques et protéiques chez les jeunes que chez les adultes. Une restriction sévère pouvant même conduire à des lésions irréversibles des gonades chez le jeune alors que les effets sont généralement transitoires chez l'adulte. Néanmoins, une sous-nutrition de la mère durant la gestation n'a pas montré d'influence négative significative sur la future production de semence de son agneau (Rae et al., 2002).
Il existe une corrélation positive entre le poids vifs de l'animal et le *nombre de spermatozoïdes* par éjaculat (Brown, 1994 ; Niare, 1984 ; Salhab et al., 2003). Mais cette corrélation diminue avec l'âge de l'animal (Hahn et al., 1969). Le poids de l'animal et la taille des testicules étant liés, Rege et al. (2000) suggèrent l'utilisation de la circonférence du scrotum des béliers comme indicateur de la production journalière en spermatozoïdes. Néanmoins, Langford et al. (1989) ne trouvent qu'une faible corrélation entre le diamètre testiculaire du bélier et le nombre de spermatozoïdes.
Kumar et al. (2006) trouvent une augmentation de la concentration du sperme et donc du *nombre de spermatozoïdes* suite à une supplémentation en zinc de la ration journalière des taureaux. En revanche, Kendall et al. (2000) n'ont pas pu montrer une augmentation satisfaisante du *nombre de spermatozoïdes* suite à une supplémentation de béliers en zinc et sélénium sous forme de bolus. La divergence entre ces résultats est peut être liée au mode d'administration du zinc puisque Kendall et al. (2000) ne trouvent pas d'augmentation significative de la concentration plasmatique en zinc des animaux traités. Kendall et al. (2000) montrent également une augmentation de la *motilité* chez des béliers supplémentés en sélénium. Ceci s'explique par l'action favorable du sélénium sur l'activité antioxydante de la glutathione peroxydase limitant ainsi l'attaque de la membrane des spermatozoïdes.
Toutes atteintes de l'état général nuit à la production de semence de l'animal. Plus spécifiquement, le comportement sexuel des animaux peut être altéré par des affections articulaires ou podales. La gale chorioptique classique, bien que rare, en est une cause non négligeable. En ovin, l'épididymite contagieuse (essentiellement à Brucella Ovis) s'accompagne d'une diminution du *nombre de spermatozoïdes*. Enfin, la France a perdu le 30 août 2006 son statut de pays indemne de fièvre catarrhale ovine. Cette arbovirose peut conduire à la stérilité des béliers. C'est une maladie réputée contagieuse à déclaration obligatoire, donnant lieu à une réglementation de la circulation de la semence provenant des zones infectées (Note de service DGAL/SDSPA/N2007-8255).

L'âge Snowder et al. (2002) rapportent un effet positif de l'âge sur la *libido* des béliers en croissance (augmentation de 0.05 point sur une échelle de 1 à 6 par mois pour des

animaux de moins de 2 ans).
Hahn et al. (1969) mettent en évidence chez le taureau une corrélation positive significative entre l'âge de l'animal et le *nombre de spermatozoïdes* par éjaculat. Un résultat similaire a été retrouvé par Manfredi et al. (1998) sur le bouc et par Salhab et al. (2003) et Rege et al (2000) sur les agneaux. Mais cette capacité de production de semence n'est pas toujours croissante, elle diminue avec le vieillissement du mâle (Hahn et al., 1969).
Chez le jeune, il a été mis en évidence une augmentation de la *motilité* avec l'âge (Salhab et al., 2003). L'effet est différent chez les animaux adultes pour lesquels on note généralement peu de variation de la motilité avec l'âge (Everett et al., 1978 ; Manfredi et al., 1998 ; Mathevon et al., 1998).

Les agents toxiques Sweeney et al. (2007) reportent qu'une exposition de la brebis à l'octyphenol (peinture détergent montrant des propriétés œstrogéniques) de la naissance du jeune mâle à son sevrage tend à diminuer la *motilité* de son sperme à la puberté.

1.2.2.3 Variabilité génétique des caractères augmentant la quantité de semence utilisable

Variabilité entre races Il a été mis en évidence une variabilité de la *libido* entre races, chez les ovins (Boland et al., 1985) et les bovins (Hardin et al., 1981). Ces différences peuvent être liées à une interaction génotype-environnement (Hardin et al., 1981).
Hardin et al. (1981) ont mis en évidence une variabilité de la *production quantitative* de semence entre races chez le taureau qui n'a pas été retrouvée par Manfredi et al (1998) sur le bouc.

Paramètres génétiques Il existe peu d'estimation des paramètres génétiques de la *libido* et les résultats sont très variables en fonction des études. Les valeurs de répétabilité reportées dans la littérature varient de 0.27 (Purvis, 1985 en ovin) à 0.72 (Snowder et al., 2002 en ovin également). Selon les études, l'héritabilité de la *libido* est nulle (0.002 +-0.10 ; Purvis, 1985), moyenne (0.22 +-0.04 ; Snowder et al., 2002) ou forte (0.59 +-0.16 ; Blockey et al., 1978 en bovin). Ces différences sont vraisemblablement consécutives à une variabilité entre espèces, races et entre méthodes de mesures utilisées dans les différentes études (Snowder et al., 2002).
Les résultats concernant les paramètres génétiques du *nombre de spermatozoïdes* divergent. La répétabilité de ce caractère varie entre 0.20 en ovin (Duval et al., 1995) et 0.65 en caprin (Manfredi et al., 1998). La répétabilité du *nombre de spermatozoïdes* est généralement plus élevée chez les béliers adultes (Duval et al., 1995) et ce d'autant plus que la durée d'éclairement est stable (Langford et al., 1989). Les différentes valeurs d'héritabilité rapportées sur ce caractère vont de faible : 0.06 (en ovin ; Duval et al., 1995) à forte : 0.64 (en porcin ; Smital et al., 2005). La divergence entre les héritabilités estimées peut être liée à des variabilités inter espèce et/ou au fait que les calculs sont effectués sur des animaux d'âge différent avec des modèles d'analyse différents (utilisation de la moyenne des observations dans certains cas). Les valeurs d'héritabilités et de répétabilités du *volume* et de la *concentration* rapportées dans la littérature sont généralement du même ordre de grandeur que celles du nombre de spermatozoïdes (Tableau 1.4).
L'héritabilité et la répétabilité de la *motilité* ont tendance à être plus faibles que celles

de la production quantitative de semence. La répétabilité varie de 0.15 (en ovin ; Duval et al., 1995) à 0.64 (en bovin ; Mathevon et al., 1998) et l'héritabilité de 0.01 (en bovin ; Mathevon et al., 1998) à 0.42 (en porcin ; Smital et al., 2005).

Tab. 1.4 – Héritabilités (répétabilités) de la production de semence

Références	Espèce	Volume	Concentration	Nombre de spermatozoïdes	Motilité
Langford et al., 1989	Ovin	(0.62)	(0.35)	(0.50)	(0.26)
Duval et al., 1995	Ovin	0.15 (0.42)	0.06 (0.33)	0.06 (0.19)	0.09 (0.15)
Rege et al., 2000	Ovin	0.11	0.17	0.27	
Manfredi et al., 1998	Caprin	0.54 (0.71)	0.31 (0.70)	0.34 (0.65)	0.12 (0.54)
Mathevon et al., 1998	Bovin adulte	0.44 (0.51)	0.36 (0.61)	0.54 (0.54)	0.01 (0.64)
	Bovin jeune	0.24 (0.42)	0.52 (0.52)	0.38 (0.41)	0.31 (0.53)
Basso et al., 2005	Bovin	0.31	0.24	0.13	0.21
Brandt et Grandjot, 1998	Porcin	0.18 (0.30)	0.26 (0.43)	0.22 (0.46)	0.13 (0.60)
Smital et al., 2005	Porcin	0.58	0.49	0.63	0.42
Garcia-Tomas et al., 2005	Lagomorphe	(0.38)	(0.39)	(0.33)	(0.37)

A notre connaissance, il n'existe pas d'étude estimant les corrélations entre la libido et la production de semence. La corrélation phénotypique entre critères de production de semence est variable selon l'âge des animaux. Il existe une corrélation phénotypique positive entre le volume, la concentration et la motilité du sperme chez les jeunes animaux (Hahn et al., 1969 ; Rege et al., 2000), mais pas de relation particulière entre ces caractères pour les animaux adultes (Everett et al., 1978). Génétiquement, il a été rapporté une corrélation négative entre le volume et la concentration dans de nombreuses espèces et pour tout âge (Basso et al., 2005 ; Rege et al., 2000 ; Smital et al., 2005). En revanche, il n'y a pas de réel consensus sur la liaison génétique qui existerait entre la motilité et les critères de production quantitative de semence. Ceci peut être lié à la subjectivité de la mesure de la motilité.

1.3 Facteurs de variation de la réussite de l'insémination artificielle

Puisque les deux individus du couple interviennent dans les différentes étapes de la reproduction (Cf section 1.1) ; la réussite de l'insémination est dépendante de deux caractères distincts : la fertilité de la femelle d'une part et la fécondance du mâle d'autre part. Les facteurs de variation de la réussite de l'insémination peuvent être spécifiques du mâle (âge, qualité de la semence...), de la femelle (âge, carrière...) ou communs aux deux sexes (année, saison). De plus, si l'insémination est artificielle, il s'ajoute les facteurs liés à ce type d'insémination (inséminateur, mode fabrication paillettes...). Nous allons décrire ces différents facteurs en s'attachant tout d'abord à ceux relatifs au mâle puis à la femelle et enfin ceux qui ne sont spécifiques à aucun des deux sexes.

1.3.1 Variables d'étude

Les variables d'étude utilisées pour analyser la réussite de l'IA sont nombreuses et fonction de la précocité du diagnostic de gestation et du système de reproduction (IA au lot, une ou plusieurs IA...).
Elles peuvent être une mesure directe de la réussite de l'IA (variable binaire : succès/échec) et, en fonction du diagnostic de gestation utilisé, correspondre à l'événement de *la mise bas* (principalement utilisé pour les petits ruminants (Anel et al., 2005 ; Bunge et al., 1990 ; Forgaty et al., 1985)), de la *gestation par cycle* (souvent utilisé en équine (Colenbrander et al., 2003)) ou du *non retour en chaleur* (souvent utilisé en bovin (Nadarajah et al., 1988 ; Ranberg et al., 2003 ; Weigel et Rekaya, 2000)). L'IA étant réalisée sur plusieurs cycles successifs en bovin, le non-retour en chaleur peut être calculé sur un ou plusieurs cycles (J21, J42...) et correspondre à la non gestation après une, deux inséminations ou plus.
Il est également possible d'utiliser une mesure indirecte de la réussite de l'IA. Celle-ci peut être le *nombre d'insémination* réalisées avant gestation (Hayes et al., 1992 ; Melendez et Pinedo, 2007 ; Wall et al., 2003) ou correspondre à un calcul d'intervalle : *intervalle de temps entre mise bas, intervalle de temps entre la mise bas et l'IA fécondante* (Corbet et al., 2006 ; Jagusiak, 2006). Ces intervalles ont le défaut de faire intervenir la durée du temps d'attente avant la remise à la reproduction (intervalle mise bas-première IA) qui est déterminé par l'éleveur. Pour limiter l'interférence des effets de la décision de l'éleveur, il est possible de calculer *l'intervalle de temps entre la première IA et l'insémination fécondante* (Schneider et al., 2006 ; Gonzalez-Recio et Alenda, 2005), mais cet intervalle ne tient pas compte d'une possible difficulté de retour en chaleur de la femelle. L'utilisation de ces mesures d'intervalles n'a de sens que dans les systèmes où la gestion de la reproduction et des inséminations est parfaitement standardisée (bovin). Ces différentes mesures de la réussite de l'IA ne recouvrent pas exactement les mêmes stades physiologiques de la reproduction mais sont fortement corrélées phénotypiquement (Gonzalez-Recio et Alenda, 2005 ; Wall et al., 2003).

1.3.2 Facteurs de variation environnementaux de la réussite de l'insémination liés au mâle

Dans le cadre de l'insémination artificielle, un mâle insémine de nombreuses femelles. La fécondance des mâles constitue donc un point critique dans la réussite d'un schéma de sélection (Colenbrander et al., 2003). On peut rechercher une évaluation de la fécondance mâle au niveau de l'éjaculat ou de l'individu. Au niveau de l'éjaculat, de nombreuses études ont recherché les caractéristiques du sperme qui pouvaient être liées à son pouvoir fécondant (qualités de la semence). Trouver ces critères de qualité permettrait de prédire a priori le pouvoir fécondant d'un éjaculat et de le sélectionner pour fabriquer des doses d'insémination. A l'inverse, connaître les caractéristiques de l'individu affectant la fécondance du sperme, fournirait des informations pour gérer les reproducteurs.

1.3.2.1 La qualité de la semence

Le processus de reproduction étant complexe, l'évaluation de la fécondance du sperme n'est pas aisée. Un bon éjaculat correspond à beaucoup de spermatozoïdes aptes à ef-

fectuer la fécondation, ce qui implique qu'ils sont aptes à rejoindre rapidement le lieu de rencontre des gamètes, qu'ils ont une membrane cytoplasmique et un acrosome intact pour la reconnaissance et la pénétration de ovocyte et enfin qu'ils possèdent un matériel nucléaire intact pour la création de l'embryon. Il existe une multitude de tests de laboratoire cherchant à évaluer la capacité des spermatozoïdes à effectuer ces différentes étapes. On peut les classer en deux catégories : les tests fonctionnels et non fonctionnels.

les tests non fonctionnels

Tests du déplacement des spermatozoïdes

– *Evaluation de la motilité et pourcentage de spermatozoïdes mobiles*
La motilité est une mesure des mouvements de spermatozoïdes. Sa liaison avec la fécondance du sperme tiendrait au fait qu'une bonne motilité traduit une membrane intacte et fonctionnelle (Gadea, 2005). Néanmoins, Ollero et al. (1996) notent que des spermatozoïdes de béliers avec de fortes lésions de membranes peuvent avoir une bonne motilité. Il existe différentes mesures de cette dernière : motilité massale, pourcentage de spermatozoïdes mobiles, évaluation de la motilité individuelle assistée par ordinateur. La plus utilisée en routine est l'évaluation subjective de la motilité massale. Les résultats de corrélation entre motilité et fécondance du mâle sont variables et vont de l'absence d'association (Malo et al., 2004 ; Zhang et al., 1999) à une corrélation positive (Correa et al., 1997 ; Foote, 2003 ; Linford et al., 1976). Ces différences sont probablement le résultat de conditions d'expériences différentes et de la subjectivité du caractère (Rodriguez-Martinez, 2003). Les corrélations étant plus fortes lorsque l'on diminue le biais de subjectivité par un appareil de mesure (Farrell et al., 1998). La technique d'évaluation de la motilité assistée par ordinateur (C.A.S.A.) a été décrite au chapitre précédent (section 1.2.2.1). Il semblerait que le type de mouvement des spermatozoïdes soit lié à la fécondance du sperme. Il a été montré que les mouvements rectilignes sont les plus fortement corrélés avec la fécondance (Malo et al., 2004 ; Rodriguez-Martinez, 2003). L'étude des mouvements des spermatozoïdes permet également d'être un prédicteur de la capacitation des spermatozoïdes, étape de transformation du spermatozoïde essentielle à sa pénétration dans l'ovocyte. Cette capacitation entraîne une modification du mouvement du spermatozoïde, passant d'un mouvement linéaire à un mouvement saccadé en étoile. Distinguer les spermatozoïdes selon leur type de mouvement (progressif, hyperactif=capacités) ne semble pas triviale, Vulcano et al. (1998) ont mis en place une modélisation permettant d'aider au mieux à leur discrimination.

– *Les tests d'activité métabolique cellulaire*
L'activité métabolique cellulaire peut être mise en évidence par la mesure de la concentration en ATP (adenosine triphosphate) du spermatozoïde ou en testant la fonctionnalité des mitochondries par marquage avec une sonde fluorescente. Ces tests devraient traduire la capacité de mouvement des spermatozoïdes. Pourtant, en porcin, il n'a pas été mis en évidence de liaisons significatives entre ces derniers et la fécondance du sperme in vivo (Gadea, 2005).

Les caractéristiques de la membrane plasmatique et de l'acrosome

– *Pourcentage de spermatozoïdes anormaux / morts*
Le décompte des spermatozoïdes anormaux et des spermatozoïdes morts peut être effectué rapidement après coloration de la semence à l'éosine/nigrosine qui se fixe sur les spermatozoïdes ayant une membrane lésée. Il a été reporté une association significative entre le pourcentage de spermatozoïdes anormaux et la fécondance du sperme dans de nombreuses espèces (Correa et al., 1997 ; Gadea, 2005 ; Linford et al., 1976 ; Malo et al., 2004 ; Rodriguez-Martinez, 2003). Colas et al. (1990) montrent que cette proportion est toujours plus forte au printemps qu'à l'automne sur le bélier en milieu naturel et trouvent une forte variation hebdomadaire individuelle. Gundogan et Demirci (2003) trouvent également une variation saisonnière de ce paramètre, en ovin, contrairement à Boland et al. (1985).
Linford et al. (1976) rapportent une corrélation positive (0.67) entre le pourcentage de spermatozoïdes vivants et la fécondance du sperme de taureau. Dans cette espèce, ce pourcentage présente une variabilité liée à la saison (Hardin et al., 1981), alors que Boland et al. (1985) ne trouvent pas d'effet du photopériodisme pour ce critère chez le bélier. Ce pourcentage est plus important chez les béliers supplémentés en sélénium (Kendall et al., 2000).

– *Les tests du statut de la membrane plasmatique*
L'intégrité de la membrane du spermatozoïde est très importante du fait de son rôle comme "barrière de la cellule" mais également comme composant permettant l'interaction entre le spermatozoïde et l'épithélium du tractus génital femelle ou l'ovocyte.
Le test de référence du statut membranaire est le test de gonflement en milieu hypo-osmotique (HOS). Il consiste à placer les spermatozoïdes dans un milieu hypo-osmotique et à observer leurs "déformations" après incubation. Il indique à la fois si la membrane du flagelle est intacte et si elle est fonctionnelle d'un point de vue osmotique. Il s'agit d'un test simple et répétable (Colenbrander et al., 2003 ; Gadea, 2005) qui est corrélé avec la fécondance du sperme de taureau (Correa et al., 1997). Il semble être un meilleur prédicteur de fécondance de la semence congelée que de la semence fraîche (Colenbrander et al., 2003). Certains auteurs ne trouvent pas d'avantage à ce test par rapport aux tests plus classiques (Gadea, 2005). Pour les mêmes raisons que pour la motilité, Kendall et al. (2000) ont montré une influence positive d'une supplémentation en sélénium sur ce test chez le bélier.

– *Le test de l'acrosome*
La vésicule acrosomique est indispensable à la pénétration de la zone pellucide qui n'est possible qu'après capacitation du spermatozoïde. L'intégrité de la vésicule acrosomique est mise en évidence par des tests de fluorescence. Il a été montré, en bovin, que cette dernière est corrélée avec la fécondance du sperme (Correa et al., 1997).

L'intégrité de la chromatine La stabilité de la chromatine (ADN + protéine) du noyau du spermatozoïde est indispensable au développement embryonnaire (Foote, 2003). Sa mise en évidence se fait en évaluant la résistance de l'ADN à une dénaturation induite par la chaleur ou l'acidité. Un colorant fluorescent de couleurs différentes selon qu'il se fixe sur de l'ADN double ou simple (dénaturé) brin permet alors d'identifier l'intégrité

de la chromatine. Il a été montré dans certaines études que ce test était corrélé avec la fécondance du sperme (Evenson et Jost, 2000 ; Januskauskas et al., 2003).

La mesure des protéines séminales Ce sont les protéines dépendantes des sécrétions de l'épididyme et des glandes annexes. Elles sont mesurables par spectroscopie de résonance magnétique (Magistrini, 1999). Parmi ces protéines, il a été montré que l'héparine binding proteine était capable d'influencer la fécondance du sperme chez le taureau (Rodriguez-Martinez, 2003).

Les tests fonctionnels

Test de pénétration du mucus cervical Ce test permettrait de juger, chez la volaille, le nombre de spermatozoïdes qui serait conservé dans l'oviducte (Froman et al., 2002). Correa et al. (1997) ont mis en évidence une relation positive entre les résultats de ce test et la fécondance de taureaux.

Test de pénétration de la zone pellucide Pour Gadea (2005), cette faculté de pénétration expliquerait la majorité de la variabilité entre potentiel de fécondance de différent spermes, du fait d'une interaction entre gamètes. Néanmoins, les relations entre ce test et la fécondance sont contradictoires (Larsson et Rodriguez-Martinez, 2000 ; Rodriguez-Martinez, 2003).

Test de fécondation in vitro Il est a priori le test le plus à même de traduire l'ensemble des fonctions du sperme durant la fécondation (Gadea, 2005). Il existe une différence entre animaux et entre éjaculat d'un même animal sur la capacité de fécondation in vitro (Larsson et Rodriguez-Martinez, 2000). Mais les corrélations entre ce test et le pouvoir fécondant in vivo donnent des résultats contradictoires (Rodriguez-Martinez, 2003 ; Zhang et al., 1999).

Les évaluations de la motilité massale, du pourcentage de spermatozoïdes mobiles, anormaux ou morts correspondent à des tests dits de routine. Les autres tests ne répondent pas aux impératifs des CIA car ils sont coûteux et longs à mettre en oeuvre (Gadea, 2005). Les corrélations entre les différents tests sont variables (Gadea, 2005) car ils ne mesurent pas la même chose. C'est pourquoi certains auteurs préconisent la combinaison de plusieurs tests pour estimer la fécondance (Gadea, 2005 ; Linford et al., 1976 ; Rodriguez-Martinez, 2003). Enfin, notons que la plupart des études analysant la liaison entre qualité et fécondance du sperme sont réalisées dans un cadre expérimental avec des effectifs limités d'éjaculats (Linford et al., 1976 ; Malo et al., 2004 ; Zhang et al., 1999) ; d'où une faible puissance des tests utilisés. De plus, dans certaines études, la fécondance a été jugée par les tests de fécondation in vitro. Or la liaison entre fécondance in vitro et in vivo est discutable (Rodriguez-Martinez, 2003). Larsson et Rodriguez-Martinez (2000) concluent qu'aucun test ne permet d'imiter la complexité des interactions qui existe entre les spermatozoïdes et le tractus génital.

1.3.2.2 Les caractéristiques du mâle

Peu d'études ont analysé la liaison entre les caractéristiques du mâle et sa fécondance du fait de la faible part de variabilité de la réussite de l'insémination imputable au mâle (Boichard et Manfredi, 1994) et par le manque de retour d'informations relatives à celui-ci en routine.
Averill et al. (2004) mettent en évidence une influence positive significative de l'âge des taureaux sur la réussite de l'IA. Néanmoins, il est possible que dans leur étude les jeunes taureaux aient été accouplés avec les femelles les moins fertiles. Bunge et al. (1990) notent que, sur des jeunes béliers entre 5 et 7 mois, la probabilité de réussite de l'insémination est plus faible chez des mâles issus de portée de jumeaux que chez des mâles issus de simple portée. Cette association pouvant être la conséquence d'un poids plus élevé des mâles issus de simple portée et donc d'une puberté plus précoce chez ces derniers.

1.3.3 Facteurs de variation environnementaux de la réussite de l'insémination liés à la femelle

La majeure partie des études de la réussite de l'IA porte uniquement sur l'étude de la fertilité des femelles vraisemblablement parce que les événements reproducteurs de la femelle influence plus la réussite de l'insémination que ceux du mâle (Foote, 2003).

1.3.3.1 La carrière de la femelle

Dans différentes espèces, il a été montré que la probabilité de réussite de l'insémination diminue avec la parité et/ou l'âge de la femelle (Anel et al., 2006 ; Grimard et al., 2006 ; Nadarajah et al., 1988 ; Stalhammar et al., 1994). Plusieurs explications de ce résultat ont été avancées dans la littérature. Cette tendance peut être liée à une diminution de la réponse des brebis à la synchronisation par production d'anticorps anti-PMSG résultante des synchronisations précédentes (Bodin et al., 1997), par la diminution de la qualité des gamètes femelles ou par un dérèglement de la phase lutéale en bovin (Garcia-Ispierto, 2007).
L'intervalle de temps entre la mise bas précédente et l'insémination est également un facteur de variation important de la fertilité femelle dans différentes espèces car il correspond au temps nécessaire au repos de l'appareil génital femelle et à la reconstitution des réserves corporelles. Plus cet intervalle est long, plus la probabilité de réussite de l'insémination est élevée (Anel et al., 2006 ; Grimard et al., 2006).

1.3.3.2 La production laitière

De nombreux auteurs ont mis en évidence, principalement en bovin, une relation phénotypique négative entre la production laitière et la réussite de l'insémination (Melendez et Pinedo, 2007). Cette corrélation peut être la combinaison entre la liaison génétique négative qui existe entre ces deux caractères (Andersen-Ranberg et al., 2005b ; Dematawewa et Berger, 1998 ; Gonzalez-Recio et Alenda, 2005 ; Kadarmideen et al., 2000) et un effet de balance énergétique moins bonne au moment de l'insémination pour les fortes productrices de lait (Grimard et al., 2006).

1.3.3.3 Le poids, l'indice de condition corporelle

La relation entre la condition corporelle de la femelle et sa fertilité a été principalement étudiée en bovin. Les résultats concernant la relation entre l'indice de condition corporelle au moment de l'IA et la réussite de cette dernière sont variables en fonction des études. Il n'existe pas de relation significative entre ces variables pour Grimard et al. (2006) et une relation positive pour Roche (2007). Cette relation peut être en partie expliquée par les corrélations génétiques positives existant entre l'indice de condition corporelle et la réussite de l'IA (Pryce et Harris, 2006).
En revanche, il existe un consensus sur la relation entre les variations de condition corporelle et la réussite de l'insémination. Il existe une relation négative significative entre la perte de poids depuis la mise bas précédente et la réussite de l'IA (Butler, 1998 ; Roche, 2007).

1.3.4 Facteurs de variation environnementaux de la réussite de l'insémination non spécifiques du sexe

1.3.4.1 Facteurs liés à l'insémination

La préparation et le déroulement de l'insémination sont des points critiques de la réussite de l'IA. Les spermatozoïdes vigoureux doivent être correctement inséminés au moment opportun. Il est possible de distinguer deux types de facteurs de variation : le mode de préparation des paillettes (dilueur, taux de dilution) et le déroulement de l'insémination en tant que tel (inséminateur, lieu de dépose de la semence...).

La préparation des paillettes en ovin La semence peut être conservée sous trois formes : congelée (-196°C), réfrigérée (5°C) ou fraîche (15°C). La semence congelée a l'avantage de pouvoir être conservée longtemps contrairement à la semence fraîche qui doit être rapidement mise en place (quelques heures). Néanmoins, le pouvoir fécondant du sperme s'en trouve affecté (Donovan et al., 2004 ; Fernandez-Abella et al., 2003 ; Findlater et al., 1991) et le taux de réussite de l'IA intra-vaginale en semence congelée n'est pas satisfaisant (Salamon et Maxwell, 2000). Ceci est lié à une diminution de la survie des spermatozoïdes dans l'utérus ou à une augmentation de la mortalité embryonnaire précoce (Maxwell et Salamon, 1993).
Le diluant utilisé pour la conservation des spermatozoïdes est variable en fonction de la température de conservation de la semence. Régulièrement de nouveaux essais de diluants et de mode de préparation de la semence sont effectués dans le but d'augmenter le temps de survie des spermatozoïdes ou leur pouvoir fécondant (Cheng et al., 2004 ; D'Alessandro et al., 2001 ; Gil et al., 2003a ; Gil et al., 2003b ; Gil et al., 2000).
Plus que le taux de dilution de la semence, le nombre de spermatozoïdes mis en place est un facteur de variation de la réussite de l'insémination. Fernandez-Abella et al. (2003) montrent qu'à nombre de spermatozoïdes inséminés constant, il n'y a pas d'effet de la concentration et du volume de semence inséminée sur la probabilité de réussite de l'IA.
Enfin, le type de semence utilisée peut jouer un rôle sur sa conservation. Guérin et al. (2003) ont montré la possibilité d'utiliser du sperme epididymaire, ce dernier a l'avantage d'avoir une longue durée de conservation à 4°C.

Le déroulement de l'insémination En semence fraîche, la durée de conservation du sperme étant courte, l'intervalle de temps entre la collecte et l'IA est un facteur de variation de la réussite de l'insémination.
Idéalement, la dépose de la semence doit être réalisée intra-utérine. La cathétérisation du col est aisée en bovin mais quasiment impossible chez les ovins, du fait de la conformation particulière du col de la brebis (Kaabi et al., 2006). L'insémination intra-utérine en ovin nécessite donc un abord chirurgical par coelioscopie. Cette méthode suppose un personnel qualifié, un matériel adéquat et augmente fortement le coût de l'insémination. C'est pourquoi, en ovin, les inséminations se réalisent presque exclusivement en semence fraîche avec une dépose par voie vaginale. Plus la dépose de la semence est profonde par cette voie, plus la probabilité de réussite de l'insémination augmente (Salvador, 2005). La technicité de l'inséminateur semble intervenir sur le lieu de dépose, puisque l'effet inséminateur est significatif dans de nombreuses études (Anel et al., 2005 ; Donovan et al., 2004 ; Garcia-Ispierto, 2007) excepté celle de Salvador et al. (2005) qui étudie l'effet inséminateur ajusté sur le lieu de dépose de la semence. Outre la technicité de l'inséminateur, le matériel utilisé peut intervenir sur le lieu de dépose, ainsi Kaabi et al. (2006) montrent que chez les ovins, un cathéter courbe pénètre plus loin dans le col qu'un cathéter droit.

1.3.4.2 L'année et la saison

L'année et la saison sont des facteurs de variation de la fertilité des femelles et de la fécondance des mâles. Lorsque l'insémination se déroule en semence fraîche, l'année et la saison sont systématiquement identiques pour le mâle et la femelle d'un couple. Dans ce cas, il est difficile d'identifier lequel des deux caractères est influencé par ces facteurs ; excepté dans le cadre de dispositif expérimental contrôlant l'effet de la saison sur l'un ou l'autre sexe (en mimant le photopériodisme par exemple).
L'année est souvent l'un des facteurs de variation majeur de la réussite de l'insémination. En bovin laitier, on note une tendance à la diminution de la réussite de l'IA avec les années. Ceci est vraisemblablement lié à la corrélation génétique négative entre fertilité des femelles et production laitière (Gonzalez-Recio et al., 2006 ; Mackey et al., 2007).
Il a été mis en évidence une saisonnalité de la réussite de l'insémination dans de nombreuses espèces. En bovin, la probabilité de réussite de l'IA est plus élevée en été (jours longs) (Andersen-Ranberg et al., 2005a ; Stalhammar et al., 1994) dans les pays nord européen (Suède, Norvège) alors que celle-ci est plus faible en période chaude au sud de l'Europe (Espagne) (Garcia-Ispierto, 2007). La saisonnalité de la reproduction de certains petits ruminants est bien connue et il est possible de simuler les jours courts chez les femelles par pose d'un implant de mélatonine, ce qui augmente le taux de réussite de l'insémination en ovin et caprin (Abecia et al., 2007 ; Chemineau et al., 1996). Colas et al. (1985), dans une étude sur la relation entre photopériodisme et fécondance du sperme, mettent en évidence une amélioration de la fécondance des béliers en lumière décroissante par rapport à des béliers en lumière croissante.

1.3.4.3 L'élevage et le système d'élevage

L'effet élevage est l'un des facteurs de variation importants de la réussite de l'IA pour différentes espèces. Plus que les différences de localisation géographique entre élevages, ce facteur traduit les différences de conduite d'élevage qui existent entre troupeaux. Cette hypothèse va dans le sens des résultats de Garcia-Ispierto (2007) pour lequel l'effet élevage n'était pas significatif dans une étude où tous les élevages étaient homogènes du point de

vue de la gestion de leurs animaux.

1.3.5 Paramètres génétiques de la réussite de l'insémination

La plupart des études a estimé les paramètres génétiques de la fertilité femelle et seulement quelques études ont réalisé une estimation de la fécondance des mâles ou une estimation conjointe des deux caractères. Comme nous l'avons décrit précédemment (Cf section 1.3.1), il existe de nombreuses variables d'études de la réussite de l'insémination. Celles-ci n'ont pas toute la même interprétation. Elles peuvent être des variables continues (intervalle entre mise bas, intervalle entre la première IA et l'IA fécondante...) ou binaires (mise bas sur IA, gestation sur IA...). Généralement, les valeurs d'héritabilité et de répétabilité obtenues sur les phénotypes binaires de la réussite de l'IA sont plus faibles que celles obtenues sur des phénotypes continus. Les valeurs d'héritabilité sont cohérentes entre les différents travaux, à savoir des valeurs faibles (Tableau 1.5). L'héritabilité de la fertilité femelle est généralement inférieure à 10%. Celle de la fécondance mâle est, généralement, plus faible et inférieure à 5% (Piles et al., 2005 ; Ranberg et al., 2003 ; Varona et Noguera, 2001). Néanmoins, ces faibles valeurs d'héritabilité ne s'opposent pas à la mise en place d'une sélection sur ces caractères car il existe une variabilité génétique bien qu'elle soit masquée par une résiduelle très forte (Boichard et Manfredi, 1994). Les résultats positifs obtenus sur des expériences de sélection divergente en ovin vont dans ce sens (Al-Shorepy et Notter, 1997).
Il existe une grande variabilité dans l'estimation de la corrélation génétique entre fécondance mâle et fertilité femelle. Cette corrélation varie de -0.5 chez le porc (Varona et Noguera, 2001) à +0.7 chez le lapin (Piles et al., 2005). Ces différences sont probablement dues à la difficulté d'estimation de cette corrélation avec de faibles valeurs d'héritabilités ; la corrélation s'accompagnant d'une très faible précision.

Il a été mis en évidence dans différentes études une corrélation génétique négative chez les bovins entre la fertilité femelle et la production de lait (Andersen-Ranberg et al., 2005b ; Boichard et al., 2002 ; Dematawewa et Berger, 1998 ; Gonzalez-Recio et al., 2006 ; Kadarmideen et al., 2000 ; Wall et al., 2003). Pour éviter une détérioration de ce caractère concomitant au progrès génétique fait sur la production de lait, celui-ci doit donc être pris en compte dans les schémas de sélection bovins. 14 pays réalisent à l'heure actuelle une indexation sur la réussite de l'insémination bovine (interbull). La majorité des pays utilise une variable d'analyse binaire (Allemagne, Autriche, France, Israël, Norvège, république tchèque), quelques uns une mesure d'intervalle (Hollande, Suisse, Danemark). Seuls l'Allemagne et l'Autriche estiment conjointement la fertilité des femelles et la fécondance des mâles.

TAB. 1.5 – Héritabilités de la fertilité femelle et de la fécondance mâle

Référence	Espèce	Variable	Fertilité femelle	Fécondance mâle
Matos et al., 1997	OV	MB	0.06•	
Clarke et Hohenboken, 1983	OV	MB	0.02	
Boichard et Manfredi, 1994	BV	MB	0.02	
Stalhammar et al. 1994	BV	NR(56)		<0.01•
Dematawewa et Berger, 1998	BV	DO	0.04	
		INS	0.01	
Kadarmideen et al., 2000	BV	INS	0.01•	
		DG ($1^{ière}$ IA)	0.01•	
Weigel et Rekaya, 2000	BV	NR (56/60/90)	0.03•	
		DG (60/90)	0.02•	
Boichard et al., 2002	BV	MB	0.03•	
Ranberg et al., 2003	BV	NR(56)	0.01	0.01
		CI	0.03	
Wall et al., 2003	BV	NR(56)	0.02	
		INS	0.02	
Averill et al., 2004	BV	DG	0.03*	
Donoghue et al., 2004b	BV	DG ($1^{ière}$ IA)	0.03*	
VanRaden et al., 2004	BV	DO	0.04	
		INS	0.02*	
		NR(70)	0.01*	
Andersen-Ranberg et al., 2005a	BV	NR(56)	0.03*•	
Andersen-Ranberg et al., 2005b	BV	NR(56)	0.01•	
Gonzalez-Recio et al., 2005	BV	INS	0.04•	
Gonzalez-Recio et Alenda, 2005	BV	CI	0.04*	
		DO	0.04*	
		DG	0.04*	
		IFL	0.03*	
		INS	0.02*	
		PR(56/90)	0.05*	
		SF	0.04*	
Jagusiak, 2005	BV	NR(56)/NR(72)	0.01	
Chang et al., 2006	BV	DO	0.04*	
		INS	0.04*	
Corbet et al., 2006	BV	CI	0.04*	
Minick Bormann et al., 2006	BV	DG ($1^{ière}$ IA)	0.03	
Nishida et al., 2006	BV	INS	0.08•	
Spangler et al., 2006	BV	DG ($1^{ière}$ IA)	0.03*•	
Piles et al., 2005	LP	MB	0.06*•	0.01*•
Varona et Noguera, 2001	PC	MB	0.04	0.03

NR(x) : non retour en chaleur (0/1)à x jours, MB : mise bas sur IA (0/1), DG : IA fécondante (0/1), IFL : intervalle de temps entre la première IA et l'IA fécondante, CI : intervalle de temps entre vêlages, DO : intervalle de temps entre le vêlage et l'IA fécondante, INS : nombre d'inséminations avant l'IA fécondante, SF : réussite première IA, PR : taux de gestation avant 56 ou 90 jours, PR=0.25*(233-DO),*écart type<1/3 estimé.
• :moyenne des estimés
OV : Ovin, BV : Bovin, LP : Lapin, PC : Porcin

1.4 Modélisation

Notre étude consiste en l'analyse des données ovines de production de semence et de réussite de l'insémination. Les données de production de semence sont caractérisées par la richesse des répétitions des mesures pour chaque sujet. La réussite de l'insémination est une variable binaire dépendante des effets génétiques et environnementaux des deux individus du couple. Par ailleurs c'est une variable qui est fonction de la production de semence déjà sous contrôle génétique. Il existe un ou des modèles permettant de tenir compte de chacune de ses caractéristiques (Figure 1.2). Dans cette revue bibliographique, nous décrivons brièvement les différents modèles qui ont été ou qui peuvent être appliqués à de telles données.

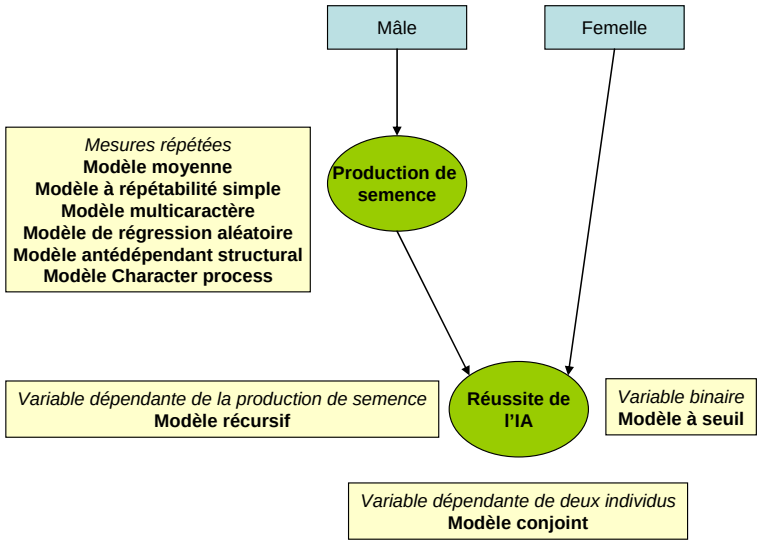


FIG. 1.2 – Modèles d'étude de la réussite de l'insémination et de la production de semence

1.4.1 Rappel sur le modèle polygénique

1.4.1.1 Modèle

Les analyses de génétique quantitative et la pratique de l'amélioration génétique sont largement fondées sur la théorie du déterminisme polygénique selon laquelle un caractère est gouverné par l'expression d'une multitude de gènes à petits effets (Falconer, 1974). Dans ce cadre, le phénotype (P) d'un caractère continu peut être décrit comme la somme d'effets génétiques additifs (G) et environnementaux (E) : P=G+E. Le modèle linéaire mixte gaussien s'adapte à l'étude de ce type de caractères. Les données ($\mathbf{y}$) dépendent d'un vecteur d'effet fixes ($\boldsymbol{\beta}$) et d'un vecteur d'effets génétiques supposés aléatoires ($\mathbf{u}$).

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \boldsymbol{\varepsilon} \tag{1.1}$$

$\boldsymbol{\varepsilon}$ est le vecteur des résidus indépendamment et identiquement distribués selon une loi normale de moyenne nulle. $\mathbf{X}$ et $\mathbf{Z}$ sont les matrices d'incidence qui relient les observations aux effets fixes et aléatoires qui les ont influencées.
On suppose que $var \begin{bmatrix} \mathbf{u} \\ \boldsymbol{\varepsilon} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{1}{\alpha}\boldsymbol{A} & 0 \\ 0 & \boldsymbol{I} \end{bmatrix} \sigma^2_{\boldsymbol{\varepsilon}}$ où $\boldsymbol{A}$ est la matrice de parenté entre tous les

individus, $\alpha = \sigma_\varepsilon^2/\sigma_u^2$ et σ_ε^2 et σ_u^2 sont les variances des résidus et des effets génétiques additifs, respectivement.
L'héritabilité (h^2) du caractère est le rapport entre la variance génétique et la variance totale soit : $h^2 = \sigma_u^2/(\sigma_u^2 + \sigma_\varepsilon^2) = 1/(1+\alpha)$

1.4.1.2 Estimation des paramètres

L'estimation des effets fixes et la prédiction des effets aléatoires du modèle se font de manière simultanée et sont basés sur le BLUE (meilleure estimation linéaire non biaisée) et le BLUP (meilleure prédiction linéaire non biaisée) (Henderson, 1963). Cette méthode revient à trouver les solutions u et $\boldsymbol{\beta}$ du système des équations du modèle mixte (Henderson, 1973) :

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X'X} & \mathbf{X'Z} \\ \mathbf{Z'X} & \mathbf{Z'Z} + \alpha \boldsymbol{A}^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\boldsymbol{\beta}} \\ \hat{\boldsymbol{u}} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X'y} \\ \mathbf{Z'y} \end{bmatrix}$$

Lorsque les composantes de la variance sont inconnues, les variances sont remplacées par leurs estimées dans les équations du modèle mixte. Les estimations de $\boldsymbol{\beta}$ et $\mathbf{u}$ sont alors appelées empirical BLUE, BLUP (EBLUE, EBLUP). Il existe différentes méthodes générales de résolution de ce système d'équations linéaires (méthodes directes et itératives) (Ducrocq, 1994).
Les estimations des composantes de la variance peuvent être obtenues par différentes méthodes. La plus utilisée est la méthode du maximum de vraisemblance restreinte (REML) (Harville, 1977 ; Patterson et Thompson, 1971). Différents algorithmes permettent d'obtenir l'estimation REML : algorithme EM (Dempster et al., 1977), l'algorithme de Newton-Raphson, l'algorithme de Fisher...

1.4.2 Modèles d'étude de la production de semence

Dans la majorité des études de production de semence animale, les mesures ont la particularité d'être répétées dans le temps. C'est-à-dire qu'il existe plusieurs mesures de production pour un même animal. Dans le cadre d'un dispositif expérimental, ces dernières sont généralement réalisées à intervalle de temps régulier et aux mêmes dates pour tous les animaux (Colas et al., 1985 ; Kendall et al., 2000). En dehors de ce cadre, le nombre d'enregistrements et l'intervalle de temps entre mesures sont souvent variables d'un animal à l'autre (Mathevon et al., 1998). Il existe différentes façons de tenir compte de la répétition des mesures dans les modèles d'analyse génétique.

1.4.2.1 Modèle de la moyenne des observations

La première, et la plus simple, approche consiste à faire abstraction de ces répétitions et à utiliser la moyenne des observations de chaque sujet comme variable d'étude :

$$\bar{\mathbf{y}} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e}$$

Où $\bar{\mathbf{y}}$ est le vecteur des moyennes des observations par sujet, $\boldsymbol{\beta}$ est le vecteur des effets fixes, $\mathbf{u}$ est le vecteur des effets génétiques additifs et $\mathbf{e}$ le vecteur des résidus : $\mathbf{e} \sim N(0, \boldsymbol{I}\sigma_{\mathbf{e}}^2)$. $\mathbf{X}$ et $\mathbf{Z}$ sont les matrices d'incidence correspondantes. $\mathbf{u} \sim N(0, \boldsymbol{A}\sigma_u^2)$ où $\boldsymbol{A}$ est la matrice de parenté.

Dans un tel modèle, seuls les facteurs influençant la moyenne des observations peuvent être inclus. Ceci limite le nombre de facteurs de variation étudiés. Cette méthode a pour conséquence d'estimer une héritabilité plus élevée que dans un modèle tenant réellement compte de la répétition des mesures.
Bien que rarement utilisé, ce modèle a été appliqué sur l'étude de la production de semence par Manfredi et al. (1998) et par Smital et al. (2005).

1.4.2.2 Modèle à répétabilité simple

Le modèle le plus couramment utilisé pour tenir compte de la répétition des mesures est le modèle à répétabilité simple. Le principe consiste à inclure un effet environnement permanent dans le modèle génétique :

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Wp} + \boldsymbol{\varepsilon}$$

où les notations sont les même qu'en (1.1). $\mathbf{y}$ est le vecteur des observations individuelles et $\mathbf{p}$ le vecteur des effets d'environnement permanent de matrice d'incidence $\mathbf{W}$. $\mathbf{p} \sim N(0, \boldsymbol{I}\sigma_p^2)$ où $\boldsymbol{I}$ est une matrice identité de taille $n \times n$, n étant le nombre de sujets. L'environnement permanent est un effet constant dans le temps spécifique à chaque sujet. Il peut s'interpréter comme l'effet de l'ensemble des facteurs environnementaux propres à chaque animal constant sur toute la vie de l'animal et non pris en compte par les autres facteurs de variation. Par exemple, l'un de ses facteurs peut être une carence alimentaire de l'animal durant son jeune âge. Dans un tel modèle, la corrélation entre mesures d'un même sujet (la répétabilité du caractère) est la suivante :

$$\textit{répétabilité} = \frac{\sigma_u^2 + \sigma_p^2}{\sigma_u^2 + \sigma_p^2 + \sigma_\varepsilon^2}$$

Ce modèle est le plus fréquemment utilisé pour l'étude des mesures individuelles de production de semence (Basso et al., 2005 ; Mathevon et al., 1998). Il ne tient pas compte de l'ordre dans lequel sont effectuées les mesures et suppose que la corrélation entre mesures d'un même sujet est constante quelque soit l'intervalle de temps entre les enregistrements. De plus, ce modèle fait l'hypothèse qu'il s'agit du même caractère qui s'exprime tout au long de la période d'étude. Cette hypothèse est discutable notamment lors de mesures sur des animaux à différents âges où généralement les caractères adultes sont génétiquement différents des caractères jeunes (la fertilité en bovin, Boichard et al., 2002). D'autres modèles ont été proposés dans la littérature pour mieux tenir compte de la répétition des données au cours du temps (données longitudinales).

1.4.2.3 Modèle multicaractère

Dans ce modèle, chaque mesure à chaque temps est considérée comme un caractère différent des autres et l'ensemble des mesures est analysé à l'aide d'un modèle multicaractère. Pour deux mesures faites au temps t_1 et t_2, le modèle s'écrit sous la forme suivante :

$$\begin{cases} \mathbf{y}_1 = \mathbf{X}_1\boldsymbol{\beta}_1 + \mathbf{Zu}_1 + \boldsymbol{\varepsilon}_1 \\ \mathbf{y}_2 = \mathbf{X}_2\boldsymbol{\beta}_2 + \mathbf{Zu}_2 + \boldsymbol{\varepsilon}_2 \end{cases}$$

Où $\mathbf{y}_1$ et $\mathbf{y}_2$ sont les vecteurs des mesures effectuées au temps t_1 et t_2, respectivement avec : $var\begin{bmatrix} \mathbf{u}_1 \\ \mathbf{u}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_{u_1}^2 & \sigma_{u_1u_2} \\ \sigma_{u_1u_2} & \sigma_{u_2}^2 \end{bmatrix} \otimes \boldsymbol{A}$, et $var\begin{bmatrix} \boldsymbol{\varepsilon}_1 \\ \boldsymbol{\varepsilon}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_{\varepsilon_1}^2 & \sigma_{\varepsilon_1\varepsilon_2} \\ \sigma_{\varepsilon_1\varepsilon_2} & \sigma_{\varepsilon_2}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{I}$. Dans le cas de

n mesures répétées, il est alors nécessaire d'estimer deux matrices de variance covariance (entre valeurs génétiques et entre résidus) de $n(n+1)/2$ paramètres chacune. Ce modèle ne devient donc plus utilisable dès lors que le nombre de mesures par sujet est grand (> 10) ou lorsqu'il existe de nombreuses données manquantes (Gilmour et Thompson, 2006). De plus, il suppose que les mesures ont été effectuées au même temps t_j pour chaque sujet.

1.4.2.4 Modèles de données longitudinales

D'autres modèles ont donc été proposés pour analyser des données répétées pouvant être nombreuses, à intervalle de temps variable et avec des données manquantes. Le principe de ces modèles est de chercher à modéliser la corrélation entre mesures d'un même sujet en minimisant le nombre de paramètres à estimer. Tous ces modèles considèrent les observations comme des fonctions du temps (t) (Diggle et al., 1994) et peuvent s'écrirent sous la forme :

$$\mathbf{y}(t) = \mu(t) + \mathbf{u}(t) + \mathbf{p}(t) + \boldsymbol{\varepsilon} \tag{1.2}$$

Où $\mathbf{y}(t)$ est le vecteur des phénotypes observés, $\mu(t)$ est une composante non aléatoire qui représente par exemple la courbe de production moyenne dans la population d'étude, $\mathbf{u}(t)$ correspond à la déviation individuelle par rapport à cette courbe dû aux effets génétiques, $\mathbf{p}(t)$ est une fonction des effets d'environnement permanent et $\boldsymbol{\varepsilon}$ est le vecteur des résidus indépendants du temps. Les trois principales approches utilisées en génétique quantitative pour modéliser les structures de covariance sont le modèle à régression aléatoire, les modèles antédépendants structuraux et le modèle "character process".

Modèle de régression aléatoire (RR) Ce modèle consiste à définir une fonction paramétrique du temps pour $\mathbf{u}(t)$ et $\mathbf{p}(t)$ (Schaeffer et Dekkers, 1994). Si on considère une déviation linéaire pour la partie génétique, on a $\mathbf{u}(t) = \mathbf{a} + \mathbf{b}t$ où $\mathbf{a}$ et $\mathbf{b}$ sont des vecteurs d'effets aléatoires de moyenne nulle et de variance $var \begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{b} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \boldsymbol{A}\sigma_a^2 & \boldsymbol{A}cov(a,b) \\ \boldsymbol{A}cov(a,b) & \boldsymbol{A}\sigma_b^2 \end{bmatrix}$.
La même modélisation est applicable pour la partie environnement permanent. Les fonctions les plus fréquemment utilisées sont des fonctions polynomiales ou orthogonales polynomiales (Kirkpatrick et Heckman, 1989 ; Kirkpatrick et al., 1990 ; Meyer, 1998). Dans certains cas, des fonctions plus particulières ont été utilisées (Ali et Schaeffer, 1987 ; Robert-Granié et al., 2004 ; Wilmink, 1987).
Les covariances génétiques et environnementales sont également des fonctions du temps. Par exemple si $\mathbf{u}(t) = \mathbf{a} + \mathbf{b}t$, la covariance génétique entre deux temps t_1, t_2 est : $cov(u(t_1), u(t_2)) = var(a) + (t_1 + t_2)cov(a,b) + t_1 t_2 var(b)$
Ce modèle a été largement utilisé dans l'étude des courbes de lactation en bovin (Druet et al., 2003 ; Jamrozik et al., 1997 ; Kettunen et al., 1998) et récemment sur la motilité de la semence des taureaux (Serrano et al., 2006).
Le problème majeur d'un tel modèle pour les fonctions polynomiales d'ordre n est que les variances des effets aléatoires sont également des fonctions du temps d'ordre $(2n)$, ce qui ne correspond généralement pas à la réalité (Gilmour et Thompson, 2006).

Modèle antédépendant structural (SAD) Ce modèle considère que l'observation faite à l'instant t peut être expliquée par les observations précédentes (Gabriel, 1962). Un modèle antédépendant d'ordre 2 considérera que l'observation faite à l'instant t est

fonction des deux observations précédentes. Soit pour le sujet i :

$$\begin{aligned} u_i(t_0) &= e_{u_i}(t_0) \\ u_i(t_1) &= \theta_{11} u_i(t_0) + e_{u_i}(t_1) \\ u_i(t_j) &= \theta_{1j} u_i(t_{j-1}) + \theta_{2j} u_i(t_{j-2}) + e_{u_i}(t_j), j \geq 2 \end{aligned}$$

où $e_{u_i}(t_j) \sim N(0, \sigma_u^2(t_j))$. Pour limiter le nombre de paramètres à estimer dans le modèle, on considère que les paramètres d'antédépendence θ_{1j} et θ_{2j} sont des fonctions paramétriques du temps tout comme la variance d'innovation $\sigma_u^2(t_j)$ (Nuñez-Anton et Zimmerman, 2000). La même modélisation est applicable pour la partie d'environnement permanent. Ce modèle a surtout été utilisé pour modéliser des courbes de croissance (Jaffrezic et al., 2004).

Modèle "character process" (CP) Contrairement aux deux modèles précédents, ce modèle a pour but de structurer directement la matrice de variance covariance des effets aléatoires (génétiques et environnementaux) (Pletcher et Geyer, 1999). Il existe de nombreuses structures de variance covariance possibles. Généralement, les structures utilisées font l'hypothèse d'une diminution de la corrélation lorsque l'intervalle de temps entre mesures augmente. La plus utilisée pour l'étude des courbes de lactation est une structure autorégressive d'ordre 1 : pour tout sujet i, $corr(p_i(t_n), p_i(t_m)) = \rho^{|m-n|}$, où ρ est un paramètre de corrélation à estimer (Carvalheira et al., 2002 ; Sawalha et al., 2005). La même modélisation est applicable sur la partie génétique. Ce modèle n'a jamais été utilisé pour l'étude de la production de semence.

Dans une étude par simulation, Jaffrézic et Pletcher (2000) montrent que, comparativement aux modèles RR et SAD, le modèle CP est celui qui modélise le mieux la structure de covariance. En revanche, alors que l'extension au cas multicaractère du modèle RR est aisée, celle-ci est plus complexe pour les modèles SAD et CP et nécessite encore quelques investigations.

1.4.3 Modèles d'étude de la réussite de l'insémination

La réussite de l'insémination a trois particularités. La première est d'être, dans le cadre de notre étude, une variable binaire. La seconde est de dépendre conjointement des deux individus du couple. La troisième est d'être, a priori, dépendante des caractéristiques de l'éjaculat utilisé pour l'IA. Or ces caractéristiques sont des caractères héritables du mâle. Les modélisations théoriquement adaptées à chacune de ces particularités sont présentées dans cette section.

1.4.3.1 La réussite de l'insémination en tant que variable binaire

L'expression discrète de certains caractères, comme la réussite de l'insémination, ne rentre plus dans le contexte du déterminisme polygénique selon lequel un caractère peut être décrit comme la somme des effets génétiques additifs et environnementaux. Ceci a posé de nombreux problèmes d'analyse (Foulley et Manfredi, 1991). Actuellement, le modèle à seuil est utilisé en génétique pour analyser ce type de données.

Définition du modèle à seuil Wright (1934) introduit en 1934 la théorie du modèle à seuil pour l'analyse du nombre de doigts de cobaye. Le principe consiste à considérer l'existence d'un phénotype sous-jacent continu (η) suivant une loi normale. Lorsque ce dernier dépasse un certain seuil (τ), le phénotype observé est un succès (1), en dessous de ce seuil c'est un échec (0).

$$\boldsymbol{\eta} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \boldsymbol{\varepsilon}$$

où les notations sont identiques au modèle (1.1) avec $\boldsymbol{\varepsilon} \sim N(0, 1)$, le vecteur des résidus. Alors, si l'on place le seuil à l'origine, on obtient

$$Prob(y = 1) = \Phi(\mu/\sqrt{\sigma_u^2 + 1})$$

où μ est l'espérance de η.
D'un point de vue statistique, le modèle à seuil est un cas particulier de la théorie des modèles linéaires généralisés mixtes de lien canonique la fonction probit (inverse de la fonction de répartition de la loi normale centrée réduite,Φ) et de prédicteur linéaire égal à la somme des effets génétiques additifs et environnementaux.

Estimation des paramètres dans le modèle à seuil Comme pour les caractères continus, l'inférence statistique repose sur l'estimation des effets fixes et sur la prédiction des effets aléatoires. Différentes méthodes d'estimation des paramètres de position et de dispersion ont été proposées : l'approche linéaire et son extension au modèle mixte (GSK-FI), l'approche par la quasi-vraisemblance des observations (GAR), l'approche par le mode conjoint a posteriori (MAP), toutes trois décrites par Foulley et Manfredi (1991) et l'approche Bayésienne proprement dite (Sorensen et al., 1995). Néanmoins l'approche GSK-FI n'a jamais été utilisée dans le cadre d'une analyse génétique (Foulley et Manfredi, 1991).

- Méthode GAR
  Succinctement, la méthode GAR (Gilmour et al., 1985) se décompose en deux étapes. Les effets aléatoires n'étant pas observés, la première étape consiste à se libérer du conditionnement aux effets aléatoires pour travailler dans un modèle marginal. Néanmoins, la loi des observations conditionnellement aux effets fixes et aléatoires est une loi de Bernouilli tandis que la distribution marginale des observations après intégration sur les effets aléatoires n'est plus accessible eu égard aux corrélations induites par le vecteur des effets aléatoires (modèle surdispersé). Il est donc nécessaire de faire appel à la méthode de la quasi-vraisemblance (vraisemblance ne faisant intervenir que la moyenne et la variance des observations) que l'on maximise pour obtenir l'estimation des effets fixes. La maximisation de cette quasi-vraisemblance n'est pas aisée et elle fait appel à une solution approchée par approximation de la matrice de variance-covariance permettant de se ramener aux équations classiques d'Henderson utilisée dans le modèle linéaire mixte. Ces équations permettent d'obtenir une estimation des effets fixes (BLUE) ainsi qu'une prédiction des effets aléatoires (BLUP). A partir des solutions des équations d'Henderson, il est ensuite possible d'obtenir les estimations des composantes de la variance.
- Méthode MAP
  La méthode consiste à obtenir la distribution a posteriori des paramètres de position par le théorème de Bayes. La distribution des paramètres de position sachant les données, la moyenne et la variance de ces paramètres est proportionnelle au produit entre la vraisemblance des données (loi binomiale) et la distribution a priori

des paramètres de position en fonction de leurs moyennes et leurs variances (loi normale). L'estimateur ponctuel des paramètres de position choisi par Gianola et Foulley (1983) est le mode de cette distribution a posteriori. Celui-ci est obtenu par un système itératif. L'obtention de la variance des effets aléatoires est estimée à partir des solutions obtenues à l'étape précédente par maximisation de leur vraisemblance marginale.

– Méthode Bayésienne
Dans le cadre du modèle à seuil, l'approche bayésienne proposée par Sorensen et al. (1995) repose sur la distribution conjointe a posteriori des paramètres de dispersion, de position et des variables sous-jacente conditionnellement aux observations et aux a priori. Inclure la sous-jacente comme un paramètre inconnu à estimer correspond à l'approche "d'augmentation des données" permettant l'obtention de distributions a posteriori identifiables.

$$p(\beta, u, \eta, \sigma_u^2|y, \xi) \propto p(\eta|\beta, u)p(u|\sigma_u^2)p(\sigma_u^2|\xi)p(y|\eta, \beta, u, \sigma_u^2, \xi)$$

où ξ est le vecteur des hyperparamètres de la loi a priori de σ_u^2 (gamma inverse, mais la loi uniforme peut être également utilisée), les lois a priori des effets fixes étant considérées comme des uniformes (non visibles dans l'équation précédente).
La distribution conjointe de la loi a posteriori des paramètres est obtenue par l'échantillonnage de Gibbs, i.e échantillonnage de chacun des paramètres à partir de leurs lois conditionnelles a posteriori.
$p(\beta|u, \eta, \sigma_u^2, y) \propto p(\eta|\beta, u)$ qui est une loi normale en β_j, le $j^{ième}$ effet fixe.
$p(u|\beta, \eta, \sigma_u^2, y) \propto p(u|\sigma_u^2)p(\eta|\beta, u)$ qui est une loi normale en u_k, le $k^{ième}$ effet génétique.
Avoir considéré la sous-jacente comme un paramètre à estimer fait que les deux distributions correspondent à l'échantillonnage de Gibbs effectué dans le cadre d'un modèle linéaire où les observations ont été remplacées par la valeur de la variable sous jacente.
$p(\sigma_u^2|\beta, \eta, u, y, \xi) \propto p(\sigma_u^2|\xi)p(u|\sigma_u^2)$ qui est une gamma inverse si la loi a priori de la variance génétique était une gamma inverse et une gamma inverse tronquée si la loi a priori était une uniforme.
$p(\eta|\beta, u, \sigma_u^2, y)$, correspond à un échantillonnage des η_i dans des lois normales tronquées à gauche ou à droite en fonction de l'observation y_i.

Héritabilité dans le cadre du modèle à seuil L'héritabilité du caractère est facilement calculable sur l'échelle sous jacente (Foulley et Manfredi, 1991) :

$$h^2_{x-scale} = \frac{\sigma_u^2}{\sigma_u^2 + 1}$$

La variance génétique sur l'échelle observée est :

$$\sigma^2_{u_{p-scale}} = \Phi_2(\tilde{\mu}, \tilde{\mu}, h^2_{x-scale}) - \Phi^2(\tilde{\mu})$$

où $\tilde{\mu} = \frac{\mu}{\sqrt{\sigma_u^2+1}}$ et $\Phi_2(\alpha, \beta, \gamma)$ est la fonction de répartition de la loi binormale réduite d'arguments α, β et de corrélation γ. L'approximation au premier ordre de la formule précédente au voisinage de $h^2_{x-scale} = 0$, conduit à

$$\sigma^2_{u_{p-scale}} = h^2_{x-scale}\phi^2(\tilde{\mu})$$

où $\phi^2(\tilde{\mu})$ est la densité de la loi normale réduite (Dempster et Lerner, 1950). L'héritabilité sur l'échelle observée est alors estimée par :

$$h^2_{p-scale} = \frac{\sigma^2_u}{\sqrt{\sigma^2_u + 1}} \times \frac{\phi^2(\tilde{\mu})}{\phi(\tilde{\mu})(1 - \phi(\tilde{\mu}))}$$

Limites du modèle à seuil Quelque soit la méthode d'estimation utilisée, il a été rapporté dans la littérature quelques limites concernant l'estimation des paramètres dans le cadre du modèle à seuil. Ces limites sont principalement la conséquence d'un manque d'information par cellule d'effet fixe ou aléatoire pour permettre une bonne estimation des paramètres. Ce manque d'information peut être la conséquence d'une probabilité de succès du caractère trop faible ou trop forte, d'un nombre de niveaux d'effets fixes ou aléatoire trop important (modèle animal / modèle père). Dans le cas des effets fixes, ce problème est bien connu sous le nom d'Extrem Case Problem (ECP), signifiant qu'il existe des niveaux d'effets fixes pour lesquels toutes les observations sont de la même catégories (0 ou 1). Dans le cadre des approches fréquentistes, ce cas conduit à des estimations tendant vers l'infini (division par 0). Pour éviter ce problème, il est possible de fixer des bornes aux estimations ou de modifier les données. La meilleure approche pour éviter ce problème est de considérer les effets comme aléatoires et non plus comme fixes. Dans le cas de l'approche bayésienne, le problème numérique ne se pose plus et l'ajustement du modèle est possible. Néanmoins, lorsqu'il existe de nombreux ECP, l'approche bayésienne a tendance à surestimer les valeurs d'héritabilité (Hoeschele et Tier, 1995). Proposer un a priori normal pour les effets fixes permet théoriquement de limiter ce problème en évitant les a posteriori impropres (Moreno et al., 1997). Mais, cette approche diminue le biais sans l'éliminer complètement (Hoeschele et Tier, 1995). Même lorsque l'ECP ne se présente pas, mais qu'il y a peu d'information par niveau d'effet fixe, on note une tendance à la surestimation de l'héritabilité pour toutes les méthodes (Gilmour et al., 1985). Dans le cas des effets aléatoires, le même problème de non normalité des lois a posteriori se pose dans l'approche bayésienne lorsqu'il y a peu d'information par niveau aléatoire (par sujet par exemple), et ce même lorsque l'on n'augmente pas les données (Moreno et al., 1997). Sorensen et al. (1995) et Hoeschele et Tier (1995) recommandent, dans ce cas, d'utiliser un modèle père. Tempelman (1998) déconseille l'utilisation du modèle animal lors d'utilisation des méthodes fréquentistes. De plus, l'approximation de la matrice de variance covariance faite dans la méthode GAR n'est valide que dans le cas où la variance de l'effet aléatoire est faible, que la taille des groupes est suffisamment importante et qu'il n'y a pas trop de niveau d'effets aléatoires. Lorsque les familles sont de petites tailles, qu'il y a peu de sujets par père, on note une tendance à la sous estimation de l'héritabilité par la méthode GAR et une surestimation de l'héritabilité par l'approche bayésienne dans un modèle père. En ce qui concerne les estimations des valeurs génétiques, Abdel-Azim et Berger (1999) rapportent, lors de simulations, une diminution de la qualité de leurs estimations lorsque la prévalence du caractère est trop forte ou trop faible, que l'héritabilité est faible ou que les données sont trop déséquilibrées.

Approximation du modèle à seuil par un modèle linéaire De nombreux auteurs ont cherché une approximation du modèle à seuil par un modèle linéaire mixte classique car les estimations des paramètres sont plus facile à obtenir dans ce cadre (Luo et al., 2001 ; Matos et al., 1997a ; Matos et al., 1997b ; Meijering et Gianola, 1985 ; Ramirez-Valverde et al., 2001 ; Varona et al., 1999a ; Varona et al., 1999b ; Weller et al., 1988). Il a été montré

que le modèle linéaire peut être une bonne approximation du modèle à seuil lorsque la prévalence du caractère est moyenne (entre 25 et 75%) (Meijering et Gianola, 1985) et que le nombre de descendant par père est suffisamment important (Ramirez-Valverde et al., 2001). L'approximation linéaire est régulièrement utilisée, notamment pour l'étude de la réussite de l'insémination (Stalhammar et al., 1994 ; Matos et al., 1997a).

Remarque : Pour mémoire, l'analyse d'un caractère binaire peut être réalisée par une approche très différente du modèle à seuil : le modèle beta-binomial. La méthode repose sur l'hypothèse selon laquelle la probabilité d'observation du caractère par famille suit une loi beta. Malheureusement ce modèle n'est que rarement utilisé car il n'est pas applicable lorsque les données sont déséquilibrées ou qu'il y a plus d'un effet fixe ou d'un effet aléatoire (Magnussen et Kremer, 1995).

1.4.3.2 La réussite de l'insémination en tant que phénotype dépendant de deux sujets

Comme il a été précédemment expliqué, la réussite de l'insémination est un phénotype dépendant des deux individus du couple. On peut donc considérer que ce phénotype est sous la dépendance de facteurs génétiques et environnementaux propres au mâle et à la femelle. C'est-à-dire qu'il existe de manière sous jacente deux caractère distincts : la fertilité de la femelle et la fécondance du mâle (Averill et al., 2006 ; Weigel et Rekaya, 2000). Il est possible de réaliser une estimation conjointe de ces différents facteurs en les incluant dans un modèle unique. Ce modèle s'inscrit, tout comme le modèle à effet maternel (Maria et al., 1992 ; Robinson, 1996), comme un cas particulier des modèles incluant plusieurs effets génétiques (Bijma et al., 2007). Néanmoins, de nombreuses études analysent la réussite de l'insémination en ne considérant que les facteurs femelles dans leurs modèles (Andersen-Ranberg et al., 2005a ; Dematawewa et Berger, 1998 ; Gonzalez-Recio et Alenda, 2005 ; Kadarmideen et al., 2000 ; Nishida et al., 2006). L'effet du mâle est parfois pris en compte en incluant le mâle de service comme effet aléatoire sans tenir compte des liens de parentés entre mâles (Averill et al., 2004 ; Boichard et Manfredi, 1994 ; Donoghue et al., 2004a ; Donoghue et al., 2004b ; Spangler et al., 2006). La variance mâle estimée est généralement très faible, ceci pourrait expliquer pourquoi certains auteurs n'en tiennent pas compte. Enfin, plus récemment, quelques études ont cherché une estimation génétique conjointe de la fertilité femelle et de la fécondance du mâle en incluant la matrice de parenté existante entre mâles (Piles et al., 2005 ; Ranberg et al., 2003 ; Varona et Noguera, 2001). En revanche, aucune étude n'a inclus les facteurs de variation environnementaux spécifiques du mâle. Ceci peut s'expliquer simplement par le fait qu'en routine, la remontée des informations relatives aux mâles fait souvent défaut.
Les modèles conjoints utilisés pour l'étude de la réussite de l'IA ont toujours considéré que les effets mâles et femelles s'associaient de manière additive. Notre étude suppose que l'association peut également se faire sous forme de produit. Le modèle produit sera détaillé dans le chapitre de l'étude de la réussite de l'IA.

1.4.3.3 La réussite de l'insémination et le modèle récursif

Nous avons montré que certaines caractéristiques de la semence sont des facteurs de variation de la réussite de l'insémination, notamment la motilité du sperme. Cette dernière est également un caractère à part entière sous la dépendance de facteurs génétiques et environnementaux du mâle. Ces caractères correspondent bien aux hypothèses relatives à l'uti-

lisation du modèle récursif (Gianola et Sorensen, 2004). Si on considère deux phénotypes A et B, tels que A est un facteur de variation de B, analyser ces deux phénotypes selon les hypothèses du modèle récursif consiste à réaliser l'analyse multicaractère suivante. Soient y_{iA}, y_{iB} les observations de l'individu i pour les caractères A et B,

$$\begin{cases} y_{iA} = \mathbf{x}_{iA}^{'}\boldsymbol{\beta}_A + u_{iA} + \varepsilon_{iA} \\ y_{iB} = \lambda_{BA} y_{iA} + \mathbf{x}_{iB}^{'}\boldsymbol{\beta}_B + u_{iB} + \varepsilon_{iB} \end{cases} \tag{1.3}$$

où $\boldsymbol{\beta}_A, \boldsymbol{\beta}_B$ sont les vecteurs des effets fixes de vecteurs d'incidence respectifs $\mathbf{x}_{iA}^{'}, \mathbf{x}_{iB}^{'}$. u_{iA}, u_{iB} sont les valeurs génétiques additives de l'individu et $\varepsilon_{iA}, \varepsilon_{iB}$ les résidus. λ_{BA} correspond au coefficient de régression de l'effet du phénotype A sur B. Les matrices de variance-covariance entre effets aléatoires sont celles du modèle multicaractère classique (Cf section 1.4.2.3). Dans ce modèle, u_{iB} ne correspond plus à la somme de l'ensemble des effets génétiques additifs influençant y_{iB} puisqu'il existe des effets génétiques additifs inclus sous le terme y_{iA}. Si l'on considère que $\mathbf{x}_{iA}^{'} = \mathbf{x}_{iB}^{'} = \mathbf{x}_{i}^{'}$, il est possible de simplifier le modèle par :

$$\begin{cases} y_{iA} = \mathbf{x}_{i}^{'}\boldsymbol{\beta}_A + u_{iA} + \varepsilon_{iA} \\ y_{iB} = \mathbf{x}_{i}^{'}\boldsymbol{\beta}_B^{*} + u_{iB}^{*} + \varepsilon_{iB}^{*} \end{cases} \tag{1.4}$$

avec $\boldsymbol{\beta}_B^{*} = \boldsymbol{\beta}_B + \lambda_{BA}\boldsymbol{\beta}_A, u_{iB}^{*} = u_{iB} + \lambda_{BA}u_{iA}, \varepsilon_{iB}^{*} = \varepsilon_{iB} + \lambda_{BA}\varepsilon_{iA}$. Ce qui revient à un modèle multicaractère où il est possible d'utiliser la formule habituelle du calcul de l'héritabilité.

Cette méthodologie n'a jamais été appliquée pour l'étude de la réussite de l'insémination car la motilité n'a, à notre connaissance, jamais été incluse comme facteur de variation de la réussite de l'insémination dans le cadre d'étude génétique. Elle a été utilisée pour l'étude de la liaison entre fertilité et difficulté de vêlage (Lopez de Maturana et al., 2007) et appliquée sur données simulées (Legarra et Robert-Granié, 2006).

Chapitre 2

PROTOCOLE D'ETUDE

L'étude que nous avons réalisée avait pour objectif d'analyser les *facteurs de variation environnementaux et génétiques* ayant une influence sur la *production de semence* des béliers d'une part et sur la *probabilité de réussite de l'insémination artificielle* d'autre part. Les résultats que nous avons obtenus, leurs interprétations, leurs extrapolations sont conditionnés par le type d'enquête et la qualité des informations que nous avons utilisées pour les analyses.
Dans ce chapitre nous décrivons comment ont été sélectionnées, validées et analysées les données de l'étude. Les analyses ont porté sur les données d'éjaculats de bélier et d'inséminations de couples béliers-brebis.
Nous avons dans un premier temps défini les échantillons d'analyse. Ceci correspond au descriptif du recrutement des béliers et des brebis de l'étude et de la sélection des éjaculats et des inséminations de ces animaux. Ce descriptif correspond à la partie enquête de ce chapitre. Dans un deuxième temps, nous avons associé à chaque élément (éjaculat, insémination) de l'échantillon les informations nécessaires aux analyses. C'est à dire associer à chaque éjaculat les mesures de volume, concentration, motilité, déroulement de la collecte, etc... correspondantes et à chaque insémination son résultat, le descriptif de son déroulement, etc... Cette étape est décrite dans la partie "données" de ce chapitre. Elle s'accompagne de la validation des informations et donc de l'exclusion des données non conformes pouvant conduire à des biais dans les analyses. Enfin, la dernière partie de ce chapitre passe en revue les différentes analyses réalisées, permettant de répondre à la problématique de l'étude.

2.1 Enquête

2.1.1 Population cible et source

La population cible (celle à laquelle nous voulons extrapoler les résultats) ayant motivée l'étude de la production de semence est la population des béliers de centre d'insémination français (CIA). Celle de l'analyse de la réussite de l'IA est la population française de béliers servant à l'insémination et celle des femelles inséminées. La population source (celle dans laquelle sont sélectionnés les animaux de l'étude) est constituée des animaux pour lesquels les données de production de semence et de réussite de l'IA étaient disponibles, à savoir les béliers et les femelles inséminées par 6 des 14 CIA français pour l'étude de la production de semence et par 5 de ces 6 CIA pour l'étude de la réussite de l'insémination. Ces 6 et 5 CIA effectuent respectivement 96 et 95% des IA françaises. Leur choix n'a pas été fait en fonction de leurs résultats de production de semence ou de réussite de l'IA. On peut donc considérer que les béliers et brebis servant à l'étude sont représentatifs de la population cible et que les résultats obtenus seront extrapolables à cette population. Trois de ces CIA effectuent leurs inséminations préférentiellement en race laitière : *Confédération Générale de Roquefort* (race Lacaune), *Ovitest* (race Lacaune) situés dans l'Aveyron et *CDEO* situé dans les Pyrénées Atlantique (principalement races Manech tête rousse, Manech tête noire et Basco-Béarnaise). Les 3 autres CIA élèvent des races allaitantes : *Insem-ovin* en Haute vienne (principalement races Texel, Vendéen et Charollais), *GIE BMC* en Haute Loire (race Blanc du Massif Central) et *CIA Verdilly* dans l'Aisne (principalement race Ovin Ile de France).

2.1.2 Type d'enquête, cohortes d'étude

Le recueil des informations a été réalisé a posteriori à travers une enquête d'observation de type longitudinale sur plusieurs années.

– *Pour l'étude de la production de semence*
La date de début d'enquête, variable d'un CIA à l'autre, a été déterminée a posteriori en fonction de la mise à disposition des données de collectes par les CIA. La date de point identique pour tous, a été fixée au 31 décembre 2004. Durant l'enquête, les béliers de chaque CIA ont été suivis au sein d'une cohorte dynamique (entrée et sortie des animaux de la cohorte tout au long de l'étude).
Les critères d'inclusion des béliers dans la cohorte ont été les suivants : pour la première année d'enquête, tout animal de race concernée par l'étude (race majoritaire du CIA) présent en CIA, et ayant au moins un enregistrement de collecte cette année là a été inclus dans la cohorte. Pour les années suivantes, tout animal débutant ses collectes de testage est inclus dans la cohorte. Les animaux entrant en testage sont préalablement sélectionnés par les CIA sur des critères généralement indépendants de la production de semence (croissance, famille, typage PrP, refus de collecte à l'entraînement...). Il n'a pas été possible d'obtenir un descriptif détaillé de ces critères pour chaque animal.
Les animaux sont exclus de la cohorte d'étude au moment de leur réforme par les CIA. La première cause de réforme d'un animal est l'évolution de son index de production, viennent ensuite les réformes d'origine pathologique (arthrite, problèmes respiratoires ou métaboliques...) et les réformes liées à la production de semence. Cependant nous n'avons pas mis en évidence de différence significative (au seuil de 5%) de moyenne annuelle de production de semence entre les animaux qui allaient être réformés et ceux gardés en centre.

Tab. 2.1 – Descriptif des cohortes d'étude de la production de semence par centre d'insémination

	Durée de l'enquête en année	Nb de béliers suivis	Race des béliers[a]	Temps moyen de participation des béliers en année	Moyenne d'âge annuelle de la cohorte (min-max)	Taux d'incidence inclusion / exclusion par bélier-année[b]
GIE BMC	2	142	BMC	1.46	2.2-2.5	0.09 / 0.13
Insem ovin	4	181	TEX, VEN	1.84	1.2-2.3	0.13 / 0.29
CIA Verdilly	5	121	OIF	2.20	2.8-3.5	0.12 / 0.09
CDEO	5	1509	MTR, MTN, BB	1.84	1.8-2.0	0.20 / 0.25
Confédération	9	2064	LAC	2.37	1.9-2.9	0.28 / 0.26
Ovi-test	6	1615	LAC	2.36	2.3-3.0	0.24 / 0.24

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, OIF=Ovin Ile de France, TEX=Texel, VEN=Vendéen

[b]nombre de béliers entrés ou sortis du CIA sur la somme du nombre d'années de présence de chaque bélier

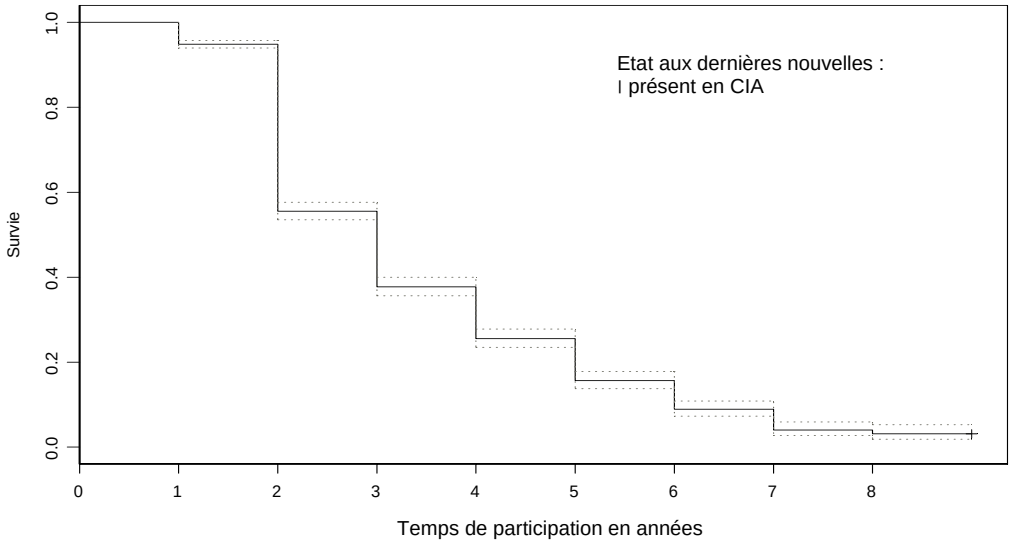


FIG. 2.1 – Courbe de survie de Kaplan-Meier de la présence dans la cohorte d'étude pour Confédération roquefort

Le tableau 2.1 donne un descriptif synthétique des cohortes de chaque CIA. Le nombre de béliers inclus dans chaque cohorte est variable en fonction des centres, les effectifs étant plus importants pour les centres laitiers que pour les centres allaitants. Excepté pour le CIA GIE BMC pour lequel l'enquête se déroule sur peu de temps, la durée moyenne de participation des béliers à l'étude par CIA est proche de 2 ans. La moyenne annuelle d'âge des béliers présents en CIA est un peu variable d'une année sur l'autre, on observe généralement une diminution de cette moyenne à partir de 2002, année au cours de laquelle a débuté la sélection pour PrP. Cette sélection a entraîné une élimination plus importante des animaux déjà en centre. Les mouvements d'animaux sont plus importants pour les centres laitiers que pour les centres allaitants (Taux d'incidence d'inclusion et d'exclusion plus important). Sur l'exemple de la courbe de survie des béliers de Confédération Roquefort (Figure 2.1) on remarque que le taux de survie dans la cohorte est relativement stable les deux premières années puis chute à la fin de la seconde année. Cette chute correspond aux réformes importantes des béliers suite aux résultats de leur testage mis en place 2 ans auparavant. De 3 à 8 ans de temps de participation, le taux de survie décroît ensuite régulièrement.

– *Pour l'étude de la réussite de l'insémination*
La date de début d'enquête a été fixée au 1 janvier 2000 et les critères d'inclusion et d'exclusion des béliers ont été identiques à ceux de l'étude de la production de semence. La durée d'enquête est donc, excepté pour les CIA BMC et Insem-ovin, de 5 ans pour tous les centres. La population de femelles incluse dans cette partie de l'étude correspond aux femelles inséminées en race pure durant cette période par les béliers de la cohorte (Tableau 2.2). Pour les femelles laitières, ne sont incluses que les femelles inscrites au contrôle laitier officiel (CLO). Sélectionner uniquement les femelles inscrites au CLO ne constitue vraisemblablement pas un biais dans

l'analyse. En effet, Leymarie (2005), dans une étude préliminaire, ne trouve pas de différence significative de probabilité de réussite de l'IA entre femelles inscrites et non inscrites au CLO. Seule une partie des femelles est inséminée chaque année avec une proportion variable en fonction des races. En 2005, 41.5% des brebis laitières ont été inséminées et 4.7% des brebis allaitantes. La sélection des femelles mises à la reproduction par insémination est fonction de plusieurs critères (Index, réussite à l'IA l'année précédente...).

Tab. 2.2 – Descriptif des cohortes d'étude de la réussite de l'insémination par centre d'insémination

	Durée de l'enquête en année	Nb de brebis suivies	Race des brebis[a]	Temps moyen de participation des brebis en année	Moyenne d'âge annuelle de la cohorte (min-max)	Taux d'incidence inclusion / exclusion par brebis-année
GIE BMC	2	16141	BMC	1.21	3.6-3.8	0.31/0.34
Insem-ovin	4	11700	TEX, VEN	1.34	3.3-3.5	0.51/0.25
CDEO	5	118294	MTR, MTN, BB	1.95	3.5-3.5	0.32/0.22
Confédération	5	139534	LAC	2.00	3.0-3.1	0.31/0.22
Ovi-test	5	150518	LAC	1.69	3.0-3.1	0.31/0.32

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, OIF=Ovin Ile de France, TEX=Texel, VEN=Vendéen

2.1.3 Echantillons d'analyse

– *Pour l'étude de la production de semence*
L'échantillon d'analyse est constitué de l'ensemble des collectes individuelles des béliers de la cohorte d'étude (c'est-à-dire les collectes au cours desquelles on ne mélange pas, avant analyse, dans un même tube les éjaculats de plusieurs animaux).

– *Pour l'étude de la réussite de l'insémination*
L'échantillon d'analyse correspond aux inséminations artificielles réalisées entre 2000 et 2004 par les béliers de la cohorte sur les femelles définies à la section 2.1.2.

L'échantillon d'étude a l'avantage de porter sur des ovins de catégories différentes (laitier / allaitant), chaque catégorie étant représentée par différentes races, différents centres, différents systèmes d'élevage. Cette diversité, prise en compte par des analyses distinctes, permettra de dissocier les facteurs de variation de la production de semence et de la réussite de l'IA spécifiques à chaque race (ou chaque centre) de ceux communs à tous les ovins et constituera ainsi un argument supplémentaire dans l'établissement de liens de causalité. De plus, la centralisation de données issues de sources différentes permettra de mieux identifier les difficultés d'une remontée et d'une valorisation de l'information des CIA en routine.

2.2 Données

2.2.1 Origine

Pour les deux études, il a été nécessaire de centraliser des informations provenant de diverses sources. Pour l'étude de la production de semence, il fallait associer à chaque éjaculat l'ensemble des informations relatives au mâle et au déroulement de la collecte. Pour l'étude de la réussite de l'insémination, à chaque insémination devait être associé l'ensemble des informations relatives au mâle, à la femelle et au déroulement de l'insémination. Il s'agit des caractéristiques de la collecte ayant servie à l'IA, des informations sur la préparation et le déroulement de l'insémination, du résultat de l'insémination, de la carrière de la femelle et des liens de parentés entre individus (annexe, Tableau 4.5). Les 2 sources d'information étaient :

- ***Les données des centres d'insémination***

  - *Les fichiers d'enregistrements de collecte* Il s'agit des enregistrements effectués en routine par les techniciens des CIA au cours de la collecte des béliers. Le déroulement et la saisie des informations de collecte sont identiques pour tous les CIA. Pour un mâle donné, le mélange de 1 à 3 éjaculats collecté dans un vagin artificiel sur une période de 2 à 5 minutes est évalué immédiatement après collecte. Le volume est directement lu sur un tube gradué, la concentration est mesurée par spectrophotomètre et la motilité est évaluée subjectivement à l'aide d'un microscope sur une échelle continue de 0 à 5 à partir d'une goutte non diluée ni colorée de sperme. Ces données sont centralisées par le CIA sous forme de fichier annuel.
  - *Les fichiers de bulletins d'insémination* Ils comportent les informations relatives à la synchronisation des femelles et à la réalisation de l'IA par lot d'insémination (dose de PMSG, opérateur de pose et retrait éponge, opérateur d'IA...).
  - *Les fichiers "individuels"* Il s'agit de fichiers associant à chaque mâle la femelle inséminée et la date de mise-bas correspondante. Ce sont des fichiers clef qui permettent de faire la liaison entre l'éjaculat et la femelle inséminée. Ils ne sont pas disponibles pour les centres allaitants.

- ***Les données du CTIG***
  Ce sont les fichiers issus des chaînes nationales du contrôle de performance. Pour les races laitières, il s'agit des informations du contrôle laitier officiel, de lutte et d'agnelage qui ont été recueillies par les techniciens des organismes de contrôle laitier, et pour les races allaitantes, des informations recueillies par les techniciens des E.D.E.. Ces informations sont vérifiées par un centre régional informatique, centralisées au CTIG et valorisées par l'INRA. Pour les centres allaitants, cela correspond aux fichiers que nous appellerons de lutte, de mise bas et de généalogie ; pour les centres laitiers, ce sont les fichiers du contrôle de performance et de généalogie. Ces fichiers nous permettent de connaître l'ensemble de la carrière reproductrice et productrice d'une femelle et les liens de parentés entre les individus. Dans certains cas, il y a une redondance de l'information avec les fichiers des CIA (date de mise bas par exemple) ce qui permet une validation croisée des informations collectées.

2.2.2 Centralisation des informations

A l'heure actuelle, chaque CIA possède son propre système d'exploitation (base ACCESS, fichier SAS, table EXCEL...) et de mode de saisie de l'information. La première étape de la centralisation des données a donc été la standardisation intra et inter centres des enregistrements de collecte, de bulletin d'insémination et de résultat individuel. Cette étape n'est pas nécessaire pour les données du CTIG déjà validées. La seconde étape a consisté au regroupement des différentes sources d'information. C'est à dire l'association de chaque éjaculat au résultat de l'insémination (Figure 2.2). Les informations fournies par les centres laitiers (bulletin d'I.A., fichier individuel, fichier de collecte) permettent de faire le lien entre l'éjaculat de chaque bélier, la femelle inséminée et les caractéristiques de l'insémination. Celles fournies par les centres allaitants ne permettent pas d'associer directement la femelle à l'éjaculat. Cette association doit être réalisée grâce aux données de lutte du contrôle de performance. Le résultat de l'insémination et la carrière reproductrice de chaque femelle est directement disponible à partir des fichiers du contrôle de performance laitier mais nécessite de recouper les informations de lutte et de mise bas en ovins allaitants. Le regroupement de ces sources d'informations n'avait jamais été fait auparavant et a soulevé de nombreuses difficultés décrites en détail dans Leymarie (2005). L'étude de la production de semence des béliers a été réalisée à partir des fichiers d'enre-

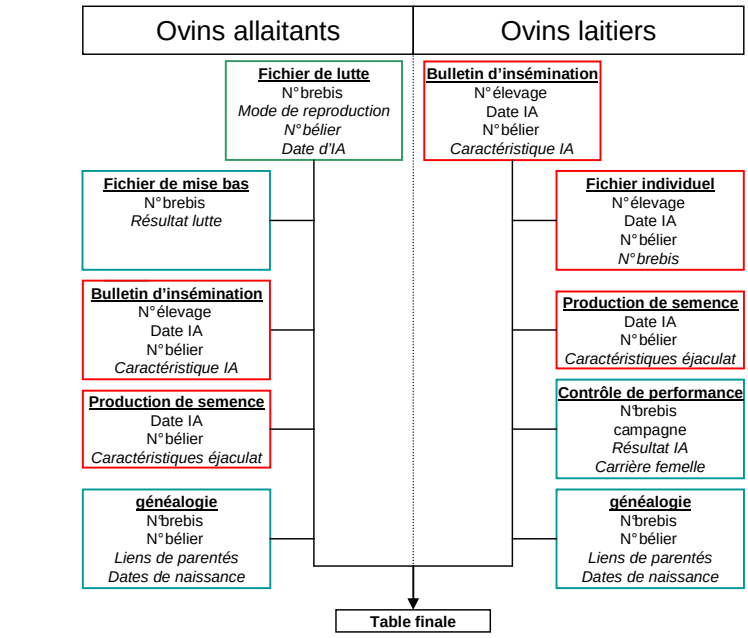


Figure 1: Etapes de centralisation de l'information des centres laitiers et allaitants

Données issues du centre d'insémination
Données issues du contrôle de performance
En gras, souligné : nom des tables
En italique : information nouvelle apportée par la table
En format standard : information permettant de faire le lien avec les tables précédentes

FIG. 2.2 – Etapes de centralisation de l'information des centres laitiers et allaitants

gistrement de collecte avant regroupement avec les données d'insémination. L'étude de la fertilité a été faite à partir de la table "finale".

2.2.3 Validation

Le fichier d'enregistrement de collecte constituant un fichier d'étude à part entière, nous avons validé ces informations avant regroupement avec les autres données.

2.2.3.1 Fichier d'étude de la production de semence

Nous avons exclu de l'analyse les enregistrements comprenant des informations non valides (volume par éjaculat>3mL, motilité>5, erreur d'identifiant du bélier). Les effectifs de collectes obtenus après validation sont décrits dans le Tableau 2.3. En moyenne, seulement 2% des enregistrements initiaux ont été éliminés. Remarquons que l'intégralité des enregistrements du CIA Verdilly est conservée car ce dernier a saisie les informations a posteriori selon un schéma d'enregistrement que nous lui avions proposé.
La saisie de l'ensemble des informations n'est pas réalisée de manière standard à chaque

Tab. 2.3 – Effectifs des enregistrements de collectes obtenus après validation des données par CIA et par année

CIA	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	total	%initial[a]
GIE BMC								1241	1188	**2450**	98
CDEO					5050	5312	5955	6230	5816	**28363**	92
Confédération	6800	6420	7061	6801	7459	8431	8903	10303	9063	**71241**	99
Insem ovin						796	555	652	595	**2598**	99
Ovi-test				15240	14401	15558	15377	14489	13973	**89038**	99
CIA Verdilly					824	912	602	778	799	**3915**	100
									Total	**197605**	

[a](effectif après validation/effectif avant validation)*100

collecte. En effet, les centres d'insémination sont essentiellement intéressés par les collectes avec lesquelles ils fabriqueront des doses d'insémination (motilité supérieure à 4 ou 3.5 selon les centres, concentration supérieure à 1.4). L'enregistrement des autres collectes n'est alors pas, que partiellement ou différemment effectué ce qui entraîne des biais de sélection ou de classement sur certaines variables (Tableau 2.4).

- Dans certains centres, le nombre de sauts effectués par l'animal au moment de la collecte n'est pas enregistré mais fixé à 2. Ceci entraîne un biais de classement sur cette variable et sur le calcul du volume par éjaculat (volume collecte/nombre de sauts). L'importance de ce biais sur l'analyse sera vraisemblablement minime puisque dans les CIA enregistrant le nombre de sauts, et en supposant qu'ils ne différent pas des autres centres sur cette variable, 96% des collectes correspondent à des cas où l'animal a effectivement réalisé 2 sauts.
- Le CIA CDEO n'enregistre pas les collectes qui ne serviront pas à produire des doses d'insémination (motilité inférieure à 4 ou concentration inférieure à 1.4 milliard de spermatozoïdes) ce qui a pour conséquence de surestimer l'intervalle de temps entre collectes. Ce biais de classement non différentiel peut entraîner une sous-estimation de l'association pouvant exister entre cet intervalle et la production de semence. Remarquons que depuis, suite à notre demande, le CIA CDEO effectue cet enregistrement.

TAB. 2.4 – Biais mis en évidence

	Enrg. Collecte si …*		Saisie information si motilité < seuil utilisation pour…°			Eng. Nb. Sauts	Variables pour lesquelles il existe un biais de classement	Variables pour lesquelles il existe un biais de sélection
	Motilité<4	C° <1.4	Volume	Concentration	Motilité			
BMC	O	O	O	O	O	N	Nombre de sauts Volume par éjaculat	
CDEO	N	N	N	N	N	O	Intervalle entre collecte	Collectes de motilité < 4
Confédération	O	O	O	O	O	N	Nombre de sauts, Volume par éjaculat	
Insem ovin	O	O	N	N	O	N	Nombre de sauts Volume par éjaculat	Volume et concentration de motilite <4
Ovi-test	O	O	O	N	O	O		concentration de motilite <4
CIA Verdilly	O	O	O	O	O	O		

*N=pas d'enregistrement de la collecte, O=enregistrement de la collecte
°N=pas de saisie de la variable si la motilité< seuil utilisation de la semence,O= saisie de la variable si la motilité< seuil utilisation de la semence

– Enfin, pour certains centres, dans le cas où la motilité est inférieure au seuil d'utilisation de la semence ; le volume et/ou la concentration ne sont pas notés. Il existe donc un biais de sélection sur ces variables. Néanmoins, dans les centres pour lesquels il n'y avait pas cette sélection, nous avons vérifié qu'il n'existait pas de différences significatives entre le volume et la concentration des collectes de motilité inférieure et supérieure au seuil d'utilisation de la semence.

2.2.3.2 Fichier d'étude de la réussite de l'insémination

Nous avons exclu, de l'analyse de la fertilité, les enregistrements non représentatifs de l'IA dite de "routine". Il s'agit des enregistrements d'insémination correspondant à des essais, ceux identifiés comme ayant eu des problèmes particuliers (perte d'éponge, brebis pleine avant IA, non inséminée…). Nous avons également exclu les enregistrements pour lesquels nous avions un doute quant à la fiabilité de l'information. Ce sont les lots d'insémination pour lesquels toutes les femelles ont mis bas le même jour, ceux ayant un pourcentage de gestation sur IA<5%, ceux ayant un pourcentage de gestation en fin de saison<50%, les enregistrements pour lesquels l'intervalle mise-bas-IA suivante était inférieur à 17 jours, ceux où la femelle ne met pas bas mais a des agneaux ou une production laitière, ceux pour lesquels l'intervalle de temps entre la collecte et l'IA était négatif. Suite à cette validation des données, 83 à 99% des IA de "routine" ont été conservées pour l'analyse (tableau 2.5).
L'analyse descriptive des données de chaque race après validation est reportée dans les rapports fournis à chaque CIA (David, 2006).

TAB. 2.5 – Effectif d'IA par CIA et par race après validation des données

CIA	Race[a]	Effectif IA utile	%initiale
GIE BMC	BMC	15863	98
CDEO	MTR	147018	96
	MTN	36643	99
	BB	41048	99
Confédération	LAC	247651	96
Insem-ovin	TEX	6272	98
	VEN	6049	96
Ovi-test	LAC	227633	83

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, TEX=Texel, VEN=Vendéen

2.3 Analyses réalisées

Deux études distinctes mais complémentaires constituaient le projet de thèse : l'étude de la production de semence des béliers d'une part (volume, concentration, nombre de spermatozoïdes par éjaculat et motilité) et celle du résultat de la réussite de l'insémination d'autre part. Pour chacune de ces études nous avons réalisées différentes analyses.

Vis-à-vis de l'étude de la production de semence, les CIA ont exprimés trois attentes. Ils souhaitaient connaître les principaux facteurs de variation environnementaux de la production, savoir si la production d'un animal en testage était prédictive de celle qu'il aura en tant qu'améliorateur et enfin connaître les paramètres génétiques pour savoir si une sélection pouvait être envisageable sur ces caractères.
Dans un premier temps, pour tenir compte de la répétition des mesures pour chaque sujet, nous avons analysé les données à l'aide d'un modèle à répétabilité simple. Dans cette partie de l'étude, nous avons fait le choix de ne pas tenir compte des liens de parentés entre individus pour les races ne disposant que de peu d'effectif. L'analyse a donc été réalisée pour chaque race en incluant ou non la matrice de parenté entre individus (modèle génétique ou non). Les analyses ont été faites en multicaractère pour les modèles génétiques et en unicaractère pour les modèles non génétiques.
Les hypothèses du modèle à répétabilité simple sont discutables (Cf section 1.4.2). C'est pourquoi, dans un deuxième temps, nous avons réalisé une nouvelle analyse des données sous les hypothèses d'un modèle "character process". Nous espérions avec une telle approche, extraire plus d'information des données (en connaissant les corrélations entre effets aléatoires) et obtenir de "meilleures" estimations des paramètres. Nous avons, tout d'abord, développé ce modèle sur l'exemple du volume de sperme en race Lacaune. Les résultats que nous avons obtenus montraient que ce modèle s'ajustait mieux aux données que le modèle à répétabilité simple. Afin de vérifier si ce modèle était valable pour les autres caractères de production de semence ; nous l'avons, ensuite, appliqué aux données de concentration, nombre de spermatozoïdes et motilité en unicaractère. De plus, par souci de généralisation des résultats, ceci a été fait pour toutes les races de l'étude. Enfin, nous avons réalisé l'extension multicaractère du modèle sur l'exemple des données de race Lacaune.
En disposant de l'analyse de l'ensemble des données de production de semence selon ces deux modèles (Tableau 2.6), nous avons pu comparer les avantages et inconvénients de

chaque approche selon les données à analyser et les attentes formulées (hiérarchisation des effets fixes ou estimation des valeurs génétiques...)

Vis-à-vis de l'étude de la réussite de l'insémination, les CIA souhaitaient connaître les

TAB. 2.6 – Analyses réalisées pour l'étude de la production de semence

Variables d'étude	volume, concentration, nombre de spermatozoïdes, motilité massale				
	modèle à répétabilité simple		modèle "character process"		
Modèle	Modèle génétique multicaractère jeune-adulte	Modèle non génétique unicaractère jeune-adulte	Modèle génétique unicaractère jeune-adulte	Modèle génétique multicaractère adulte	Modèle non génétique unicaractère jeune-adulte
Races concernées[a]	LAC1 MTR LAC2	MTN, BB, TEX, VEN, OIF, BMC	LAC1, LAC2, MTR	LAC1	MTN, BB, TEX, VEN, OIF, BMC

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, TEX=Texel, VEN=Vendéen

principaux facteurs de variation environnementaux et les paramètres génétiques de ce caractère.
La centralisation des informations que nous avons réalisée nous permettait d'associer à chaque résultat de l'insémination l'ensemble des facteurs relatifs au mâle et à la femelle ; ce qui constitue une particularité des données ovines. Nous avons voulu tenir compte de l'ensemble de ces informations dans l'étude de la réussite de l'IA en réalisant une analyse conjointe de la fécondance des mâles et de la fertilité des femelles. Dans un premier temps, nous avons supposé que les facteurs génétiques et environnementaux des deux individus du couple s'associaient de manière additive (modèle additif). Nous avons réalisé une première analyse ayant pour objectif d'évaluer l'intérêt d'une modélisation conjointe. Nous avons donc comparé un modèle additif conjoint rassemblant l'ensemble des informations du mâle et de la femelle à des modèles d'étude plus simples ne considérant que les effets d'un seul sexe. Cette comparaison a été réalisée sur les données d'une race de l'étude (Lacaune). Le modèle conjoint s'ajustant mieux aux données que des modèles plus simples, nous avons appliqué ce dernier à l'ensemble des données afin de répondre aux attentes des CIA.
Malgré la quantité d'information incluse dans le modèle, ce dernier expliquait peu les données. Il est possible que cela soit la conséquence d'une modélisation non adaptée au caractère étudié ; les informations ne s'associant peut être pas de manière additive. Nous avons donc recherché une autre forme d'association entre la fécondance des mâles et la fertilité des femelles : le modèle produit. Nous avons dans un premier temps testé ce modèle produit sur des données simulées puis nous l'avons appliqué aux données ovines de race Manech tête rousse (Tableau 2.7).
La réussite de l'IA peut également être modifiée suite à la mise en place d'une sélection sur des caractères qui lui sont corrélés. Ce problème a été largement rapporté en bovin, où la fertilité femelle est négativement corrélée avec la production laitière (Andersen-Ranberg et al., 2005b ; Boichard et al., 2002). Cette corrélation n'a jamais été estimée en ovin, elle fait l'objet de la dernière partie du projet de thèse.

TAB. 2.7 – Analyses réalisées pour l'étude de la réussite de l'insémination

Variables d'étude	réussite de l'insémination			
Modèle	modèle additif		modèle produit	
	Comparaison du modèle additif conjoint à des modèles plus simples	Modèle génétique conjoint		
Races concernées[a]	MTR	LAC1, LAC2, MTR, MTN, BB, BMC, TEX, VEN	données simulées	MTR

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, TEX=Texel, VEN=Vendéen

Chapitre 3

ETUDE DE LA PRODUCTION DE SEMENCE

3.1 Introduction de l'étude de la production de semence

La quasi totalité (≈99.5%, Perret et Lagriffoul, 2005) des inséminations artificielles ovines en France est réalisée en semence fraîche par voie vaginale. Du fait du cycle reproducteur des ovins (reproduction en jours courts) et de certaines contraintes économiques (chute du prix et de la demande en viande d'agneau passée Noël, fermeture annuelle des laiteries par exemple) la plus grande partie des inséminations ovines est réalisée pendant une assez courte période de l'année (Figure 3.1). Par conséquent, les CIA sont contraints d'entretenir un nombre important de béliers pour en posséder suffisamment pendant les fortes périodes de demande d'insémination. Les professionnels sont donc naturellement intéressés par une augmentation du nombre de doses qu'un bélier peut produire quotidiennement, sans pour autant en détériorer la qualité, sous entendu la fécondance.
Le nombre de doses produites par un bélier peut être augmenté en modifiant les méthodes de fabrication des paillettes (diminution du nombre de spermatozoïdes par paillette par exemple) et/ou en augmentant la quantité de semence utilisable qu'il produit quotidiennement. Le premier facteur d'augmentation sort du contexte de notre étude et nous nous sommes uniquement intéressés au second.
Trois critères influencent le nombre de paillettes produites : la libido du mâle, le nombre de spermatozoïdes par éjaculat, étroitement lié au volume et à la concentration de l'éjaculat et la motilité du sperme puisqu'en dessous d'un seuil de motilité de 4 ou 3,5 la semence n'est pas utilisée. Il n'existe aucun renseignement sur la libido du mâle dans les enregistrements réalisés en routine par les CIA, ce caractère n'a donc pas pu être étudié. En revanche, nous disposons des informations sur les caractéristiques de chaque collecte. Les quatre variables d'études choisies ont été le *volume par éjaculat*, la *concentration*, le *nombre de spermatozoïdes par éjaculat* et la *motilité massale*.

Les CIA ont exprimé plusieurs attentes face à cette étude. Tout d'abord, ils souhaitaient

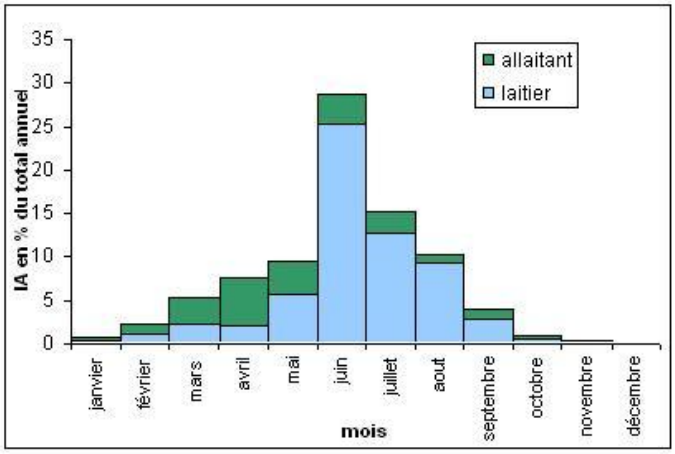


FIG. 3.1 – Distribution annuelle de l'IA ovine en France en 2004 (Perret et Lagriffoul, 2005)

obtenir une estimation et une hiérarchisation des facteurs de variation de la production de semence spécifique à chacune de leurs races. Ensuite, ils souhaitaient une estimation

des paramètres génétiques ou à défaut de la variabilité inter-sujet dans le cas de race d'effectif faible (races Manech tête noire, Basco-Béarnaise, Texel, Vendéen, Blanc du Massif Central, Ovin Ile de France). Enfin, ils voulaient savoir si la production d'un jeune animal en testage pouvait être prédictive de celle qu'il aura adulte en tant qu'améliorateur. Pour répondre à l'ensemble de ces questions, nous avons choisi de réaliser une étude par race par centre et par catégories d'animaux (jeunes/adultes).

La structure des données de collectes, similaires entre les différents centres, était intéressante au niveau de la répétition des mesures pour chaque sujet. Au cours d'une année, chaque bélier est collecté de manière répétée à intervalle de temps variable. De plus, les béliers adultes sont également collectés de manière répétée d'une année sur l'autre. Les statistiques correspondant à ces répétitions sont résumées dans le tableau 3.1. nous avons modélisé la production de semence en tenant compte de ces répétitions à l'aide, dans un premier temps, d'un modèle à répétabilité simple et, dans un deuxième temps, d'un modèle "character process" .

Tab. 3.1 – Statistiques descriptives du nombre de collectes par animal en fonction des races

Race[a]	animaux jeunes		animaux adultes		
	Nombre d'animaux	Nombre moyen de collectes par animal	Nombre d'animaux	Nombre moyen de collectes par année et par animal	Nombre moyen d'années de collecte par animal
LAC1	2020	18	974	18	2.1
LAC2	1406	43	947	36	1.8
MTR	465	10	437	11	1.6
MTN	81	9	132	8	1.8
BB	103	11	114	12	1.7
BMC	85	14	78	10	1.5
OIF	92	13	71	10	1.7
TEX	56	13	63	6	1.4
VEN	65	12	68	5	1.5

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, OIF=Ovin Ile de France, TEX=Texel, VEN=Vendéen

3.2 Etude de la production de semence selon un modèle à répétabilité simple

3.2.1 Introduction de l'étude de la production de semence selon un modèle à répétabilité simple

Pour répondre aux attentes des CIA vis à vis de l'étude de la production de semence, il a fallu considérer les caractères de production de l'animal jeune comme différents de ceux

de l'animal adulte et sélectionner les facteurs génétiques et environnementaux spécifiques à chaque caractère distinct ainsi défini. Nous avions pour objectif d'appréhender les cohérences et singularités de chaque race et chaque centre étudiés. Chaque analyse a donc été réalisée par race intra-centre, soit neuf analyses différentes.
Ces premières analyses de la production ont été réalisées sous l'hypothèse que la corrélation entre mesures d'un même sujet était constante au cours du temps (modèle à répétabilité simple). Le choix des facteurs de variation environnementaux initiaux à inclure dans chaque modèle a été réalisé en deux temps (sélection initiale, recodification) selon la méthode décrite par Bouyer et al (1995). A la fin de cette étape, l'ensemble des facteurs a été re-codifié en classe. La sélection des facteurs de variation a ensuite été faite selon une procédure pas à pas descendante. Le modèle de départ contenait tous les facteurs de variation environnementaux initiaux, toutes les interactions de premier ordre ayant une interprétation biologique ainsi qu'un effet aléatoire sujet. Les modèles ont été comparés par le test du maximum de vraisemblance. Ces deux étapes ont été réalisées indépendamment pour l'ensemble des races et des variables d'étude.
Le modèle ainsi défini a été utilisé pour les estimations des effets fixes et de la variance inter-sujets des races de faible effectif (Basco-Béarnaise, Manech tête noire, Blanc du massif central, Texel, Vendéen, Ovin Ile de France). Pour les races d'effectif plus important (Lacaune1, Lacaune2, Manech tête rousse), nous avons inclus la matrice de parenté dans le modèle (modèle génétique) et réalisé une analyse multicaractère. Il a été impossible de faire converger un modèle multicaractère unique sur les huit variables. C'est pourquoi, les estimations des paramètres ont été obtenues à l'aide de six modèles multicaractère distincts. Deux modèles multicaratère entre critères de production de semence des jeunes ou des adultes et quatre modèles multicaratère entre jeunes et adultes, un pour chaque variable d'étude (volume, concentration, nombre de spermatozoïdes et motilité). L'article "Genetic and environmental effects on semen traits in Lacaune and Manech tête rousse AI rams" présente l'analyse et les résultats obtenus à l'aide d'un modèle génétique sur deux races. Les résultats obtenus pour les autres races sont présentés à la suite de l'article.

3.2.2 Article 1 : Genetic and environmental effects on semen traits in Lacaune and Manech tête rousse AI rams

Genet. Sel. Evol. 39 (2007) 405–419
© INRA, EDP Sciences, 2007
DOI: 10.1051/gse:2007011

Available online at:
www.gse-journal.org

Original article

Genetic and environmental effects on semen traits in Lacaune and Manech tête rousse AI rams

(*Open Access publication*)

Ingrid DAVID[a*], Xavier DRUART[b], Gilles LAGRIFFOUL[c], Eduardo MANFREDI[a], Christèle ROBERT-GRANIÉ[a], Loys BODIN[a]

[a] Station d'amélioration génétique des animaux, INRA, UR631, BP 52627, 31320 Castanet-Tolosan Cedex, France
[b] Physiologie de la reproduction et des comportements, INRA - CNRS UMR1291, 37380 Nouzilly, France
[c] Institut de l'Élevage, ANIO, BP 42118, 31320 Castanet-Tolosan Cedex, France

(Received 4 May 2006; accepted 22 February 2007)

Abstract – Data from 51 107 and 11 839 ejaculates collected on rams of the "*Lacaune*" and "*Manech tête rousse*" breeds, respectively, were analysed to determine environmental and genetic factors affecting semen production traits (ejaculate volume, semen concentration, number of spermatozoa and motility) in young ($\leqslant$ 1 year) and adult ($\geqslant$ 2 years) rams. Fixed effects and variance components were estimated using multiple trait animal models within each breed. For all traits, the main environmental effects identified were year, season, number of ejaculations, daily variation, interval from previous to current collection and age. Heritability estimates were moderate for volume, concentration and number of spermatozoa (0.12 to 0.33) and lower for motility (0.02 to 0.14). Genetic correlations between ages differed from 1 for all traits (0.14 to 0.90), indicating that semen characteristics corresponded to different traits in young and adult rams. Genetic and phenotypic correlations among traits within age category were globally similar for the different breeds and categories of animals.

ram / semen / environmental factor

1. INTRODUCTION

In the ovine species, more than 800 000 artificial inseminations (AI) are performed each year in France with fresh semen. The insemination technique is used during a limited period of the year, therefore semen production units

* Corresponding author: Ingrid.David@toulouse.inra.fr

Article published by EDP Sciences and available at http://www.gse-journal.org
or http://dx.doi.org/10.1051/gse:2007011

need to produce a large amount of useful semen per day with a limited number of rams. For a given preservation technique, the number of doses produced per ejaculate depends on the volume, sperm concentration and sperm motility. These traits are affected by environmental, management, physiological status and genetic effects. The principal environmental effects reported in the literature are the age of the ram, season or photoperiodic treatment, nutrition, rhythm of collection, collector and daily period [2, 4, 6, 8, 12, 15, 17, 21–23]. A wide range of genetic parameter estimates of semen traits have been reported in the literature but limited data are available for sheep [7, 22].

In order to improve their efficiency, French AI centres are interested in (1) the identification of the main environmental effects affecting semen production (volume, concentration, number of spermatozoa and motility); (2) estimation of the corresponding genetic parameters; and (3) prediction of adult ($\geqslant$ 2 years) semen production based on early production in young rams ($\leqslant$ 1 year). To cover these requirements, a study was performed on semen production traits in both adult and young rams. This paper presents the results obtained on two sets of similar data recorded at two AI centres with different breeds: Lacaune and Manech tête rousse.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Data

Routine recorded semen production data were provided by two AI centre members of the ANIO (association nationale des centres d'insémination ovine). Data were collected from "Lacaune" (LAC) rams during the years 1996–2004 and "Manech tête rousse" (MTR) rams during the years 2000–2004. Each breed was housed in a separate AI centre located in the southwest of France: Aveyron (LAC) and Pyrénées Atlantiques (MTR). Rams were involved in a dairy selection scheme and belonged to two categories: young rams under progeny testing and proven adult rams. Only records of ejaculates corresponding to the intensive period of ram collection (May to August), after photoperiodic treatment in one centre or a melatonin implant in the other, were used for the analysis. In total, 51 107 and 11 839 ejaculates of LAC and MTR rams were analysed, respectively. Data were collected over a 1 to 5 year period depending on the rams. The interval between collections within year varied from 1 to 28 days. Detailed data descriptions are presented in Table I.

All ejaculates were obtained after natural ejaculation in an artificial vagina by the same team of collectors during the entire period. For a given ram the

Table I. Description of data recorded in AI centres.

	Center 1		Center 2	
	Adult	Young	Adult	Young
Volume* (mL)	0.96 (0.32)	0.67 (0.23)	1.05 (0.32)	0.58 (0.26)
Concentration* ($\times 10^6$ spz·mL^{-1})	3.52 (0.69)	3.33 (0.74)	4.50 (0.80)	4.10 (0.90)
Number of spermatozoa*	3.41 (1.29)	2.26 (0.97)	4.80 (1.70)	2.50 (1.30)
Motility*	4.70 (0.10)	4.64 (0.12)	4.70 (0.20)	4.60 (0.30)
Number of collections recorded	7328	4511	36 480	14 627
Number of rams	465	436	1880	974
Average number of records per animal (minimum-maximum)	18 (1–183)	10 (1–31)	36 (1–183)	8 (1–17)
Number of sires	111	131	230	197
Number of animals in the final pedigree file	5796		20 761	

* Average (s.e.).

pool of 1 to 3 successive ejaculates, obtained over a 2–5 min period, was evaluated immediately after collection. Three traits were evaluated for each pool: volume which was read directly from a graduated collection tube (mL), semen concentration which was determined using a standard spectrophotometer (10^6 spermatozoa per mL) and mass motility which was assessed for undiluted unstained semen under a microscope. Mass motility was scored subjectively, on the basis of wave motion, on a 0 (no motion) to 5 (numerous rapid and vigorous waves) continuous scale.

2.2. Models and methods

Four dependent variables were analysed: the sperm concentration, ejaculate volume defined as the pool volume divided by the number of ejaculates, number of spermatozoa computed as the product of the ejaculate volume and sperm concentration and motility. Records above the threshold of 3 mL for the ejaculate volume, 8×10^6 spz·mL^{-1} for concentration and 5 for motility were discarded; these represented 1 and 8% of the data in LAC and MTR rams, respectively. For motility, analysis was restricted to records above 4 because the scoring of a collection was not reliable below this threshold. Analysis was performed separately for each breed.

Six multiple trait animal models were considered for the estimation of the genetic parameters for semen production traits within breed. The first two models were multiple trait animal models (SAC model: single animal category) for semen traits in adult and young rams, respectively. The four other models (SSM model: single semen measurement) were multiple trait animal models

for each semen trait of young and adult rams. Simple repeatability models were used for all traits in all multiple trait models. The random effects accounted for were the additive genetic effect, permanent environmental effect and residual. The fixed effects tested, using likelihood ratio tests, were season (week or midmonth), daily variation (AM/PM), age at collection in years (for adult rams only, age = 2−7, (7) ⩾ 7 years), interval from previous collection in days (interval = 1−8; (8) ⩾ 8 days), number of collections sustained the previous year (for adult rams only), rank of collection within season, breeding value for milk production in quartiles and all two-way interactions with biological meaning. For each model, variance and covariance components were estimated using a Restricted Maximum Likelihood method implemented in ASREML software [11] applied to multiple trait animal models. The heritability for each trait was estimated by $\hat{\sigma}_a^2/\hat{\sigma}_T^2$ with $\hat{\sigma}_T^2 = \hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\sigma}_e^2$ and where $\hat{\sigma}_a^2, \hat{\sigma}_p^2$ and $\hat{\sigma}_e^2$ are the variance estimates for additive genetic, random permanent environmental and random residual effects respectively for each trait. Repeatability was estimated by $\left(\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2\right)/\hat{\sigma}_T^2$.

3. RESULTS

3.1. Analysis of fixed effects

For the traits considered, the effects of the breeding value for milk production, the rank of collection within season, the number of collections sustained the previous year and all two-way interactions except season-year interaction were removed because they were not significant ($P > 5\%$) in both breeds. The maximal variations due to the main fixed effects (in standard error unit) reaching significance for at least one trait are presented in Tables II and III for MTR and LAC rams, respectively.

The effects of year, season and the year-season interaction were significant for all traits in both breeds. The year of collection was one of the two principal causes of variation in both breeds and for all traits. A decrease of concentration with years was observed in both age categories and breeds, while for the other semen characteristics, there was no clear trend associated with year. The season effect was the principal cause of variation in nearly all cases. Volume, concentration and number of spermatozoa first increased and then decreased with season while no clear trend could be observed for motility.

In adult rams, the age effect was significant for concentration and number of spermatozoa in both breeds and for volume and motility in LAC rams only. All semen production traits tended to decrease for rams older than 3 years (Fig. 1).

Table II. Maximum range between fixed effect estimates, in standard error unit, for each trait in Manech tête rousse rams.

	Volume		Concentration		No. of spermatozoa		Motility	
	Young	Adult	Young	Adult	Young	Adult	Young	Adult
Year	0.9	1.1	0.9	1.9	1.2	1.0	1.0	1.3
Season	1.0	1.9	1.2	1.4	1.1	1.3	0.7	0.5
Interval with previous collection	0.5	0.3	#	0.1	0.5	0.3	0.1	0.3
Number of ejaculates	0.6	0.2	0.1	0.1	0.2	0.2	#	0.1
Daily variation	0.1	#	#	#	#	#	0.2	0.1
Age	-	#	-	2.9	-	1.0	-	#

#: Not significant effect; -: not tested.

Table III. Maximum range between fixed effect estimates, in standard error unit, for each trait in Lacaune rams.

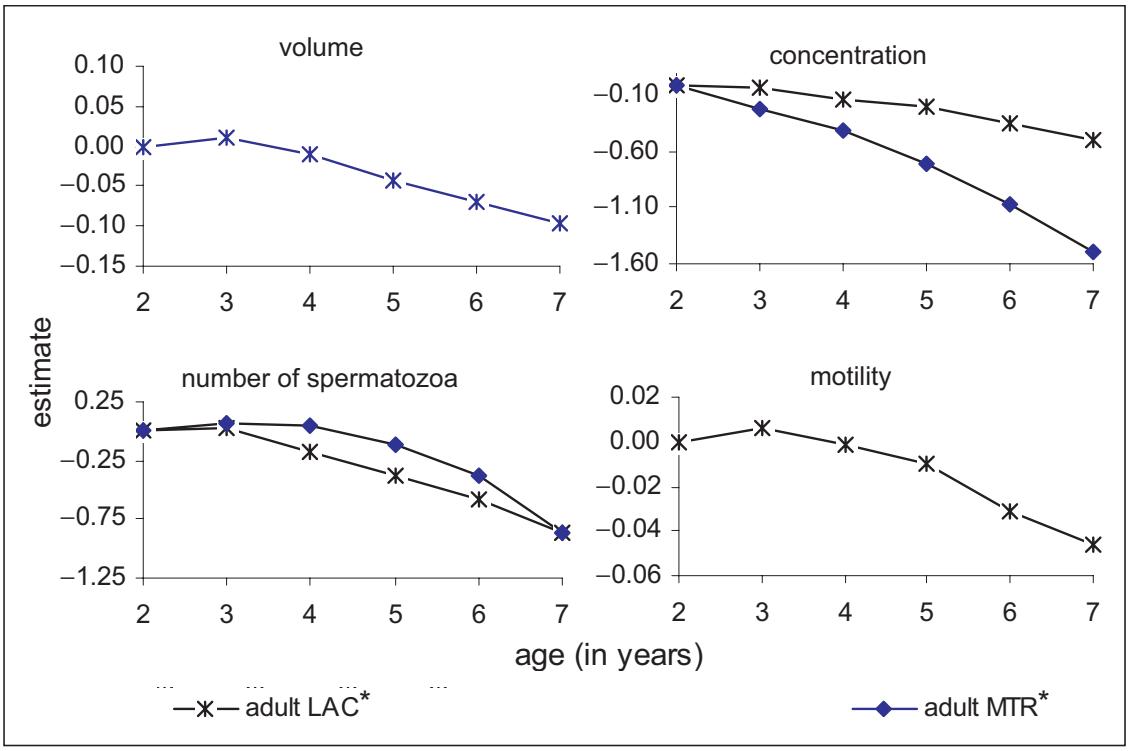
	Volume		Concentration		No. of spermatozoa		Motility	
	Young	Adult	Young	Adult	Young	Adult	Young	Adult
Year	0.5	2.2	1.4	1.9	0.5	0.8	0.5	0.9
Season	1.0	0.8	1.1	1.2	0.6	0.4	0.4	0.6
Interval with previous collection	0.2	0.4	0.2	0.3	0.3	0.6	0.2	0.2
Number of ejaculates	-	-	-	-	-	-	-	-
Daily variation	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1
Age	-	1.6	-	0.1	-	0.9	-	0.2

-: Not tested.

The decrease in the number of spermatozoa with increasing age was very similar in both breeds. This was mainly due to a decrease of volume in LAC rams and a decrease of concentration in MTR rams.

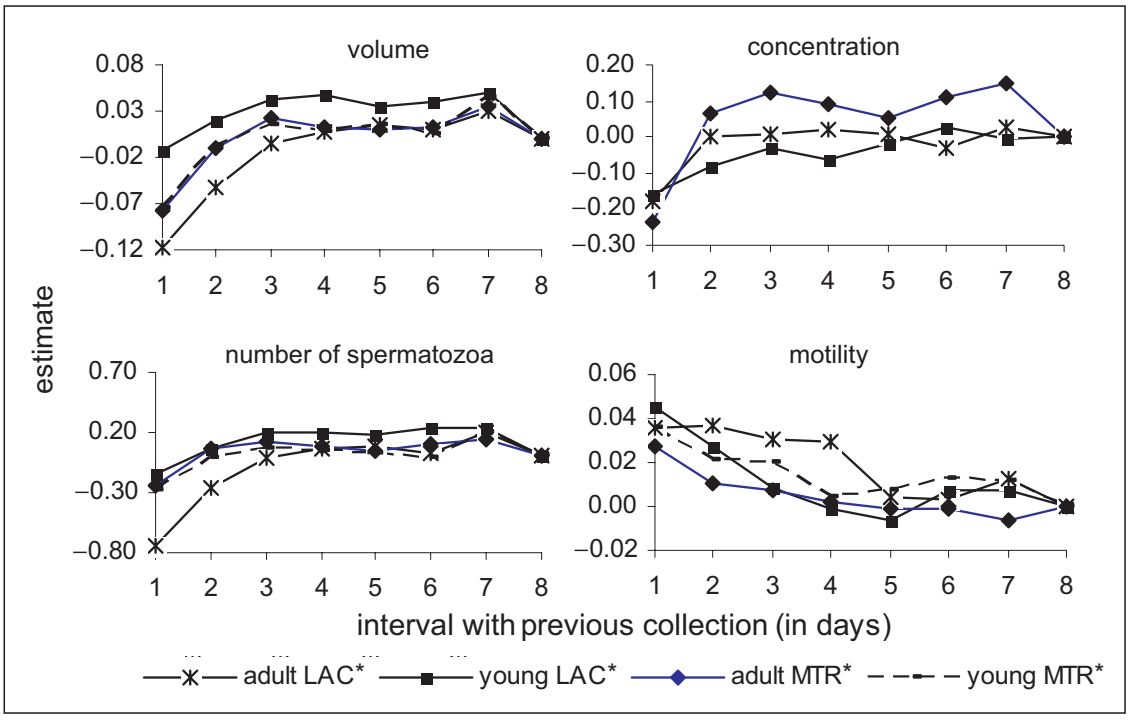
Except for the concentration in young MTR rams, all traits were significantly affected by the interval with previous collection in both breeds. The same trend was observed for volume, number of spermatozoa and concentration (Fig. 2). They increased significantly from 0 (interval = 1) to 2 (interval = 3) days of abstinence, and remained stable (not significant differences) for the interval with previous collection higher than 3 days. Except for adult LAC rams, motility tended to decrease when the interval between collections increased from 1 to 4 days.

The daily variation significantly affected motility traits in both breeds (Tabs. II and III). Semen production traits were only significantly affected in



*LAC=Lacaune MTR=Manech tête rousse

Figure 1. Effect of age on semen production.



*LAC=Lacaune MTR=Manech tête rousse

Figure 2. Effect of interval with previous collection on semen production.

Table IV. Repeatability and standard error estimates obtained with the SAC[a] model of semen characteristics in young and adult AI rams[b].

	Traits	Young rams	Adult rams
LAC rams*	Volume	0.35 (0.01)	0.46 (0.01)
	Concentration	0.51 (0.01)	0.52 (0.01)
	Number of spermatozoa	0.34 (0.01)	0.42 (0.01)
	Motility	0.30 (0.01)	0.38 (0.01)
MTR rams*	Volume	0.39 (0.02)	0.47 (0.02)
	Concentration	0.36 (0.02)	0.40 (0.02)
	Number of spermatozoa	0.30 (0.02)	0.40 (0.02)
	Motility	0.32 (0.02)	0.45 (0.02)

[a] Model SAC = multiple trait model within single animal category.

[b] Standard error in brackets.

* LAC = Lacaune; MTR = Manech tête rousse.

LAC rams, except volume in young MTR rams. The same trend was observed for all traits: collections taken in the afternoon had better quality than those taken in the morning.

The effect of the number of ejaculations for a collection was studied only in MTR rams because this number was fixed to 2 in LAC rams. This effect significantly affected volume, concentration, and motility in both young and adult rams and the number of spermatozoa in adult rams only. Volume, concentration and number of spermatozoa decreased from 1 to 2 ejaculations while motility increased. There were no significant differences between 3 and 2 ejaculations for all traits.

3.2. Repeatability and genetic parameters

Repeatability estimates for each trait with the SAC model are presented in Table IV. The largest difference in repeatability estimates obtained with the SSM models never exceeded 0.01. Repeatabilities were moderate for most of the traits varying from 0.30 to 0.52 and were quite similar between breeds except for concentration. The estimates for adult rams tended to be higher than for young rams.

The estimates for heritability and correlations among traits are presented in Tables V and VI for young and adult rams, respectively. As for the repeatability, the differences in heritability estimates between the SAC and SSM models were small. The estimates were moderate for all traits, ranging from 0.12 to 0.33, except for motility ranging from 0.02 to 0.14. However, heritability

Table V. Estimates of genetic parameters of semen characteristics in young AI rams[a].

	Traits	Model[b]	Volume	Concentration	Number of spermatozoa	Motility
LAC rams*	Volume	**SAC**	**0.18** (0.03)	0.13	0.89	−0.03
		SSM	**0.19** (0.03)			
	Concentration	**SAC**	−0.24	**0.27** (0.04)	0.52	0.20
		SSM		**0.27** (0.04)		
	Number of spermatozoa	**SAC**	0.84	0.30	**0.17** (0.03)	0.05
		SSM			**0.17** (0.03)	
	Motility	**SAC**	−0.04	0.04	−0.01	**0.07** (0.02)
		SSM				**0.07** (0.02)
MTR rams*	Volume	**SAC**	**0.33** (0.07)	0.07	0.85	−0.05
		SSM				
	Concentration	**SAC**	−0.41	**0.18** (0.06)	0.53	0.23
		SSM		**0.20** (0.05)		
	Number of spermatozoa	**SAC**	0.89	−0.27	**0.19** (0.06)	0.07
		SSM			**0.18** (0.05)	
	Motility	**SAC**	−0.03	0.44	−0.12	**0.14** (0.06)
		SSM				**0.11** (0.05)

[a] Heritabilities (s.e.) on the diagonal, genetic and phenotypic correlations below and above the diagonal, respectively.

[b] Model SAC = multiple trait model within single animal category.

Model SSM = multiple trait model within semen measurement.

*LAC = Lacaune; MTR = Manech tête rousse.

estimates differed between breeds. Heritabilities tended to be smaller in young LAC rams but higher in young MTR rams.

Phenotypic correlations among traits were similar in all groups (LAC, MTR, adult and young rams). The number of spermatozoa (product of volume and concentration) showed, as expected, a positive phenotypic correlation with volume and concentration, but the correlation was higher with volume. Small but positive (varying from 0.01 to 0.13) phenotypic correlations were observed between volume and concentration. Motility was slightly positively correlated with concentration (0.18 to 0.23).

Genetic correlations among volume and other traits were similar in all groups. Volume was strongly positively correlated with number of spermatozoa (> 0.84), moderately and negatively correlated with concentration (−0.24 to −0.53) and only slightly negatively correlated with motility (−0.03 to −0.09). For other correlations, some differences between breeds were observed: concentration and number of spermatozoa were positively correlated in LAC rams (0.30: young, 0.20: adult) and negatively correlated in MTR rams (−0.27: young, −0.31: adult).

Table VI. Estimates of genetic parameters of semen characteristics in adult AI rams[a].

	Traits	Model[b]	Volume	Concentration	Number of spermatozoa	Motility
LAC rams*	Volume	**SAC**	**0.26** (0.04)	0.04	0.86	−0.02
		SSM	**0.27** (0.04)			
	Concentration	**SAC**	−0.33	**0.25** (0.05)	0.51	0.18
		SSM		**0.27** (0.05)		
	Number of spermatozoa	**SAC**	0.85	0.20	**0.19** (0.04)	0.06
		SSM			**0.20** (0.04)	
	Motility	**SAC**	−0.08	0.07	−0.04	**0.13** (0.03)
		SSM				**0.13** (0.03)
MTR rams*	Volume	**SAC**	**0.25** (0.06)	0.01	0.86	−0.08
		SSM	**0.30** (0.05)			
	Concentration	**SAC**	−0.53	**0.12** (0.05)	0.46	0.19
		SSM		**0.14** (0.05)		
	Number of spermatozoa	**SAC**	0.89	−0.31	**0.14** (0.06)	0.03
		SSM			**0.18** (0.05)	
	Motility	**SAC**	−0.09	−0.70	−0.74	**0.04** (0.04)
		SSM				**0.02** (0.04)

[a] Heritabilities (s.e.) on the diagonal, genetic and phenotypic correlations below and above the diagonal, respectively.

[b] Model SAC = multiple trait model within single animal category.
Model SSM = multiple trait model within semen measurement.
*LAC = Lacaune; MTR = Manech tête rousse.

The four different correlations calculated between traits recorded for young and adult rams are presented in Table VII. Genetic correlations between age categories for each trait differed from 1. Except for motility, correlations were higher in MTR than in LAC rams. Correlations between permanent environmental effects of young and adult rams were low in both breeds (< 0.5). Consequently, the correlations of ability to produce semen (genetic additive value + permanent environmental effect) between young and adult rams were moderate and ranged from 0.42 to 0.81. In general**,** the correlations between adult ability and young genetic additive value were higher.

4. DISCUSSION

The present study has the advantage of analysing several years of semen production of rams with different ages, breeds, and locations. This gives the opportunity to identify similarities and differences in semen production among time, breeds or age.

Table VII. Estimates of correlations of semen characteristics between young and adult AI rams with the SSM[a] model.

	Traits	Corr 1[b]	Corr 2[b]	Corr 3[b]	Corr 4[b]
LAC rams*	Volume	0.76	0.24	0.60	0.79
	Concentration	0.51	0.38	0.50	0.54
	Number of spermatozoa	0.52	0.33	0.50	0.56
	Motility	0.81	0.41	0.62	0.76
MTR rams*	Volume	0.90	0.37	0.81	0.78
	Concentration	0.89	0.27	0.53	0.60
	Number of spermatozoa	0.81	0.16	0.42	0.59
	Motility	0.14	0.48	0.58	0.00

[a] Model SSM = multiple trait model within semen measurement.

[b] Corr 1 = corr(va young, va adult);

Corr 2 = corr(ep young, ep adult);

Corr 3 = corr(ep + va young, ep + va adult);

Corr 4 = corr(va young, ep + va adult);

where va = additive genetic value, ep = permanent environmental effect.

*LAC = Lacaune; MTR = Manech tête rousse.

The year effect which was encountered reflected a combination of an important list of factors which may affect semen production [10, 18], some are not fully controllable by the AI centre (*e.g.* dryness, temperature, herd disease...) while others can be modified (*e.g.* nutrition, management, selection...). These factors were or could not be recorded and therefore have not been tested in the model. Explaining chaotic changes in volume and motility over the years is difficult. The decrease of the concentration may suggest a regular change of an environmental factor or an indirect response to selection on other traits. However, the same trends have been reported in humans even though they are partly controversial [16, 26].

The seasonal effect accounted for variations due to photoperiodic or melatonin treatments as described by Chemineau *et al.* [5] and Colas *et al.* [6] in adult rams. Sheep are short day breeders and these treatments are a substitute for decreasing day length allowing the obtention of, during the AI period, the same quantity and quality of semen as during the normal breeding season. Although breed, centre and seasonality treatment were confounded, melatonin implant tended to produce a shorter effect than photoperiodic treatment and was less repeatable in this study. More precisely, the season-year interaction corresponded mainly to quantitative interaction for photoperiodic treatment and qualitative interaction for melatonin implant. The seasonal variations of production traits tended to be less consistent for young than for adult rams.

Indeed, for young rams the seasonal effect included daily gain which is known to affect semen traits [19, 20, 23].

The age of rams affected the number of spermatozoa mainly due to effects on volume in LAC and concentration in MTR. This may be explained by a difference between AI centre management or between breed in the senescence of rams. The age effect on semen production has mainly been studied in young rams (< 2 years) [22, 23] but also in adults of other species [13, 25]. Since lifespan is different between species, a comparison between them has to be handled with care. In bulls, except for volume, a decrease of semen traits with age has also been reported [10, 13].

The same effect of daily variation has been reported by Duval *et al.* [8] and is explained by an increased libido of rams collected in the afternoon due to seeing other rams being collected in the morning. Nevertheless, the daily variation effect could also be the result of human behaviour.

The increase in volume and concentration with interval with previous collection is in accordance to earlier studies [9, 20, 21]. In practice, collecting rams every 3 rather than every 2 days will provide higher numbers of spermatozoa per ejaculate which would not compensate for the lower number of collections. As reported by Mathevon *et al.* [20], increasing the interval between collections led to a decrease of motility inducing lower fecundity. This question needs to be further investigated.

Concerning the effect of the number of ejaculations, similar results have been reported in the literature for quantitative traits (volume, concentration) [9, 15, 21]. For motility, the results diverged slightly. Ollero *et al.* [21] found a similar significant increase with ejaculate number in contrast to the results of Jennings and McWeeney [15], which could be due to the low reliability of motility measurement. The results shown for the effect of the number of ejaculations and the interval with previous collection could be related to senescence of spermatozoa due to the storage time in the tail of the epididymis and imbalance between spermatogenesis and ejaculation. In the present case, where rams had a moderate ejaculation frequency, a shorter interval between two collections led to higher motility and a lower number of spermatozoa. Consequently, there could be an optimum interval which ensures the higher quantity of highly motile spermatozoa.

The repeatability of adult rams tended to be higher than that of young rams. Adults presented a more stabilised semen production perhaps because they had reached puberty for a longer time and they got used to collection in the present management conditions. A similar difference between young and adult rams has been reported by Duval *et al.* [8] for volume and number of spermatozoa

and by Mathevon *et al.* [20] for all traits. Repeatabilities were in the middle of the range of estimates in previous studies. Values from 0.27 (in pigs) to 0.71 (in bucks) for the volume [3, 19], from 0.31 (in boars) to 0.70 (in bucks) for the concentration, from 0.20 (in rams) to 0.65 (in bucks) for the number of spermatozoa [8, 19] and from 0.15 (in rams) to 0.64 (in bulls) for the motility [8, 20] were reported. This wide range may be explained by the variety of species and the large number of categories of animals involved in these studies (breed, age).

The differences in heritability between breeds are common to other results in the literature [3, 19]. Similar to the tendency in LAC rams, Duval *et al.* [8] and Mathevon *et al.* [20] observed a smaller heritability in young than in adult animals. This trend was not observed in MTR rams. Indeed, in this breed, semen is only collected from young rams having sufficiently "good" semen characteristics during their first year of life while in LAC, semen is collected from all rams that are able to serve into the artificial vagina. The results obtained were in the middle of the range of heritability estimated in previous studies on different species: from 0.11 (in rams) to 0.65 (in bulls) for volume [14, 22], from 0.06 (in rams) to 0.49 (in boars) for concentration [8, 24], from 0.06 (in rams) to 0.63 (in boars) for the number of spermatozoa [8, 24] and from 0.01 (in bulls) to 0.42 (in boars) for motility [20,24]. This variability in the literature results probably has a similar explanation to that mentioned before for repeatability. Moreover, in some studies [14, 24], the results were obtained using the average of ejaculates which yielded higher heritability estimates.

Phenotypic and genetic correlations between volume, concentration and number of spermatozoa were in accordance with those found in the literature [1, 22, 24]. Genetic correlations between number of spermatozoa and concentration were opposed in LAC and in MTR. This result is not independent of the relationship between volume and these two traits: number of spermatozoa = volume $\times$ concentration. In fact, volume and number of spermatozoa were highly positively correlated and volume and concentration were negatively correlated in both breeds but much more negative in MTR than in LAC. The variability in genetic correlation estimates between motility and other traits may be explained by the subjectivity and lack of reliability of this trait. We found that semen traits were genetically different between young and adult rams. In our analysis, young rams were still growing which is known to have an effect on semen characteristics [13, 19, 20, 23]. The lack of information on daily gain in our data led us to consider that genes affecting growth may also be affecting semen production. This might also explain the differences in heritability estimates between young and adult rams. If available, individual body

growth could be taken into account as a covariate trait in a structural model which would provide better estimates of genetic parameters of semen production traits.

5. CONCLUSION

In the present study, environmental factors identified as affecting semen production showed, in general, the same trend for all categories of animals and breeds. The analysis of these environmental factors may help AI centres to improve semen production even if the effect of year needs more investigation.

Heritabilities of semen production traits were moderate and could respond to selection. Theoretically, ejaculate volume would be the most interesting trait to consider because it has the highest heritability and is strongly positively correlated with the number of spermatozoa and slightly negatively correlated with motility. In practice, AI centres are at the present time interested in having objective values of semen production (additive genetic and "ability" values) to improve the choice of selected adult rams.

Nevertheless, the impact of semen trait selection on other traits (*e.g.* fertility, prolificacy, dairy traits, adult body size) must be evaluated beforehand.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the *ministère de l'Agriculture* for supporting this study in the frame of a "*BELIA* action", directed by the *ANIO* and the *INRA*, and the AI centres who provided the data: BMC, CCDEO, Confédération générale de Roquefort, Insem-Ovin, OVI-TEST, CIA Verdilly.

The authors are also grateful to the anonymous referees for their valuable comments which helped to improve the manuscript.

REFERENCES

[1] Basso B., Fritz S., Druet T., Guillaume F., Rossignil M.N., Amigues Y., Gabriel R., Sellem E., Salas-Cortes L., Humblot P., Druart X., Estimation de paramètres génétiques et détection de QTL liés à des caractères de fertilité mâle, de production de semence et de qualité de la semence chez le taureau laitier, in: Rencontre Recherche Ruminants, 7–8 December 2005, Paris, pp. 145–148.

[2] Boland M.P., Al-Kamali A.A., Crosby T.F., Haynes N.B., Howles C.M., Kelleher D.L., Gordon I., The influence of breed, season and photoperiod on semen characteristics, testicular size, libido and plasma hormone concentrations in rams, Anim. Reprod. Sci. 9 (1985) 241–252.

[3] Brandt H., Grandjot G., Genetic and environmental effects of male fertility of AI-boars, in: 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 11–16 January 1998, Armidale, pp. 527–530.
[4] Brown B.W., A review of nutritional influences on reproduction in boars, bulls and rams, Reprod. Nutr. Dev. 34 (1994) 89–114.
[5] Chemineau P., Malpaux B., Pelletiet J., Leboeuf B., Delgadillo J.A., Deletang F., Pobel T., Brice G., Emploi des implants de mélatonine et des traitements photopériodiques pour maîtriser la reproduction saisonnière chez les ovins et les caprins, INRA Prod. Anim. 9 (1996) 45–60.
[6] Colas G., Guerin Y., Clanet V., Solari A., Influence of the photoperiod on the production and fecundity of spermatozoa in the adult Ile-de-France ram, Reprod. Nutr. Dev. 25 (1985) 101–111.
[7] David I., Bodin L. Lagriffoul G., Manfredi E., Robert-Granié C., Character process model for semen volume in AI rams: evaluation of correlation structures for long and short-term environmental effects, Genet. Sel. Evol. 39 (2007) 55–71.
[8] Duval P., Belloc J.P., Albaret M., Girou P., Barillet F., Étude de facteurs de variation de la fonction sexuelle de béliers Lacaune lait et de la fertilité des brebis en insémination artificielle, in: Rencontre Recherche Ruminant, 13–14 December 1995, Paris, pp. 429–434.
[9] Everett R.W., Bean B., Foote R.H., Sources of variation of semen output, J. Dairy Sci. 61 (1978) 90–95.
[10] Fuerst-Waltl B., Schwarzenbacher H., Perner C., Sölkner J., Effects of age and environmental factors on semen production and semen quality of Austrian Simmental bulls, Anim. Reprod. Sci. 95 (2006) 27–37.
[11] Gilmour A.R., Gogel B.J., Cullis B.R., Welham S.J., Thompson R., ASReml User Guide Release 1.0, Ltd V.I., Editor, 2002.
[12] Gundogan M., Demirci E., Monthly changes in some reproductive parameters and in testosterone and thyroxine values of rams throughout one year under continental climate conditions, Dtsch. Tierarztl. Wochenschr. 110 (2003) 450–453.
[13] Hahn J., Foote R.H., Seidel G.E. Jr., Testicular growth and related sperm output in dairy bulls, J. Anim. Sci. 29 (1969) 41–47.
[14] Humblot P., Bianchi M., Mechekour F., Nibart M., Thibier M., Effets respectifs du taureau sur les taux de non fécondation et de mortalité embryonnaire précoce après superovulation, EL et Ins. 211 (1986) 15–25.
[15] Jennings J.J., McWeeney J., Effect of frequent ejaculation on semen characteristics in rams, Vet. Rec. 98 (1976) 230–233.
[16] Jouannet P., Wang C., Eustache F., Kold-Jensen T., Auger J., Semen quality and male reproductive health: the controversy about human sperm concentration decline, Apmis. 109 (2001) 333–344.
[17] Kendall N.R., McMullen S., Green A., Rodway R.G., The effect of a zinc, cobalt and selenium soluble glass bolus on trace element status and semen quality of ram lambs, Anim. Reprod. Sci. 62 (2000) 277–283.
[18] Kunavongkrit A., Suriyasomboon A., Lundeheim N., Heard T.W., Einarsson S., Management and sperm production of boars under differing environmental conditions, Theriogenology 63 (2005) 657–667.

[19] Manfredi E., Leboeuf B., Bodin L., Boue P., Humblot P., Source de variations génétiques et non génétiques des caractéristiques de production de semence chez le bouc, in: Rencontre Recherche Ruminant, 2–3 December 1998, pp. 37–39.
[20] Mathevon M., Buhr M.M., Dekkers J.C., Environmental, management, and genetic factors affecting semen production in Holstein bulls, J. Dairy Sci. 81 (1998) 3321–3330.
[21] Ollero M., Muino-Blanco T., Lopez-Perez M.J., Cebrian-Perez J.A., Viability of ram spermatozoa in relation to the abstinence period and successive ejaculations, Int. J. Androl. 19 (1996) 287–292.
[22] Rege J.E., Toe F., Mukasa-Mugerwa E., Tembely S., Anindo D., Baker R.L., Lahlou-Kassi A., Reproductive characteristics of Ethiopian highland sheep. II. Genetic parameters of semen characteristics and their relationships with testicular measurements in ram lambs, Small Rumin. Res. 37 (2000) 173–187.
[23] Salhab S.A., Zarkawi M., Wardeh M.F., Al-Masri M.R., Kassem R., Characterization and evaluation of semen in growing Awassi ram lambs, Trop. Anim. Health Prod. 35 (2003) 455–463.
[24] Smital J., Wolf J., De Sousa L.L., Estimation of genetic parameters of semen characteristics and reproductive traits in AI boars, Anim. Reprod. Sci. 86 (2005) 119–130.
[25] Willett E.L., Ohms J.I., Measurement of testicular size and its relation to production of spermatozoa by bulls, J. Dairy Sci. 40 (1957) 1559–1569.
[26] Zhang S.C., Wang H.Y., Wang J.D., Analysis of change in sperm quality of Chinese fertile men during 1981–1996, Shengzhi Yu Biyun. 10 (1999) 33–39.

Synthèse et remarques complémentaires sur l'article 1 Les résultats de l'étude de la production de semence obtenus pour les races Lacaune et Manech tête rousse sont cohérents entre eux. Les principaux facteurs de variation de la production de semence sont la combinaison année-saison, l'âge de l'animal, l'intervalle de temps entre collectes et le nombre de sauts qu'a effectué l'animal au moment de la collecte. Les héritabilités des caractères de production quantitative sont moyennes et, généralement, celles de la motilité du sperme sont plus faibles. Les résultats montrent que les caractères de production de semence de l'animal jeune sont différents de ceux de l'animal adulte.
Afin de répondre aux attentes de l'ensemble des CIA, une étude similaire a été réalisée sur les autres races participant au projet.

3.2.3 Facteurs de variation environnementaux de la production de semence pour l'ensemble des races

Une approche identique à celle présentée dans l'article précédent a été utilisée pour sélectionner et estimer les facteurs de variation environnementaux pour chacune des autres races de l'étude. Néanmoins, pour les races de faibles effectifs (Basco-béarnaise, Manech tête noire, Texel, Vendéen, Blanc du massif central, Ovin Ile de France), nous n'avons pas tenu compte des liens de parenté entre individus dans le modèle. Les résultats présentés dans cette section portent sur l'ensemble des races afin de mettre en évidence la cohérence qui existe entre les estimés des différentes analyses. Nous ne reprendrons pas dans cette section la comparaison des résultats avec ceux de la littérature puisque cela a déjà été fait dans l'article 1. Nous nous attacherons ici à discuter de l'adéquation de nos résultats à la demande des CIA.
Les CIA voulaient connaître les facteurs environnementaux sur lesquels ils pouvaient agir afin d'améliorer la production de semence de leurs béliers (hiérarchisation et descriptif des effets). Ceci suppose qu'il existe une relation de cause à effet entre les facteurs étudiés et la production de semence. Le type d'enquête que nous avons réalisée ne permet pas en toute rigueur d'établir de telles relations. Néanmoins si un certains nombre de critères de causalité sont respectés (séquence dans le temps, cohérence interne, force de l'association... Bouyer et al., 1995) ; on peut considérer certains facteurs comme causaux dans une telle étude. Ces critères sont respectés pour les effets de l'âge de l'animal, de l'intervalle de temps entre collectes et du nombre de sauts.

L'importance de chaque facteur a été évaluée par la variation maximale qu'il peut expliquer. Celle-ci correspond à la différence entre les estimations des classes d'effet extrême de chaque facteur (estimé maximal- estimé minimal). Ceci ne constitue qu'une approximation de chaque effet, car elle ne prend pas en compte l'incertitude existant sur les estimés. C'est pourquoi, afin d'éviter des calculs de variations incohérents, nous n'avons pas pris en compte dans ce calcul les classes d'effectif trop faible (écart-type de l'estimé trop important). Afin de comparer l'importance de chaque facteur entre races et entre variables d'étude, nous avons ramené chacune des variations en unité d'écart type du phénotype correspondant. La hiérarchisation des effets fixes ainsi obtenue est présentée sur la Figure 3.2 pour les animaux adultes et sur la Figure 3.3 pour les jeunes animaux. Globalement, la hiérarchisation des effets fixes pour les animaux jeunes est très proche de celle des animaux adultes et elle est cohérente pour l'ensemble des races.

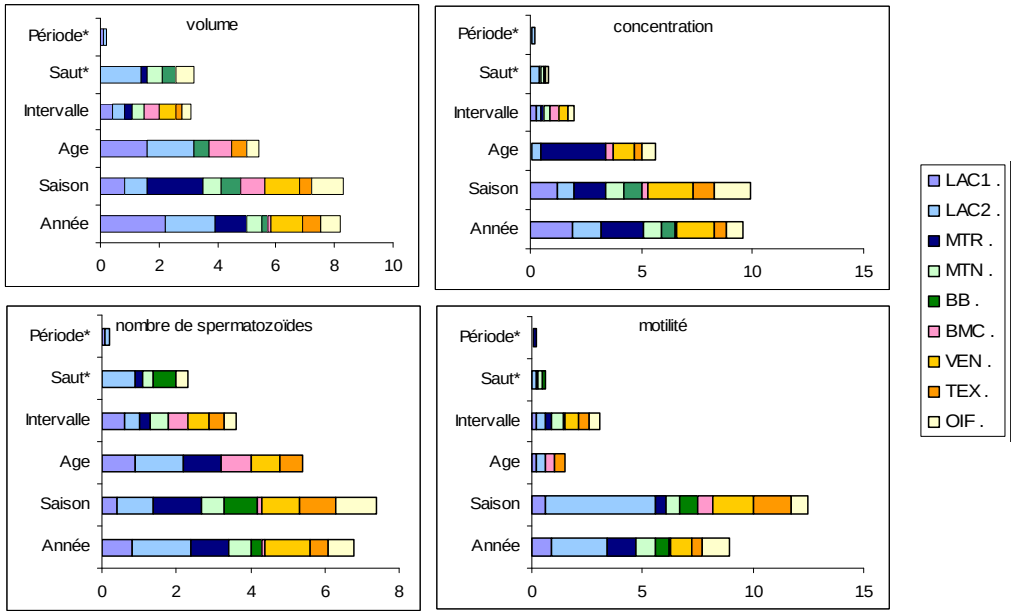


FIG. 3.2 – Hiérarchisation des facteurs de variation environnementaux de la production de semence par centre-race pour les animaux adultes en unité d'écart type

– Les deux facteurs de variation principaux sont *l'année* et *la saison* à l'exception de la race BMC pour laquelle l'effet année est relativement faible. Néanmoins, l'étude ne porte que sur deux années dans cette race. *L'année* et *la saison* sont des facteurs de variation composites et ne sont pas des causes en soit de la modification de la production de semence. L'association forte existant entre ces variables et la production ne permet que de faire des hypothèses sur des réels facteurs causaux sous-jacents.
Les variations de la production de semence en fonction de la *combinaison année*saison* est spécifique à chaque race et il est difficile de décrire une tendance globale. Néanmoins, on peut noter que pour 6 des 9 centre-races il existe une diminution de la concentration du sperme avec les années. Comme nous l'avons rapporté dans l'article précédent, il n'existe pas de consensus sur les causes de cette diminution.
En ce qui concerne la saison, on note généralement que cet effet est plus reproductible d'une année sur l'autre en centre laitier qu'en centre allaitant et que la saison pour laquelle la production est maximale correspond généralement au moment où la demande en dose d'insémination est la plus forte ; signe d'efficacité dans la gestion des traitements photopériodiques. Ce facteur de variation composite englobe l'effet du traitement photopériodique, des variations saisonnières des températures, de la croissance chez les jeunes animaux... Par race, la confusion est totale entre le traitement photopériodique et la saison. En revanche, il serait possible de lever la confusion entre la saison et le gain de poids ou l'évolution de la température en incluant ces deux effets dans le modèle. Pour cela il serait nécessaire de réaliser des mesures quotidiennes de la température en bergerie et des mesures répétées du poids des animaux. Le recueil de la température est facile, en revanche celle du poids nécessite un chantier important et n'est a priori pas réalisable en routine.

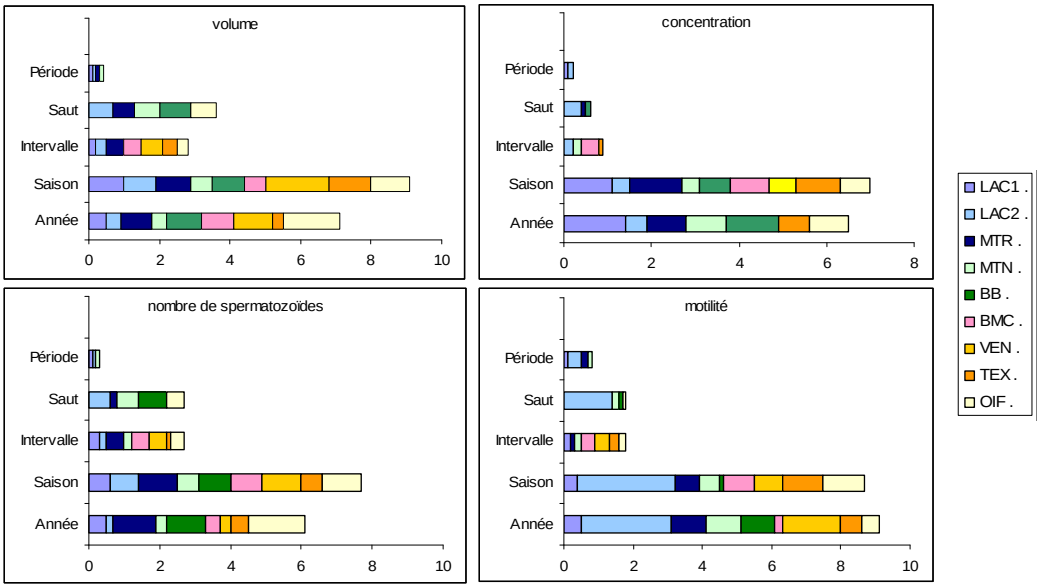


FIG. 3.3 – Hiérarchisation des facteurs de variation environnementaux de la production de semence par centre-race pour les jeunes animaux en unité d'écart type

– L'*âge* est généralement le troisième facteur de variation par ordre d'importance de la production quantitative de semence mais il influence peu la motilité.
La diminution du nombre de spermatozoïdes avec *l'âge* est cohérente entre les différentes races (Figure 3.4). Néanmoins, comme décrit dans l'article précédent, l'origine de cette diminution peut être différente en fonction des races. Celle-ci est préférentiellement liée à une diminution du volume du sperme (races Manech tête noire et Texel) ou de la concentration (race Vendéen). Exception faite de la race Texel, on note une diminution de la motilité du sperme avec l'âge dès 3 ans.
Puisque la production de semence diminue avec l'âge des animaux, il faudrait en toute logique réformer les animaux trop âgés. Mais cette recommandation ne peut s'appliquer qu'en accord avec la nécessité de garder en CIA des animaux répondant aux besoins génétiques de la population.

– L'*intervalle de temps* entre collectes successives est un facteur de variation non négligeable, significatif pour toutes les variables et toutes les races excepté la race Basco-Béarnaise.
Sauf exception, on retrouve sur les animaux jeunes et adultes, la même évolution de la production avec *l'intervalle de temps* entre collectes que celle décrite dans l'article 1 : une augmentation du volume, de la concentration, du nombre de spermatozoïdes et une diminution de la motilité du sperme lorsque l'intervalle de temps augmente (Annexe, figures 4.7 et 4.8).
Il est difficile d'établir une recommandation stricte par rapport à la gestion de cet intervalle. Augmenter l'intervalle de temps entre collectes permettrait de produire plus de semence pour une collecte donnée mais suppose moins de collectes réalisées par bélier sur l'ensemble de la saison de reproduction. De plus, augmenter l'intervalle de temps entre collectes peut potentiellement conduire à une diminution de la

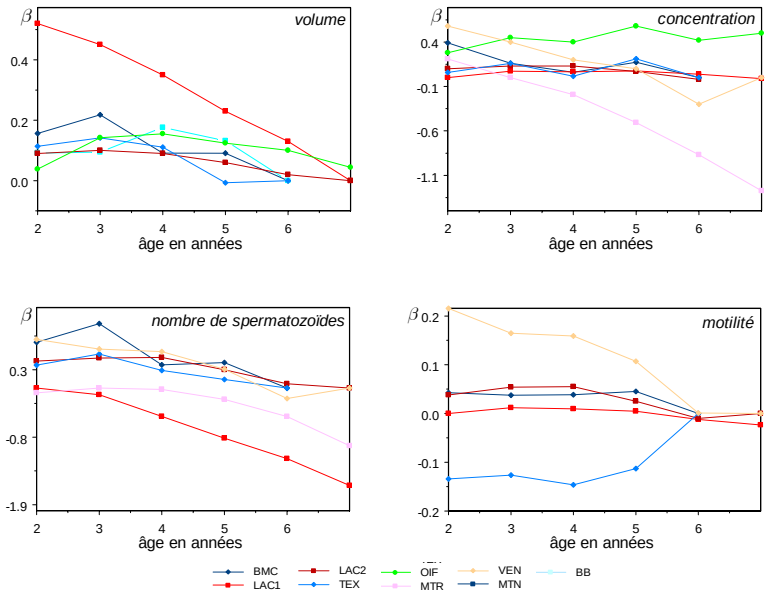


FIG. 3.4 – Effet de l'âge de l'animal sur la production de semence

fécondance du sperme (diminution de la motilité). De ce fait, il faudrait éviter des intervalles de temps supérieurs à trois jours entre collectes, quitte à faire éjaculer des béliers sans pour autant en utiliser la semence si cela est possible dans l'organisation du chantier de collectes.

– Le *nombre de sauts* influence significativement et pratiquement systématiquement la production de semence des béliers adultes dans les races pour lesquels il peut être testé (données non disponible pour les races Lacaune1, Texel, Vendéen et Ovin Ile de France). Ce dernier a globalement une influence non négligeable sur le volume et le nombre de spermatozoïdes par éjaculat. Son effet est généralement plus faible sur la concentration et la motilité.
Il est possible d'établir une relation de causalité entre le nombre de sauts et le volume de semence par éjaculat (et consécutivement le nombre de spermatozoïdes par éjaculat). En revanche, on ne peut établir une telle relation avec la concentration et la motilité puisque la liaison du nombre de sauts avec ces variables est faible et que les résultats retrouvés dans la littérature divergent (Cf section 3.2.2). Le nombre de spermatozoïdes par éjaculat diminue entre un et deux sauts mais faire sauter l'animal une seconde fois permet de récolter plus de spermatozoïdes sur une collecte. De plus, nous n'avons pas mis en évidence d'effet négatif significatif d'une augmentation du nombre de sauts lors d'une collecte sur la production de semence des collectes suivantes ($p>0.05$). En conséquence, nous pouvons confirmer aux CIA que faire effectuer deux sauts au bélier à chaque collecte est une bonne pratique.

– Enfin, l'association entre la *période* de collecte et la production étant faible, sans réelle explication biologique et, à notre connaissance, jamais décrite dans la littérature sur d'autres espèces ; il est difficile d'établir un lien de causalité entre ces différentes variables.

3.2.4 Relation entre la production de semence d'un jeune et celle qu'il aura à l'âge adulte

La seconde attente des CIA était de savoir si la production d'un animal en testage pouvait être prédictive de celle qu'il aura à l'âge adulte. Que le modèle soit génétique ou non, il est possible d'estimer l'aptitude à la production de semence (indice) de chaque sujet. Dans un modèle non génétique, l'indice correspond à la valeur de l'effet aléatoire sujet. Dans un modèle génétique, celui-ci est la somme de l'effet permanent du sujet et de sa valeur génétique additive. Pour chaque animal, deux indices ont été calculés, un indice de production jeune et un indice de production adulte. Les corrélations entre indices de production de semence jeune et adulte sont reportées dans le Tableau 3.2. Les corrélations varient généralement entre 0.4 et 0.8, signe que l'aptitude à la production de semence d'un jeune est différente de celle qu'il aura à l'âge adulte.

L'article 1, reportait également les corrélations entre valeur génétique du jeune et in-

Tab. 3.2 – Corrélation entre indices de production de semence des jeunes et des adultes par caractère et centre-race

Race [a]	Volume	Concentration	Nombre de spermatozoïdes	Motilité
LAC1	0.60	0.50	0.50	0.62
LAC2	0.39	0.52	0.67	0.45
MTR	0.81	0.53	0.42	0.58
OIF	0.53	0.44	0.50	**[b]
TEX	0.67	0.64	0.36	0.45
VEN	0.56	0.57	0.40	0.46
BMC	**[b]	0.53	**[b]	0.67

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, OIF=Ovin Ile de France, TEX=Texel, VEN=Vendéen

[b]non significativement différent de 0

dice de production à l'âge adulte. Ces dernières étaient du même ordre de grandeur que celles entre indices. Même si ces corrélations sont différentes de 1, la connaissance de l'indice ou de la valeur génétique d'un jeune peut être en partie prédictive de l'aptitude à la production de semence qu'aura cet animal à l'âge adulte. Pour illustrer cela, nous avons calculé, sur le volume en race Lacaune, les probabilités pour un animal d'appartenir à l'âge adulte à un certain quantile d'aptitude de production de semence connaissant son quantile de valeur génétique jeune (Figure 3.5). Un jeune ayant une valeur génétique faisant partie des 10% meilleures valeurs génétiques, a 85% de chance à l'âge adulte de faire partie des 25% meilleurs producteurs de semence. Inversement, un jeune ayant une valeur génétique faisant partie des 30% moins bonnes valeurs génétiques, a 92% de chance à l'âge adulte de faire partie des 50% moins bons producteurs de semence.

Concrètement, la sélection des animaux en testage selon ce critère (valeur génétique ou indice) n'est utile que si le CIA possède un pool suffisant de béliers en fin de testage apte à devenir améliorateur (index de sélection intéressant, famille adéquate...). Ceci n'est pas toujours le cas.

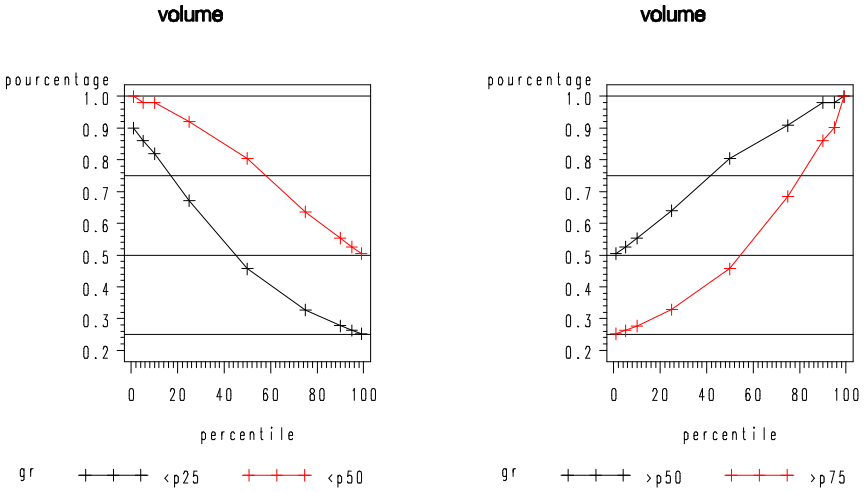


FIG. 3.5 – Probabilité de valeur d'indice adulte (<p25,<p50,>p25,>p50) en fonction de la valeur génétique additive en testage pour le volume. Axe des abscisses : figure de gauche : quantile supérieur, figure de droite : quantile inférieur en race Lacaune

3.2.5 Paramètres génétiques de la production de semence

La troisième attente des CIA était de connaître les paramètres génétiques de la production de semence pour savoir si une sélection pouvait être envisageable sur ces caractères. L'héritabilité et la répétabilité des caractères de production ont été présentés dans l'article 1 en race Lacaune et Manech tête rousse. Les résultats que nous avons obtenus sur des animaux de race Lacaune élevés dans un autre CIA diffèrent (Tableau 3.3). Pour ces animaux, les héritabilités sont plus faibles pour tous les caractères de production de semence. Les béliers de ce CIA sont collectés tous les jours et non tous les deux jours comme dans les autres centres. Ceci pourrait engendrer une expression différente des caractères (interaction génotype-milieu).

L'ensemble des estimations que nous avons présentées ont été obtenues à partir d'un

TAB. 3.3 – Héritabilité (écart-type) de la production de semence en race Lacaune2

	Jeunes	Adultes
Volume	0.09 (0.02)	0.12 (0.03)
Concentration	0.05 (0.01)	0.06 (0.01)
Nb. de spermatozoïdes	0.08 (0.02)	0.07 (0.02)
Motilité	0.04 (0.01)	0.04 (0.02)

modèle à répétabilité simple. Ce modèle fait l'hypothèse que la corrélation entre mesures d'un même sujet est constante. Cette hypothèse est discutable (Cf section 1.4.2.2). C'est pourquoi nous avons recherché une autre modélisation de la production tenant compte de

l'évolution de la corrélation entre mesures au cours du temps. En appliquant un tel modèle sur nos données, nous avions pour objectif d'extraire plus d'informations des données et d'obtenir de "meilleures" estimations des paramètres (Cf section 2.3).

3.3 Etude de la production de semence selon un modèle "character process"

3.3.1 Introduction de l'étude de la production de semence selon un modèle "character process"

La première étude que nous avons réalisée sur la production de semence a été faite sous les hypothèses du modèle à répétabilité simple. Ce modèle suppose que l'environnement permanent d'un animal est constant sur toute sa vie et que, après ajustement sur les facteurs de variation et conditionnellement au sujet, les mesures d'un individu sont indépendantes. Dans le cadre de l'étude de la production de semence, ces hypothèses sont discutables. L'environnement permanent d'un animal est susceptible d'être modifié chaque année, tout du moins en partie. Ce dernier n'étant plus permanent, nous l'appellerons désormais *environnement à long terme (LTE)*. De plus, des productions à quelques jours d'intervalle sont susceptibles de ne pas être indépendantes (après ajustement). Cette hypothèse se traduit par l'existence d'une corrélation non nulle sur une partie des résidus intra-sujet. Nous appellerons cette partie *environnement à court terme (STE)*. Le nouveau modèle ainsi défini comporte trois effets environnementaux aléatoires : l'environnement à court terme, l'environnement à long terme et les résidus. De part les hypothèses que nous avons précédement évoquées, les environnements à court terme, tout comme à long terme, d'un même sujet sont corrélés. Du fait d'un nombre trop important de paramètres par rapport au volume des données, il n'est pas envisageable d'estimer chacune de ces corrélations (Figure 3.6).
Plusieurs approches sont possibles pour limiter le nombre de paramètres à estimer (modèle

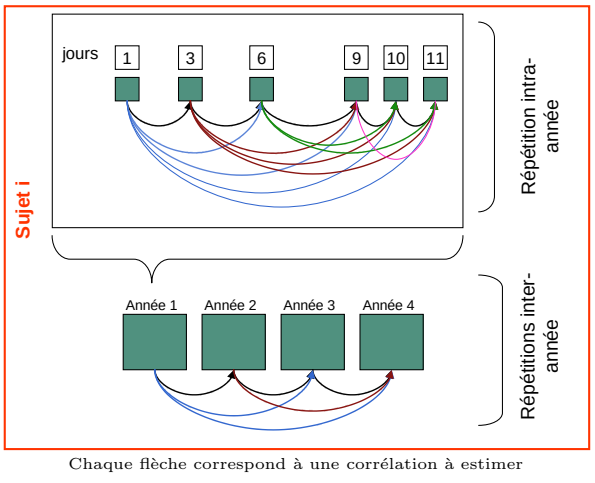


FIG. 3.6 – Exemple de corrélations à estimer entre mesures de production de semence

RR, SAD, CP (Cf section 1.4.2)). L'une d'elle consiste à rechercher la structure de matrice de corrélation s'ajustant le mieux aux données : modèle "character process". C'est l'approche que nous avons choisie car elle modélise mieux la corrélation entre mesures que les modèles RR et SAD (Jaffrézic et Pletcher, 2000). L'article "Character process model for semen volume in AI rams : evaluation of correlation structure for long and short term environmental effects" présente les différentes étapes de sélection des matrices de corrélations sur l'exemple du volume en race Lacaune. Les résultats obtenus sur l'en-

semble des caractères et des races sont présentés à la suite de l'article.

3.3.2 Article 2 : Character process model for semen volume in AI rams : evaluation of correlation structure for long and short term environmental effects

Genet. Sel. Evol. 39 (2007) 55–71

© INRA, EDP Sciences, 2006
DOI: 10.1051/gse:2006033

Original article

Character process model for semen volume in AI rams: evaluation of correlation structures for long and short-term environmental effects

Ingrid DAVID[a]*, Loys BODIN[a], Gilles LAGRIFFOUL[b], Eduardo MANFREDI[a], Christèle ROBERT-GRANIÉ[a]

[a] Station d'amélioration génétique des animaux, Institut national de la recherche agronomique, BP 52627, 31326 Castanet-Tolosan Cedex, France
[b] Institut de l'élevage – ANIO, BP 42118, 31321 Castanet-Tolosan Cedex, France

(Received 24 May 2006; accepted 11 October 2006)

Abstract – The objective of this study was to build a character process model taking into account serial correlations for the analysis of repeated measurements of semen volume in AI rams. For each ram, measurements were repeated within and across years. Therefore, we considered a model including three environmental effects: the long-term environmental effect, which is a random year*subject effect, the short-term environmental effect, which is a random within year subject*collection effect, and the classical measurement error. We used a four-step approach to build the model. The first step explored graphically the serial correlations. The second step compared four models with different correlation structures for the short-term environmental effect. We selected fixed effects in the third step. In the fourth step, we compared four correlation structures for the long-term environmental effect. The model, which fitted best the data, used a spatial power correlation structure for the short-term environmental effect and a first order autoregressive process for the long-term environmental effect. The heritability estimate was 0.27 (0.04), the within year repeatability decreased from 0.56 to 0.44 and the repeatability across years decreased from 0.43 to 0.37.

serial correlations / longitudinal data / semen / sheep

1. INTRODUCTION

Artificial insemination (AI) is an important tool applied in programs of genetic improvement of dairy and meat sheep. In France, AI is used essentially with fresh semen, during summer, a period when semen production units need to produce large amounts of useful semen per day from a limited number

* Corresponding author: Ingrid.David@toulouse.inra.fr

Article published by EDP Sciences and available at http://www.edpsciences.org/gse or http://dx.doi.org/10.1051/gse:2006033

of rams. For a given conservation technique, the number of doses produced per ejaculate depends on the volume, sperm concentration and sperm motility. Each ram in an AI centre is collected repeatedly and frequently during the summer season over several years. Semen records of an adult ram may be considered as repeated measures of a single trait. The classical approach for repeated measures of a single trait is the simple repeatability model. This is widely used for the genetic analysis of semen characteristics in domestic species [1, 10, 20, 23, 24, 33]. However, the simple repeatability model assumes that residual effects are independent and that permanent environmental effects are constant over the productive life of each subject, which may be too restrictive. This may result in biased estimates of variance components [31] and may invalidate inferences about the mean response profile in longitudinal data [9]. Several general models that consider a smooth change over time in the mean as well as in the variance structures are given in the literature: the random regression model, which attempts to model the forms of the functions of time for each component of the phenotype (mean, genetic additive value, permanent environment) [14], the structured antedependence model, which defines the observation at time t as a function of the previous observation [17] and the character process model, which focuses on modelling the covariance functions themselves [27]. The aim of this study was to find the character process model that fits best the semen volume data recorded on adult rams of one French AI centre.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Data

Data on the ejaculates used in this study originate from rams collected during the 1996–2004 period in a French AI centre. We have focussed our study on data recorded between May and August, which corresponds to the period of intensive semen collection. A total of 36 480 ejaculates from 974 adult males, sons of 230 different sires, was analysed. The final pedigree file consisted of 20 761 animals. The rams were between 2 and 7 years old. The intervals between successive collections within one year varied from 1 to 28 days. The rams were collected over 1 to 5 successive years. The number of records per animal was on average 36 and ranged from 1 to 183. Three traits (volume, sperm concentration and mass motility) were measured at each collection. The character of interest in the present study was the volume, which was read directly in millilitres from a graduated collection tube.

2.2. Model

The assumptions of the simple repeatability model are not compatible with the analysis of this semen data. Firstly, the assumption of independence between residual effects could not be fulfilled. Indeed, uncontrolled daily environmental (temperature) or biological (animal health) influences on semen production on a particular day may be similar to those on neighbouring days. Secondly, the random animal effect may not be constant over years. For instance, animals are assigned to different pens each year and thus a ram may be dominant one year and not be dominant another year, which can affect its semen production. Thus, it is more realistic to update yearly the permanent environmental effect. As a result, three random environmental components influencing each semen record may be considered. Following notations used by Carvalheira *et al.* [4], the first is the long-term environmental effect (LTE), which includes all uncontrolled events that permanently influence the semen production of a particular ram during one year. This LTE effect includes past events specific to each animal that occurred during its first months of life (health, rearing conditions) and within year conditions such as feeding management, relations with other animals in the pen and health events. The second component is the short-term environmental effect (STE), which comprises all other sources of unaccounted temporary variations (correlated) that affect semen production. The third is the classical measurement error.

To fit the data with these new assumptions, the following character process model was used:

$$\boldsymbol{y} = \boldsymbol{X\beta} + \boldsymbol{Za} + \boldsymbol{Wp} + \boldsymbol{\varepsilon}_1 + \boldsymbol{\varepsilon}_2 \tag{1.1}$$

where: $\boldsymbol{y}$ is a vector of ejaculate volumes of order K ($K = \sum_{i=1}^{N} n_i$, N being the number of animals, n_i the number of measurements per animal). $\boldsymbol{\beta}$ is a vector of fixed environmental effects of order q. $\boldsymbol{a}$ is a vector of random genetic additive effect of order s ($s = 20\,761$). $\boldsymbol{p}$ is a vector of random LTE effects of order r ($r = \sum_{i=1}^{N} c_i$, where c_i is the number of years of collections for subject i). $\boldsymbol{\varepsilon}_1$ is a vector of random correlated STE effects of order K. $\boldsymbol{\varepsilon}_2$ is a vector of independent residuals of order K. $\boldsymbol{X}$, $\boldsymbol{Z}$ and $\boldsymbol{W}$ are incidence matrices of order $K \times q$, $K \times s$, $K \times r$, respectively.

The distribution of random effects are the following: $\boldsymbol{a} \sim N(0, \sigma_a^2 \boldsymbol{A})$ where $\boldsymbol{A}$ is the numerator relationship matrix, $\boldsymbol{p} \sim N(0, \sigma_p^2 \boldsymbol{H}_2)$, $\boldsymbol{\varepsilon}_1 \sim$

$N(0, \tau^2 \boldsymbol{H}_1)$ and $\boldsymbol{\varepsilon}_2 \sim N(0, \sigma_e^2 \boldsymbol{I}_K)$. $\boldsymbol{H}_1$ and $\boldsymbol{H}_2$ are

$$\boldsymbol{H}_1 = \bigoplus_{i=1}^{N} \bigoplus_{c=1}^{c_i} \boldsymbol{H}_{1ic} \text{ with } \boldsymbol{H}_{1ic} = \begin{bmatrix} 1 & h_{ic,12} & \cdots & h_{ic,1L_{ci}} \\ h_{ic,12} & 1 & \cdots & h_{ic,2L_{ci}} \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ h_{ic,1L_{ci}} & h_{ic,2L_{ci}} & \cdots & 1 \end{bmatrix} \text{ and } h_{ic,jl} = g_1\left(x_{ic,jl}\right)$$

$$\boldsymbol{H}_2 = \bigoplus_{i=1}^{N} \boldsymbol{H}_{2i} \quad \text{with} \quad \boldsymbol{H}_{2i} = \begin{bmatrix} 1 & s_{i12} & \cdots & s_{i1c_i} \\ s_{i12} & 1 & \cdots & s_{i2c_i} \\ \vdots & \vdots & \cdots & \vdots \\ s_{i1c_i} & s_{i2c_i} & \cdots & 1 \end{bmatrix} \quad \text{and} \quad s_{i,mc} = g_2\left(d_{i,mc}\right)$$

where g_1 and g_2 are unknown correlation functions, $\oplus$ represents the direct sum. L_{ci} is the number of observations made during year c for subject i. $x_{ic,jl}$ is a measurement of "distance" between collections j and l of subject i during year c. d_{imc} is a measurement of "distance" between collections performed during year m and c for subject i.

The vector of observations $\boldsymbol{y}$ is assumed to be normally distributed with $E(\boldsymbol{y}) = \boldsymbol{X\beta}$ and $var(\boldsymbol{y}) = \sigma_a^2 \boldsymbol{ZAZ'} + \sigma_p^2 \boldsymbol{WH}_2\boldsymbol{W'} + \tau^2 \boldsymbol{H}_1 + \sigma_e^2 \boldsymbol{I}_K$.

Under this model, a heritability estimate is $\hat{\sigma}_a^2/\hat{\sigma}_T^2$ where $\hat{\sigma}_T^2 = \hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\tau}^2 + \hat{\sigma}_e^2$. The within year repeatability estimate is, for all subjects i, a function of x of the forms: $\left(\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\tau}^2 g_1(x)\right)/\hat{\sigma}_T^2$ and the repeatability estimate across years is, for all subjects i, a function of d of the forms $\left(\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2 g_2(d)\right)/\hat{\sigma}_T^2$.

2.3. Model selection

Selection of appropriate correlation structures for LTE and STE is a non-trivial step in the model selection process. The method used is inspired from methods proposed by Verbeke and Molenberghs [34], Verbeke *et al.* [35] and Lesaffre *et al.* [21] and involves four steps.

The first step consisted in exploring graphically the correlation between collections using the empirical semi-variogram [9, 34]. To detect this correlation, the following model was used:

$$\boldsymbol{y} = \boldsymbol{X\beta} + \boldsymbol{Mf} + \boldsymbol{\varepsilon}_1 + \boldsymbol{\varepsilon}_2 \tag{1.2}$$

where $\boldsymbol{y}$, $\boldsymbol{\beta}$, $\boldsymbol{\varepsilon}_1$ and $\boldsymbol{\varepsilon}_2$ are the same as in model (1.1), $\boldsymbol{f}$ is the random subject intercept ($\boldsymbol{f} \sim N(0, I_N \sigma_f^2)$) with the corresponding incidence matrix $\boldsymbol{M}$,

we draw the scatter plot of $\frac{1}{2}E\left(e_{ij} - e_{il}\right)^2 = \sigma_e^2 + \tau^2\left(1 - g_1\left(x_{ijl}\right)\right)$ *vs.* the corresponding "distance" x_{ijl} where e is the vector of independent residuals of model (1.3):

$$\boldsymbol{y} = \boldsymbol{X\beta} + \boldsymbol{Mf} + \boldsymbol{e} \tag{1.3}$$

where the notations are the same as in model (1.2). The total process variance $(\sigma_e^2 + \tau^2 + \sigma_f^2)$ was estimated by $\frac{1}{2}E\left(e_{ij} - e_{i'k}\right)^2 \forall i \neq i'$. For the exploration of the function g_1, the distance considered was the interval in days between observations. For the exploration of g_2, we used residuals obtained with a model similar to (1.3) where $\boldsymbol{y}$ corresponded to the subject average trait per year and the distance considered was the interval in years between mean records. In this step, $\boldsymbol{\beta}$ is the vector of all the potential fixed effects and all the two-way interactions are described in detail in David *et al.* [7].

The second step consisted in choosing g_1 fitting and comparing several serial correlation structures for the model (1.2). We considered four different structures for $\boldsymbol{H}_1$. The first model ($C0_S$) assumed independent STE ($g_1(x) = 0$), the second model (AR_S) assumed a first-order autoregressive correlation structure for $\boldsymbol{H}_1$ ($g_1(x) = \rho^x$ where x is the difference between ranks of collection), the third (SP_S) and fourth (SG_S) models assumed a spatial power ($g_1(x) = \rho^x$) and a spatial Gaussian ($g_1(x) = \rho^{x^2}$) where x is the interval between collections in days, respectively. The models were fitted using the mixed procedure of SAS® 8.2 [30] and the restricted maximum likelihood method to estimate variance components. We used restricted likelihood ratio tests to compare the $C0_S$ model to the three other models (nested models). The corresponding null and alternative hypotheses were $\rho = 0$ and $\rho \neq 0$, respectively. Under the null hypothesis, the test statistic is expected to be distributed as a chi-square with two degrees of freedom. We used the Akaike information criteria (AIC) to compare the non-nested models (AR_S, SP_S, SG_S). The best model will be the one that has the lowest value of −2AIC.

The third step selected fixed model terms in (1.2) based on the model retained in step 2. This has been done step by step by comparing nested models with the likelihood ratio test. For this step, models were fitted using the mixed procedure of SAS® 8.2 [30] and the maximum likelihood method.

The fourth step selected an appropriate correlation structure for the LTE according to the correlation structure for $\boldsymbol{H}_1$ selected in step 2 and the mean structure retained in step 3. We compared four different correlation structures for $\boldsymbol{H}_2$ using the model (1.1). The first model assumed no correlation between LTE ($C0_L$, $g_2(d) = 0$), the second model assumed a correlation of 1 between LTE ($C1_L$, $g_2(d) = 1$), the third model assumed a first-order autoregressive correlation structure for $\boldsymbol{H}_2$ (AR_L, $g_2(d) = \eta^d$, where d is the absolute

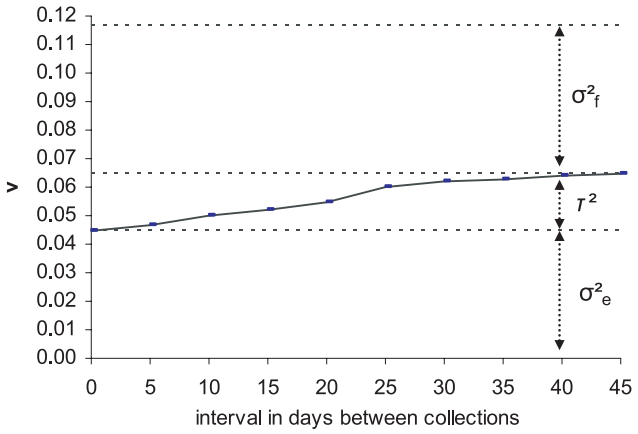


Figure 1. Ram semen volume: observed semi-variogram for the short-term environmental effect. σ_e^2, τ^2 and σ_f^2 represent the variability of the measurement error, the serial correlation component and the random intercept in (1.2), respectively.

difference between ranks of year of collection) and the fourth, a uniform correlation structure (UC_L, $g_2(d)$ = constant). Restricted likelihood ratio tests were used to compare $C0_L$ or $C1_L$ to AR_L or UC_L structures while AIC criteria were used to compare the other models. For this step, data were analysed with an animal model using the ASReml software [13]. Variance components and genetic parameters were estimated at the end of this step using the restricted maximum likelihood method.

Finally, to clarify the relative role of the various model components, we compared the four models obtained by fitting the AR_L or $C1_L$ structure to the LTE variation and the SP_S or $C0_S$ structures for the STE variation. Thereafter in the text, the various sub-models (1.1) are labelled according to the structure of $\boldsymbol{H}_1$ and $\boldsymbol{H}_2$, for instance AR_L/SP_S.

3. RESULTS

3.1. Semi-variogram

The empirical semi-variograms drawn for the exploration of g_1 and g_2 are presented in Figures 1 and 2, respectively. In both cases, this suggests a serial correlation dependent on time that may be described by an increasing function of the interval between observations. Nevertheless, in both cases, the semi-variogram did not give enough information to choose among the potential $g(x)$ functions. In Figure 1, the empirical estimates of variance components for σ_f^2, τ^2 and σ_e^2 were 0.052, 0.02 and 0.045, respectively.

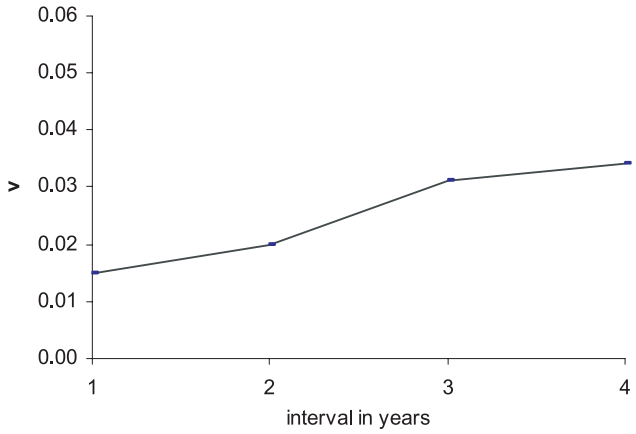


Figure 2. Ram semen volume: observed semi-variogram for the long-term environmental effect.

Table I. Variance component estimates, minus twice restricted log-likelihood and minus twice Akaïke information criteria for different correlation structures for short term environmental effect in model (1.2).

STE[a]	$C0_S$	AR_S	SP_S	SG_S
$-2RL$[1]	4905	2767	2560	2644
$\Delta(-2RL)$[2]	-	2138	2345	2261
$-2AIC$[3]	4909	2775	2568	2652
σ^2_e	0.059	0.049	0.048	0.050
τ^2	-	0.018	0.019	0.013
ρ	-	0.93	0.97	0.96
σ^2_f	0.050	0.039	0.040	0.043

[1] $-2RL$ = minus twice restricted maximum likelihood.

[2] $\Delta(-2RL)$ = likelihood ratio statistics of the corresponding model *vs.* the $C0_S$ model.

[3] $-2AIC$ = minus twice Akaïke information criteria.

[a] Correlation process for the STE: $C0_S \Leftrightarrow g_1(x) = 0 \mid SP_S \Leftrightarrow g_1(x) = \rho^x \mid SG_S \Leftrightarrow g_1(x) = \rho^{x^2}$, where x is the absolute interval in days between observations, $AR_S \Leftrightarrow g_1(x) = \rho^x$, where x is the absolute interval between ranks of observation.

3.2. Selection of short-term environmental effect correlation matrix

Variance component estimates, minus twice-restricted log-likelihood and AIC criteria ($-2AIC$), obtained with the different correlation structures to model STE are presented in Table I. When we compared the $C0_S$ structure to AR_S, SP_S and SG_S structures, the smallest likelihood ratio statistic of two models was 2138, indicating that the $C0_S$ structure fitted the data less well than the other. Concerning the comparison among SP_S, SG_S and AR_S structures, the $-2AIC$ criteria were smaller for the SP_S and all differences in the $-2AIC$ criteria were higher than 80, indicating that the SP_S structure was the

best. The estimates of variance components with the SP_S structure were close to those estimated with the empirical semi-variogram 0.048, 0.019, 0.040 *vs.* 0.052, 0.02 and 0.045 respectively. The correlation estimate was very high between two STE separated by one day ($\rho = 0.97$).

3.3. Fixed effects

The fixed effects included in the final model for the mean structure were the age at collection, the week, the year of collection, the interval with previous collection, the daily variation (AM/PM) and the interaction week*year. The number of collections during the previous year, the rank of the within season collection, the breeding value for milk production in quartile and all other two-way interactions were discarded. Minus twice the difference of maximum log-likelihood values between the full fixed effect model and the reduced models equals 210. The associated number of degrees of freedom is 180, implying that the reduced model was acceptable at the 5% level of significance ($P = 0.0623$). Estimates of the selected fixed effects are described in detail in David *et al.* [7].

3.4. Selection of long-term environmental effect correlation matrix

Variance components, heritability estimates, minus twice AIC criteria and restricted log-likelihood obtained with the different correlation structures for the LTE are presented in the first four columns of Table II. The smallest value of the restricted likelihood ratio tests corresponding to the comparison of AR_L/SP_S model to the $C0_L/SP_S$ or the $C1_L/SP_S$ model was 55, and the AR_L/SP_S model presenting a lower −2AIC criteria than the UC_L/SP_S model. These results indicate that the AR_L/SP_S model has the best fit. The correlation estimate for LTE was $\eta = 0.88$ and was significantly different from 1 (by the LRT test with $C1_L/SP_S$).

Repeatability within and across years, estimated with the AR_L/SP_S model, were decreasing functions of the interval between collections. Within year repeatability varied from 0.56 to 0.44 (Fig. 3) and repeatability across years varied from 0.43 to 0.37 (Fig. 4).

The four last columns in Table II contains the results for the four models obtained by fitting the AR_L or $C1_L$ structure to the LTE variation and the SP_S or $C0_S$ structures for the STE variation. The log-likelihood ratio values indicate that models with the AR_L structure were significantly better than the models with the $C1_L$ structure, and that including the STE component (SP_S *vs.* $C0_S$) was also significantly better. The simple repeatability model ($C1_L/C0_S$) just

Table II. Variance component, heritability estimates and minus twice restricted log-likelihood for different correlation structures for long and short term environmental effects in model (1.1).

	1	2	3	4[d]	5[c]	6
LTE[a]	$C0_L$	UC_L	$C1_L$	AR_L	$C1_L$	AR_L
STE[b]	SP_S	SP_S	SP_S	SP_S	$C0_S$	$C0_S$
−2RL[1]	−64 882	−64 897	−64 896	−64 951	−62 357	−64 337
−2AIC[2]	−64 872	−64 885	−64 886	−64 938	−62 351	−64 329
σ_e^2	0.0481	0.0481	0.0481	0.0479	0.0596	0.0540
τ^2	0.0162	0.0161	0.0176	0.0131	-	-
ρ	0.97	0.97	0.97	0.96	-	-
σ_p^2	0.0018	0.0143	0.0126	0.0182	0.0190	0.0210
η	-	0.88	-	0.88	-	0.66
σ_a^2	0.0508	0.0319	0.0321	0.0306	0.0327	0.0367
h^2	0.43 (0.04)	0.29 (0.04)	0.29 (0.04)	0.27 (0.04)	0.29 (0.04)	0.33 (0.04)

[1] −2RL = minus twice restricted log likelihood.

[2] −2AIC = minus twice Akaïke information criteria.

[a] Correlation process for the LTE:

$C0_L \Leftrightarrow g_2(d) = 0 \mid C1_L \Leftrightarrow g_2(d) = 1 \mid UC_L \Leftrightarrow g_2(d) = \eta \mid AR_L \Leftrightarrow g_2(d) = \eta^d$, where d is the absolute difference between ranks of year of observation.

[b] Correlation process for the STE: $SP_S \Leftrightarrow g_1(x) = \rho^x \mid C0_S \Leftrightarrow g_1(x) = 0$, where x is the absolute interval between collections in days.

[c] Simple repeatability model.

[d] Retained model.

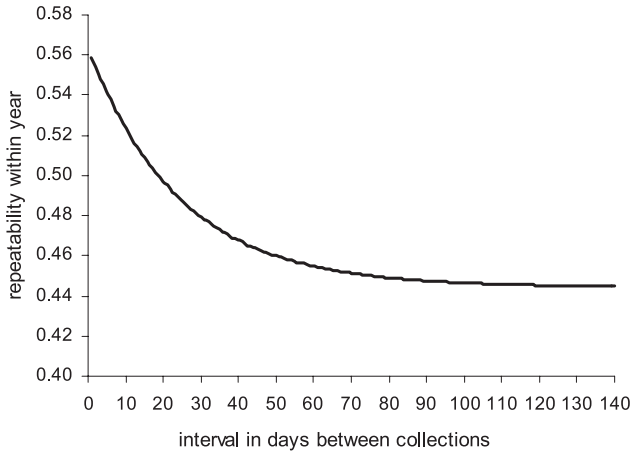


Figure 3. Within year repeatability for ram semen volume in a model with spatial power and autoregressive correlation structures for the short and long-term environmental effect, respectively.

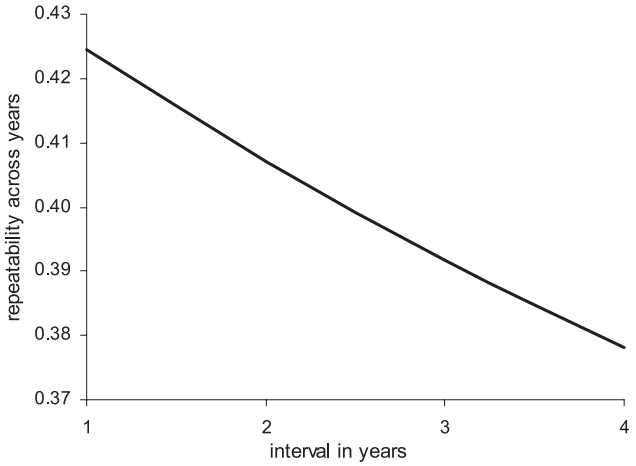


Figure 4. Repeatability across years for ram semen volume in a model with spatial power and autoregressive correlation structures for the short and long-term environmental effect, respectively.

fitting the subject effects inflated the proportion of variance in the residual relative to the other models. A major improvement in fit was observed when either the AR_L correlation to LTE or a correlation structure to the STE was added to the simple repeatability model. Both of these models effectively allow a lower correlation between records from different years than for records within the same year. Having both terms in (AR_L/SP_S) gives a small, though significant, further gain, and results in a lower heritability estimate than the other models. The correlation structures between observations (overall repeatability) modelled with these four models are presented in Figure 5. The simple repeatability model ($C1_L/C0_S$) assumes a constant correlation between observations, which is quite different from the correlations modelled with the three other models. The $AR_L/C0_S$ model, which considers that the correlation between observations made during the same year is constant, tended to underestimate the correlation between observations separated by less than 15 days, and to overestimate the correlation between observations separated by more than 15 days and less than 2 years. The correlations modelled with the AR_L/SP_S and $C1_L/SP_S$ models were quite similar but may differ significantly when the number of years between observations increases.

4. DISCUSSION

4.1. Model

The model proposed here, for the analysis of repeated measurements of semen volume, is a special case of the parametric character process models that

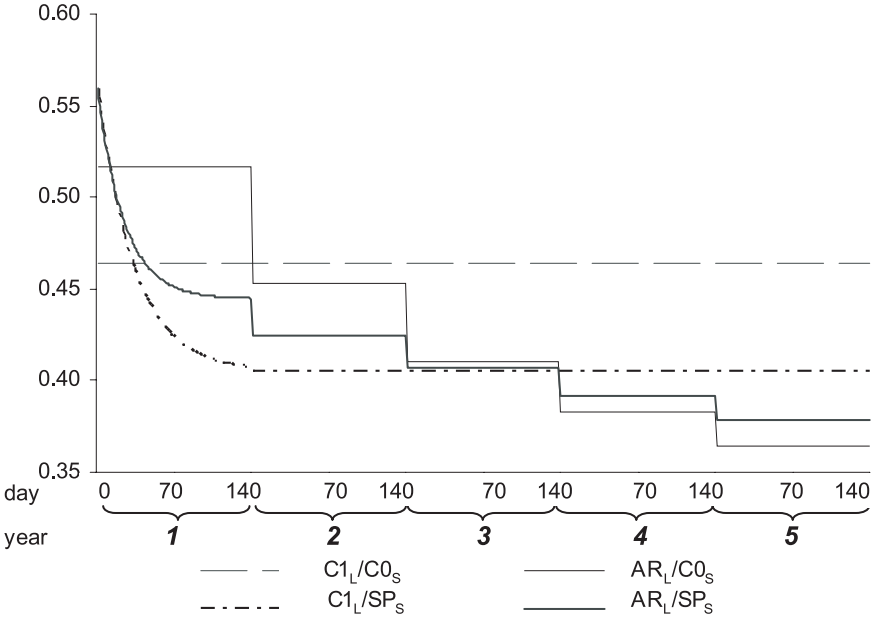


Figure 5. Evolution of the correlation between observations depending on the model $\mathrm{C1_L} \Leftrightarrow g_2(d) = 1 \mid \mathrm{AR_L} \Leftrightarrow g_2(d) = \eta^d \mid \mathrm{C0_S} \Leftrightarrow g_1(x) = 0 \mid \mathrm{SP_S} \Leftrightarrow g_1(x) = \rho^x$, where g_1 and g_2 are the functions of the correlation processes for the STE and the LTE, respectively, d is the absolute difference between ranks of year of observation and x is the absolute interval between collections in days.

model the covariance functions [27]. Such models also accommodate a correlation other than 1, over time, for the genetic component. However, we did not use this approach since we checked that the genetic correlations between traits, in a multiple trait analysis with one trait per age, were all high (>0.95). Similar models to the one proposed here have been used to study cow lactations [4,31] but the modelling process differed from ours by omitting the formal justification of the choice of the correlation structures. Other models can be used for the analysis of repeated and correlated data. For example, random regression or structured antedependence models have been proposed for the evaluation of cattle [17–19,25,26]. Nevertheless, Jaffrézic and Pletcher [15] have shown that character process models perform well in comparison to alternative methods, often providing a better fit to the covariance structure.

A first attempt to extend the character process model to the multiple-trait case has been proposed by David *et al.* [6] considering cross-correlations equal to 0, identical ρ and identical η for all traits. Other models that do not ignore cross-correlations have been proposed by Jaffrézic *et al.* [16] using a method that involves an eigen transformation of the variance covariance matrices while Gilmour and Thompson [12] proposed to model the covariance matrix on the

inverse scale. However, in both cases these methods assume that the correlation process has the same form for all traits. These assumptions may be too restrictive and cannot be extended in the case of different correlation processes for each single trait. Exploring graphically the cross-correlation could be an interesting first step to this extension. If we consider two traits A and B, the method for exploring the cross-correlation process for STE would be to draw $\frac{1}{2}E\left(e_{ij}^{A} - e_{ik}^{B}\right)^2$ *vs.* the corresponding distance$_{jk}$, where e_{ij}^{A} and e_{ik}^{B} are the residuals of model (1.3) extended to the multiple trait case where only $\text{cov}(f^A, f^B) \neq 0$. However, further analyses are needed to validate and confirm this approach.

4.2. Model selection

We used a graphical technique to detect serial correlation. This first step in the analysis has three advantages: it indicates whether a correlation structure exists or not, it can help the user in determining an initial form of the covariance matrix, and it gives initial values of variance components that may help convergence to a maximum likelihood solution. However, this technique cannot be used to select an appropriate correlation function. Another way to explore the correlation structure would be to fit a mixed model with an unstructured covariance structure and to use the resulting estimated covariance matrix to suggest a more parsimonious structure. Nevertheless, when the number of time points is large, the REML algorithm may not converge [8]. This was the case for semen production records and the graphical technique was then more suitable.

Fitting linear models implies that an appropriate mean structure as well as a covariance structure be specified, but these structures are not independent of each other [34]. For our analysis, the covariance structure for the STE was determined first, using a full fixed model, while the fixed effects were tested later. Nevertheless, to confirm the choice of the correlation structure for the STE, the different correlation structures were also compared with the reduced mean model and the spatial power structure was still "optimal". A robust procedure for choosing the fixed model was proposed by Liang and Zeger [22]. It is relatively insensitive to the structure of the variance covariance assumed for the data. Verbeke and Molenberghs [34] showed that this estimator is consistent as long as the mean is correctly specified in the model. In agreement with Robert-Granié *et al*. [29], the results we obtained with this approach showed that, in most cases, the robust standard error was smaller than the naïve one.

Concerning the selection of $g_1(x)$, our analysis clearly showed an STE correlation of sequential measurements. Rams were collected with unequal time lags, and models using a function of time-lag in days between collections (SP_S and SG_S structures) fitted the data better than the AR_S model based on the order of collections rather than the actual time interval. The daily correlation of the STE in the final model (AR_L/SP_S) is high: 0.96. However, this correlated component is one-third the size of the uncorrelated component ($\tau^2/\sigma_e^2 \simeq 0.27$). These results indicate that an important component of unexplained and uncorrelated daily variation remained.

With regards to the selection of $g_2(x)$, the assumption of independent LTE was discarded ($C0_L/SP_S$ model) indicating that some influences on semen production persist over years. However, not all influences remain constant since the $C1_L/SP_S$ model with a correlation of 1 was not as good as the AR_L/SP_S and UC_L/SP_S model with a smaller correlation. The autoregressive correlation was better than the uniform correlation. Hypotheses similar to those proposed by Carvalheira *et al.* [3] for cow milk production may explain this result: many events that affect a ram's capacity for semen production occur during productive life, and impart a correlation structure between years of production that decays with time. Several authors [4, 31] have already used the first order autoregressive correlation structure for the analysis of LTE in cow lactations. Similar to the result obtained when omitting the permanent environmental effect in the case of repeated measurements [5], assuming independent LTE ($C0_L/SP_S$ model) yielded higher genetic variance and heritability (0.43 *vs.* 0.27, 0.29) estimates than considering a correlation between LTE because the genetic component picks up the covariance omitted from the environmental component. The results found concerning the correlation processes for STE and LTE mean that there may be some uncontrolled factors, which modify over years the so called "permanent" environmental effect (*i.e.* change in the location of the pen in the shed, modification of social behaviour when changing pen...) and other factors, which induce within year correlations between residuals of the simple repeatability model (health status, body weight change...). Therefore, one has to identify and control these factors to improve semen production and increase heritability and repeatability of semen traits.

4.3. Variance components and genetic parameters estimates

Once the appropriate correlation structures for LTE and STE were selected, we compared the component sub-models with the classic repeatability model. The results showed that the AR_L/SP_S model fitted the data the best. The

heritabilities of these four models ranged from 0.27 to 0.33 and the correlations between estimated breeding values for semen volume estimated with these models were high (>0.98). These results may be specific to the data and the consequence of the high correlations for LTE and STE, indeed the results obtained for similar comparisons in other studies differed a little [3, 4, 31, 32]. However, the results obtained with the AR_L/SP_S model *vs.* the three other models relaxed the assumptions of permanent environmental effect and independent residuals, which are the usual assumptions used in the study of repeated semen trait [2, 10, 11, 20, 23, 24].

The estimate of heritability with the AR_L/SP_S model was moderate, higher than that reported in the literature for ram semen volume (0.07, 0.11 [28], 0.15, 0.20 [10]) and in the middle of the range of heritability reported on all species (from 0.07 to 0.58 [28, 33]).

5. CONCLUSION

We used a character process model to analyse semen volume in AI rams that has previously been used by several authors [3, 4] for test-day records of cows, but with a different modelling process. An empirical semi-variogram gives an informal check for serial correlation. The spatial power correlation and the first order autoregressive structure gave the best fit to the correlation between STE and LTE, respectively. Even if variance components were not markedly affected in this study by the introduction of STE and a first order autoregressive correlation structure for LTE *vs.* the classical simple repeatability model, the proposed model insured an appropriate selection of fixed effects, identified uncontrolled factors and gave more information about the decline of repeatability with time. The heritability estimate was moderate indicating that selection of AI rams on their ability to produce semen volume could lead to a substantial improvement in the number of doses produced per animal. However, the impact of this selection on other traits must be evaluated.

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the *ministère de l'Agriculture* for supporting this study in the frame of a "*BELIA* action", directed by the *ANIO* and *INRA*, and the AI centres who provided the data: BMC, CCDEO, Confédération générale de Roquefort, Insem-Ovin, OVI-TEST, CIA Verdilly. Two anonymous reviewers are thanked for numerous constructive criticisms and for improving the clarity of this paper.

REFERENCES

[1] Basso B., Fritz S., Druet T., Guillaume F., Rossignil M.N., Amigues Y., Gabriel R., Sellem E., Salas-Cortes L., Humblot P., Druart X., Estimation de paramètres génétiques et détection de QTL liés à des caractères de fertilité mâle, de production de semence et de qualité de la semence chez le taureau laitier, in: Rencontres Recherches Ruminants, 7–8 décembre 2005, Paris, pp. 145–148.

[2] Brandt H., Grandjot G., Genetic and environmental effects of male fertility of AI-boars, in: Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 11–16 January 1998, Armidale, pp. 527–530.

[3] Carvalheira J.G., Blake R.W., Pollak E.J., Quaas R.L., Duran-Castro C.V., Application of an autoregressive process to estimate genetic parameters and breeding values for daily milk yield in a tropical herd of Lucerna cattle and in United States Holstein herds, J. Dairy Sci. 81 (1998) 2738–2751.

[4] Carvalheira J., Pollak E.J., Quaas R.L., Blake R.W., An autoregressive repeatability animal model for test-day records in multiple lactations, J. Dairy Sci. 85 (2002) 2040–2045.

[5] Clement V., Estimation des paramètres génétiques des petits ruminants en milieu d'élevage traditionnel au Sénégal. Importance de la structure des données et du choix du modèle d'analyse, 1999, Institut national agronomique Paris-Grignon, Paris, p. 117.

[6] David I., Bodin L., Lagriffoul G., Manfredi E., Robert-Granié C., Genetic parameters of ram semen traits using an animal model accounting for serial correlations, in: Proceedings of the 8th World Congress on Genetic Applied to Livestock Production, 13–18 August 2006, Belo Horizonte, Brazil.

[7] David I., Druart X., Lagriffoul G., Manfredi E., Robert-Granié C., Bodin L., Genetic and environmental factors affecting semen traits in Lacaune and Manech tête rousse AI rams, Genet. Sel. Evol. (2007) (in press).

[8] Dawson K.S., Gennings C., Carter W.H., Two graphical techniques useful in detecting correlation structure in repeated measures data, Am. Stat. 51 (1997) 275–283.

[9] Diggle P.J., An approach to the analysis of repeated measurements, Biometrics, 44 (1988) 959–971.

[10] Duval P., Belloc J.P., Albaret M., Girou P., Barillet F., Etude de facteurs de variation de la fonction sexuelle de béliers Lacaune lait et de la fertilité des brebis en insémination artificielle, in: Rencontres Recherches Ruminants, December 1995, Paris, pp. 429–434.

[11] Garcia-Tomas M., Sanchez J., Rafel O., Ramon J., Piles M., Variability, repeatability and phenotypic relationships of several characteristics of production and semen quality in rabbit, Anim. Reprod. Sci. 93 (2006) 88–100.

[12] Gilmour A.R., Thompson R., Statistical models for multidimensional (longitudinal/spatial) data, in: Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 13–18 August 2006, Belo Horizonte, Brazil.

[13] Gilmour A.R., Gogel B.J., Cullis B.R., Welham S.J., Thompson R., ASReml User Guide Release 1.0, VSN International Ltd, 2002, Hemel Hempstead, HP11ES, UK.

[14] Henderson C.R., Jr., Analysis of covariance in the mixed model: higher-level, nonhomogeneous, and random regressions, Biometrics 38 (1982) 623–640.
[15] Jaffrézic F., Pletcher S.D., Statistical models for estimating the genetic basis of repeated measures and other function-valued traits, Genetics 156 (2000) 913–922.
[16] Jaffrézic F., Thompson R., Pletcher S.D., Multivariate character process models for the analysis of two or more correlated function-valued traits, Genetics 168 (2004) 477–487.
[17] Jaffrézic F., Venot E., Laloë D., Vinet A., Renand G., Use of structured antedependence models for the genetic analysis of growth curves, J. Anim. Sci. 82 (2004) 3465–3473.
[18] Jensen J., Genetic evaluation of dairy cattle using test-day models, J. Dairy Sci. 84 (2001) 2803–2812.
[19] Kettunen A., Mäntysaari E.A., Strandén I., Pösö J., Lidauer M., Estimation of genetic parameters for first lactation test day milk production using random regression models, in: Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, 11–16 January 1998, Armidale, New South Wales, Australia, pp. 307–310.
[20] Langford G.A., Shrestha J.N.B., Marcus G.J., Repeatability of scrotal size and semen quality measurements in rams in a short-day light regime, Anim. Reprod. Sci. 19 (1989) 19–27.
[21] Lesaffre E., Todem D., Verbeke G., Flexible modelling of the covariance matrix in a linear random effects model, Biometrical J. 42 (2000) 807–822.
[22] Liang K.Y., Zeger S.L., Longitudinal data analysis using generalized linear models, Biometrika 73 (1986) 13–22.
[23] Manfredi E., Leboeuf B., Bodin L., Boue P., Humblot P., Source de variations génétiques et non génétiques des caractéristiques de production de semence chez le bouc, in: Rencontres Recherches Ruminants, 2–3 décembre 1998, pp. 37–39.
[24] Mathevon M., Buhr M.M., Dekkers J.C., Environmental, management, and genetic factors affecting semen production in Holstein bulls, J. Dairy Sci. 81 (1998) 3321–3330.
[25] Meyer K., Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model, Genet. Sel. Evol. 30 (1998) 221–240.
[26] Meyer K., Random regressions to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows, Livest. Prod. Sci. 65 (2000) 19–38.
[27] Pletcher S.D., Geyer C.J., The genetic analysis of age-dependent traits: modeling the character process, Genetics 153 (1999) 825–835.
[28] Rege J.E., Toe F., Mukasa-Mugerwa E., Tembely S., Anindo D., Baker R.L., Lahlou-Kassi A., Reproductive characteristics of Ethiopian highland sheep. II. Genetic parameters of semen characteristics and their relationships with testicular measurements in ram lambs, Small Rumin. Res. 37 (2000) 173–187.
[29] Robert-Granié C., Heude B., Foulley J.L., Modelling the growth curve of Maine-Anjou beef cattle using heteroskedastic random coefficients models, Genet. Sel. Evol. 34 (2002) 423–445.
[30] SAS®, Cary NC: SAS® Institute Inc., SAS®/STAT Software, version 8, 1999.

[31] Sawalha R.M., Keown J.F., Kachman S.D., Van Vleck L.D., Evaluation of autoregressive covariance structures for test-day records of Holstein cows: estimates of parameters, J. Dairy Sci. 88 (2005) 2632–2642.
[32] Sawalha R.M., Keown J.F., Kachman S.D., Van Vleck L.D., Genetic evaluation of dairy cattle with test-day models with autoregressive covariance structures and with a 305-d model, J. Dairy Sci. 88 (2005) 3346–3353.
[33] Smital J., Wolf J., De Sousa L.L., Estimation of genetic parameters of semen characteristics and reproductive traits in AI boars, Anim. Reprod. Sci. 86 (2005) 119–130.
[34] Verbeke G., Molenberghs G., Linear mixed models for longitudinal data, Ed. Springer Series in Statistics, Hardcover, 1997.
[35] Verbeke G., Lesaffre E., Brant L.J., The detection of residual serial correlation in linear mixed models, Stat. Med. 17 (1998) 1391–1402.

To access this journal online:
www.edpsciences.org

Synthèse et remarques complémentaires sur l'article 2 L'analyse du volume de production de semence en race Lacaune selon un modèle "character process" a montré que, contrairement aux hypothèses du modèle à répétabilité simple, la corrélation entre mesures d'un sujet était décroissante en fonction de l'intervalle de temps entre mesures. Le modèle utilisé incluait des effets d'environnement à long terme (LTE) et à court terme (STE). Le processus de corrélation s'ajustant le mieux aux données était une spatiale exponentielle pour le LTE et une autoregressive d'ordre 1 pour le STE.

3.3.3 Application du modèle "character process" pour l'ensemble des races et des caractères

Afin d'évaluer si le modèle "character process" décrit pour le volume de la race Lacaune dans l'article précédent pouvait s'appliquer aux autres caractères de production de semence d'une part et à d'autres races d'autre part, nous avons recherché pour l'ensemble des races et des caractères l'existence de processus de corrélation.
Pour appliquer le modèle "character process" aux autres caractères et races de l'étude, quatre modèles unicaractères différents ont été utilisés selon que l'analyse ait été réalisée avec un modèle incluant la matrice de parenté entre individus (modèle génétique) ou non et qu'elle portait sur des animaux jeunes (pas de LTE) ou adultes (Tableau 3.4). L'approche décrite dans l'article précédent pour sélectionner les matrices de corrélation adéquates a été utilisée dans ces différents modèles avec, néanmoins, quelques variantes pour tenir compte de la spécificité de chaque modèle.

Les résultats obtenus pour la plupart des races (Tableau 3.5), montrent que le modèle "character process" s'ajuste mieux aux données de production de semence que le modèle à répétabilité simple classiquement utilisé excepté pour les races BMC, Texel et Vendéen. Ceci est probablement lié aux faibles effectifs de chacune de ces races et à l'hétérogénéité de l'intervalle de temps entre collectes que l'on retrouve dans leurs données. Il existe peu de données pour chaque intervalle de temps possible entre mesures intra-année et il existe peu d'animaux ayant des répétitions de mesures de collecte d'une année sur l'autre (Cf tableau 3.1). En conséquence, il est difficile d'ajuster un processus de corrélation pour les effets d'environnement à court et à long terme par manque d'information.

Lorsqu'un processus de corrélation a été mis en évidence, on note que :

- on retrouve pour tous les caractères et toutes les races les mêmes processus de corrélation que ceux décrit dans l'article 2 : une spatial exponentielle pour le STE et une autorégressive d'ordre 1 pour le LTE. Le STE reflète l'effet d'un certain nombre de facteurs de variation non contrôlés évoluant non aléatoirement d'une journée à l'autre. Inversement, l'existence d'un LTE signifie que chaque année, un certain nombre de facteurs de variation non contrôlés constants sur l'année sont modifiés pour chaque sujet. La possible existence de tels facteurs se confirme par la cohérence des résultats que nous avons obtenus pour les différentes races. Malheureusement, ces résultats ne nous fournissent aucune indication sur les facteurs en question. Néanmoins, de précédentes études nous permettent de faire quelques hypothèses sur ces derniers (Cf section 1.2). La corrélation entre STE pourrait être la conséquence de l'évolution de la température des bâtiments, du poids de l'animal. Les modifications du LTE pourraient être la conséquence de l'évolution du statut de

TAB. 3.4 – Modèle "character process" utilisé en fonction des races

		Race[a]	Modèle[b]
Adulte	Modèle génétique	LAC, MTR	$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Za} + \mathbf{Wp} + \boldsymbol{\varepsilon}_1 + \boldsymbol{\varepsilon}_2$
	Modèle non-génétique	TEX, VEN, OIF, MTN, BB	$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Wp} + \boldsymbol{\varepsilon}_1 + \boldsymbol{\varepsilon}_2$
Jeune	Modèle génétique	LAC, MTR	$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Za} + \mathbf{Mf} + \boldsymbol{\varepsilon}_1 + \epsilon_2$
	Modèle non-génétique	TEX, VEN, OIF, MTN, BB	$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Mf} + \boldsymbol{\varepsilon}_1 + \boldsymbol{\varepsilon}_2$

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, OIF=Ovin Ile de France, TEX=Texel, VEN=Vendéen
[b]notations identiques à celles utilisées dans l'article 2

l'animal au sein de ses congénères, du changement de box (situation géographique dans le CIA : courant d'air, aération, zone de stress). Pour confirmer ces hypothèses, il faudrait inclure ces effets dans le modèle et vérifier l'évolution du STE et du LTE correspondante. Néanmoins, ces informations ne sont pas disponibles actuellement et leurs mesures peuvent nécessiter un chantier important (pesée des animaux, évaluation du stress de l'animal en box).

– Les parts de variance de l'environnement permanent, du STE et du LTE par rapport à la variance totale sont variables en fonction des races et des caractères étudiés (Tableau 3.5). Dans la plupart des cas, les paramètres du processus de corrélation du STE et du LTE sont élevés. Pour les animaux adultes, le paramètre de corrélation du STE varie entre 0.64 et 0.97 et celui du LTE varie entre 0.63 et 0.99. Néanmoins, bien que les processus de corrélation soient identiques, l'évolution de la répétabilité est très différente en fonction des races. Cela n'est pas la conséquence de l'inclusion des processus de corrélation puisque les répétabilités sont aussi très différentes entre races dans un modèle à répétabilité simple.

– Le modèle non génétique s'ajustant le mieux aux données des jeunes animaux ne comprend pas, dans la plupart des cas, d'effet sujet. Ceci a pour conséquence de modéliser une corrélation entre mesures convergeant vers 0. Cette limite théorique est invraisemblable puisqu'elle suppose qu'il n'existe aucun déterminisme génétique des caractères, or les valeurs d'héritabilité que nous avons précédemment estimées montrent le contraire.

La sélection des différents processus a été réalisée en unicaractère. Dans un deuxième temps, nous avons recherché comment pouvait se construire un modèle multicaractère prenant en compte les processus de corrélation. Cette extension a fait l'objet d'une présentation au congrès mondial de génétique animale de 2006.

TAB. 3.5 – Corrélations des processus STE (spatial exponentielle) et LTE (Autorégressive d'ordre 1) et rapport des variances d'environnement à long terme, à court terme et permanent par rapport à la variance totale obtenus en unicaractère par race et par caractère

		Animaux jeunes							
		Modèle génétique			Modèle non génétique				
		LAC1	LAC2	MTR	MTN*	BB*	BMC*	TEX*	VEN*	OIF*
Volume	STE[a]	0.50 (10%)	0.98 (17%)	0.95 (20%)	0.96 (49%)	0.85 (11%)	-[b]	-	-	0.74 (20%)
	EP[c]	(16%)	-	-	-	(27%)	(25%)	(11%)	(15%)	(17%)
Concentration	STE	0.22 (15%)	0.95 (20%)	0.95 (38%)	0.91 (41%)	0.94 (62%)	-	-	-	0.95 (32%)
	EP	(22%)	-	-	-	-	(36%)	(42%)	(41%)	(23%)
Nb. Spermatozoïdes	STE	0.51 (10%)	0.96 (22%)	0.95 (29%)	0.89 (44%)	0.92 (37%)	-	-	-	0.87 (22%)
	EP	(15%)	-	-	-	-	(33%)	(14%)	(19%)	(34%)
Motilité	STE	0.35 (10%)	0.90 (8%)	0.96 (26%)	0.99 (18%)	0.85 (5%)	-	-	-	0.89 (87%)
	EP	(17%)	-	-	-	-	(27%)	(25%)	(14%)	(7%)
		Animaux adultes								
Volume	STE	0.88 (12%)	0.97 (16%)	0.95 (18%)	0.93 (30%)	-	-	-	-	0.97 (9%)
	LTE[d]	0.96 (16%)	0.99 (18%)	0.97 (19%)	0.97 (30%)	0.76 (38%)	1 (20%)	1 (14%)	1 (28%)	1 (33%)
Concentration	STE	0.96 (18%)	0.95 (23%)	0.95 (25%)	0.95 (22%)	0.64 (20%)	-	-	-	0.93 (30%)
	LTE	0.94 (23%)	1 (11%)	1 (18%)	0.97 (34%)	0.63 (37%)	1 (33%)	1 (40%)	1 (34%)	0.66 (28%)
Nb. Spermatozoïdes	STE	0.96 (15%)	0.97 (19%)	0.94 (27%)	0.93 (33%)	0.71 (12%)	-	-	-	0.84 (13%)
	LTE	0.94 (15%)	0.99 (19%)	0.97 (19%)	0.99 (26%)	0.72 (29%)	1 (19%)	1 (10%)	1 (22%)	0.51 (33%)
Motilité	STE	0.96 (13%)	0.95 (6%)	0.89 (20%)	-	0.70 (8%)	-	-	-	0.86 (66%)
	LTE	0.97 (22%)	0.99 (2%)	0.88 (35%)	0.88 (9%)	0.99 (16%)	1 (25%)	1 (10%)	1 (17%)	0.67 (28%)

[a]STE=Environnement à court terme, corrélation (part de la variance du processus / variance totale)
[b]- : pas de détection de processus de corrélation
[c]EP=environnement permanent
[d]LTE=environnement à long terme, corrélation (part de la variance du processus / variance totale),une corrélation de 1 estimée pour le LTE signifie qu'il n'y a pas de processus de corrélation pour le LTE, le LTE est en fait un environnement permanent

3.3.4 Extension multicaractère du modèle "character process"

L'extension multicaractère du modèle "character process" a été réalisée sur la production de semence des adultes de race Lacaune. Contrairement aux modèles de régression aléatoire, l'extension multicaractère n'est pas triviale dans le cadre du modèle "character process". Nous proposons ici un modèle multicaractère faisant l'hypothèse que les paramètres de corrélations du STE et du LTE sont identiques pour tous les caractères et qu'il n'existe pas de corrélation croisée entre caractères.

Article 3 : Genetic parameters of ram semen traits using an animal model accounting for serial correlations

GENETIC PARAMETERS OF RAM SEMEN TRAITS USING AN ANIMAL MODEL ACCOUNTING FOR SERIAL CORRELATIONS

I. David[1], L. Bodin[1], G. Lagriffoul[2], E. Manfredi[1] and C. Robert-Granié[1]

[1]INRA-SAGA, BP 52 627, 31 326 Castanet-Tolosan, France
[2]Institut de l'élevage, BP 42 118, 31 321 Castanet-Tolosan, France

INTRODUCTION

Artificial insemination (AI) is an important tool used for genetic improvement of dairy or meat sheep. The number of doses produced per ejaculate depends on the volume, the concentration of spermatozoa and the motility of the ejaculate. Therefore one of the goals of AI centers is to improve those semen traits. Rams in AI centers are collected repeatedly several times per year and during several years. Semen records of a ram may be viewed as repeated and correlated measures of a single trait. A wide range of heritability of semen characteristics on different species has been reported in the literature and never with a model taking into account serial correlations. Ignoring such correlations when actually present may result in biased estimates of variance components parameters (Sawalha et *al.* 2005). The objective of this study was to estimate the genetic parameters of adult semen characteristics with a multiple trait animal model taking into account serial correlations. This paper presents genetic parameter estimates (heritability, genetic correlations, repeatability) for the volume, the concentration, the number of spermatozoa and the motility of one French AI center.

MATERIAL AND METHODS

Data. Data were ejaculates from adult Lacaune rams collected from 1996 to 2004 in the AI center of the "*confédération générale de Roquefort"* (natural ejaculation in artificial vagina). We kept data recorded each year from May to August corresponding to the intensive period of ram collect after the photoperiodic treatment. A total of 36 480 ejaculates from 974 adult males were analysed. These males were the sons of 230 different sires. The final pedigree file consisted of 20 761 animals. Rams were between 2 and 7 years old. They were collected from 1 to 5 successive years. The interval between collections within year varied from 1 to 8 days. The average number of records by animal was 36, varying from 1 to 183 collections. Data on three traits were available for each collection. The volume was read directly from a graduated collection tube (mL). Mass motility was scored subjectively on a 0 to 5 scale. Semen concentration was determined using a standard spectrophotometer (10^6 spermatozoa per mL). The number of total spermatozoa was computed as the product of the semen volume and the sperm concentration. The 4 dependent variables analyzed were semen volume, concentration, number of spermatozoa and motility. Analysis was restricted to motility above 4 because the scoring of a collection below 4 was not reliable.

Model. A multiple trait animal model with three random environmental components was considered. One represents a long-term environmental effect which includes all events that permanently influence the semen production of a particular ram during one year and which are not taken into account with fixed effects. The second may be called the short-term environmental effect. It comprises all other sources of unaccounted temporary variation that affect semen production. The third is the measurement error. To evaluate the impact of biological and management factors on semen production traits the following genetic animal model, including serial correlation, is used for each trait :

$$Y = X\beta + Za + Wp + \varepsilon_1 + \varepsilon_2 \quad (1)$$

where, for N subjects (i) with n_i observations, Y is a K-dimensional vector of trait measured with $K = \sum_{i=1}^{N} n_i$. β is a q-vector of unknown fixed effects with the incidence matrix X. a and p represent the random individual additive genetic and long-term environmental effects associated with each animal, respectively. $a \sim N\left(0, A\sigma_a^2\right)$, with A the known numerator relationship matrix, $p \sim N\left(0, H_2\sigma_p^2\right)$ with $H_2 = \left\{h_{2ll'} = \eta^{|l-l'|}\right\}$ an autoregressive correlation matrix where $\eta^{|l-l'|}$ is the correlation between years l and l'. Z and W are incidence matrices associated to random effects. ε_1 is the random vector of correlated random short-term environmental effect with $\varepsilon_1 \sim N(0, H_1\tau^2)$ where $H_1 = \left\{h_{1jj'} = \rho^{|t_j - t_{j'}|}\right\}$ is a spatial power correlation matrix where $\left|t_j - t_{j'}\right|$ is the absolute time separation (in days) between measurements j and j' made on the same individual during the same year. ε_2 is the random vector of independent residuals normally distributed $\varepsilon_2 \sim N(0, I_K\sigma_e^2)$. The justification of this model is developed in details by David et *al.* (2006). Fixed effects included in the model were year, week, daily variation (AM/PM), age of collection, interval with previous collection and the interaction between week and year. Heritability is estimated by $\hat{\sigma}_a^2 / \hat{\sigma}_T^2$ with $\hat{\sigma}_T^2 = \hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\tau}^2 + \hat{\sigma}_e^2$. Repeatability within year is estimated by a function of the lag (c) between collects : $\left(\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2 + \hat{\tau}^2\hat{\rho}^c\right) / \hat{\sigma}_T^2$ and repeatability across years is estimated by a function of the lag (r) between rank of the year of collect : $\left(\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2\hat{\eta}^r\right) / \hat{\sigma}_T^2$. Extension of model (1) to the multivariate case was possible under the following assumptions : equal correlations ρ and η for all traits, all correlation between different random effects are null and within a random effect, null correlation between different subject for a, between different year for p and between different collections for ε_1 and ε_2. Variance and covariance components were estimated using a Restricted Maximum Likelihood (REML), implemented in ASREML software (Gilmour et al. 2002) applied to a multiple trait animal model.

RESULTS AND DISCUSSION

Heritability and correlation estimates are presented in Table 1. Heritability estimates for all traits were moderate, ranging from 0.18 to 0.24. They were about 5% lower than those estimated with the classical simple repeatability model. These results were in the middle of the range of heritability estimated in previous studies on different species. This range was from 0.11 to 0.65 for the volume (Rege et *al.* 2000; Humblot et *al.* 1996), from 0.06 to 0.49 for the concentration (Duval et *al.* 1998; Smital et *al.* 2005), from 0.06 to 0.63 for the number of spermatozoa (Duval et *al.* 1998; Smital et *al.* 2005) and from 0.01 to 0.42 for the motility (Mathevon et *al.* 1998; Smital et *al.* 2005). This variability can be explained by several reasons. First, different species were considered (pig, bull, buck, ram). Second, within species they concerned different categories of animal (breed, age). Third, in some cases, results were obtained by using the average of ejaculates (Humblot et *al.* 1996; Smital et *al.* 2005), which yielded higher heritability estimates. Phenotypic and genetics correlations between volume, concentration and number of spermatozoa were in accordance to those found by Basso et *al,* (2005) and Rege et *al.* (2000). We found very low genetic correlations between quantitative traits and motility.

Table 1. Estimates of genetic parameters of semen characteristics in adult AI rams [A]

Traits	volume	concentration	number of spermatozoa	motility
volume	**0.22 (0.03)**	0.04	0.86	-0.02
concentration	-0.24	**0.24 (0.04)**	0.51	0.18
number of spermatozoa	0.84	0.30	**0.18 (0.03)**	0.06
motility	-0.04	0.04	-0.01	**0.18 (0.03)**

[A]Heritabilities (s.e.) on the diagonal, genetic and phenotypic correlations below and above the diagonal, respectively

Estimations of repeatability within year and across years are presented in Figure 1 where they are functions of time. Traits presenting the highest correlation are in order concentration, volume, number of spermatozoa and motility. This ranking was different than those found in the literature except for Manfredi *et al* . (1998).

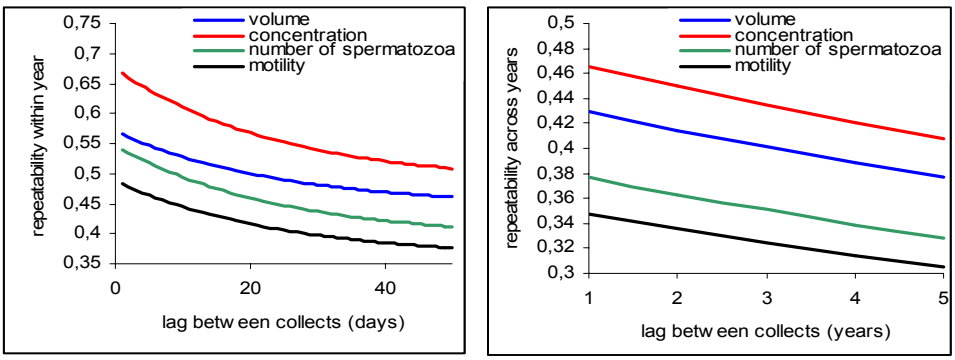


Figure 1. Estimated within year (left figure) and across years (right figure) repeatability for semen characteristics in adult AI rams.

An overall repeatability can be considered and estimated by $\left(\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_p^2\hat{\eta}^r + \hat{\tau}^2 x\right)\Big/\hat{\sigma}_T^2$ where $x = \rho^c$ if measurements are made during the same year and $x = 0$ if measurements are made during different years. Results that we obtained on other similar data set (others AI centers and other breeds) were in accordance to those reported here. Selection of AI rams on their ability to produce semen may lead to a substantial improvement in the number of doses produced per animal. Selection based on adult genetic additive value of semen characteristics is possible but AI centers would be interested in selecting animals at young age. Semen production traits in young rams (<12 months) might be different from those in adult rams (Duval et *al.* 1995; Salhab et *al.* 2003). Accordingly, next analyses will focus into semen traits of young rams.

CONCLUSION

We have considered that semen records are measurements of a single trait and that the "classical" assumption of independent residual effects and constant permanent environment is not reasonable in the present study. We proposed a model including short and long-term environmental effects following correlation processes that are functions of time. Therefore heritability is stable over time but repeatability not. At the present time, this model has never been used to study semen characteristics. Estimates of heredity obtained here were not in disagreement with literature results. This first study will be followed by a multiple trait analysis between young and adult semen traits. Moreover the impact of an eventual semen traits selection on other traits (dairy traits, fertility, prolificacy…) should be evaluated.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the *ministère de l'agriculture* for supporting this study in the frame of a "*BELIA* action" directed by the *ANIO* and the *INRA*, and the AI centers who provided the data.

REFERENCES

Basso, B., Fritz, S., Druet, T., Guillaume, F., Rossignol, M.N., Amigues, Y., Gabriel, R., Sellem, E., Salas-cortes, L., Humblot, P. and Druart, X. (2005) *Renc. Rech. Ruminants*, **12** : 145-148.

David, I., Manfredi, E., Lagriffoul, G., Bodin, L., Robert-Granié, C. (2006) *Inra-SAGA*, (preprint)

Duval, P., Belloc, J.P., Albaret, M., Girou, P. and Barillet, F. (1995) *Renc. Rech. Ruminants*, **2** : 429-434.

Gilmour, A.R., Gogel, B.J., Cullis, B.R., Welham, S.J., and Thompson, R. (2002) VSN International Ltd., Hemel Hempstead, UK.

Humblot, P. and Ducrocq, V. (1996) *Contracept. Fertil. Sex.* **24** :617-623

Langford, G. A, Shrestha ., J. N. B. and Marcus, G.J. (1989) *Anim. Rep. Sci* **19 :**19-27**.**

Mathevon, M., Buhr, M.M. and Dekkers, J.C.M. (1998) *J. Dairy Sci.* **81** : 3321-3330.

Manfredi, E., leboeuf, B., Bodin, L., Boué, P., Humblot, P. (1998) *Renc. Rech. Ruminants*, **5** : 37-39.

Rege, J.E.O., Toe, F., Mukasa-Mugerwa, E., Tembely, S., Anindo, D., Baker, R.L. and Lahlou-Kassi, A. (2000) *Small Rumin. Res*. **37** : 173-187.

Salhab, S. A., Zarkawi, M., Wardeh, M. F., Al-Masri, M. R., and Kassem, R. (2003) *Trop. Anim. Health Prod.* **35** : 455-463.

Sawalha, R.M., Keown, J.F., Kachman, S.D. and Van Vleck, L.D. (2005) *J. Dairy Sci.* **88** : 2632-2642.

Smital, J., Wolf, J. and De Sousa, L.L. (2005) *Anim. Rep. Sci.* **86** : 119-130

Synthèse et remarques complémentaire sur l'article 3 Nous avons proposé une extension multicaractère du modèle "character process" faisant l'hypothèse que les paramètres des processus de corrélation sont identiques pour les différents caractères du modèle. Ceci constitue la principale limite de cette extension. Gilmour et Thompson (2006) ont proposé une autre extension multicaractère n'imposant pas l'égalité des paramètres. Mais lorsqu'ils ont appliqué ce modèle à nos données, ils n'ont pas obtenu de convergence des paramètres.

3.4 Discussion et conclusion de l'étude de la production de semence

Nous avons réalisé l'étude de la production de semence selon deux modèles pour tenir compte de la répétition des mesures pour chaque sujet : un modèle à répétabilité simple et un modèle "character process". Les résultats que nous avons obtenu montrent que, généralement, le modèle "character process" s'ajuste mieux aux données de production de semence que le modèle à répétabilité simple ; mais qu'apporte-t-il de plus ?

L'inclusion des processus de corrélation a peu d'influence sur l'estimation des effets fixes du modèle. En effet, les effets fixes sélectionnés dans chaque modèle "character process" sont les mêmes que ceux sélectionnés à partir du modèle à répétabilité simple et les estimés de chaque effet ne diffèrent pratiquement pas entre les modèles. Néanmoins, le modèle "character process" permet, en décomposant les effets environnementaux en trois composantes : LTE, STE, résiduelle de mieux appréhender l'évolution de la ressemblance entre mesures d'un sujet. Il permet de faire des hypothèses sur l'existence de facteurs de variation non pris en compte dans le modèle. Mais cela ne fournit aucune indication sur les facteurs en question. Les résultats obtenus pour les facteurs de variation environnementaux sont cohérents entre les différentes races et cohérents avec la littérature. Les principaux facteurs de variation environnementaux de la production de semence sont l'année, la saison, l'âge de l'animal, l'intervalle de temps entre collectes et le nombre de sauts qu'effectue l'animal au moment de la collecte. Seuls l'âge, l'intervalle de temps et le nombre de sauts peuvent s'interpréter comme des facteurs causaux. Excepté pour les facteurs de variation spécifiques à chaque centre (année), nous pouvons considérer nos résultats comme généralisables à l'ensemble des béliers de CIA français qui constituaient notre population cible.

En modèle unicaractère, les estimations d'héritabilité obtenues avec les modèles à répétabilité simple et "character process" sont peu différentes (Tableau 3.6). Le modèle "character process" ne va donc pas modifier la décision de choisir tel ou tel caractère à sélectionner. En revanche, les valeurs génétiques estimées avec les deux modèles diffèrent (corrélation de 0.92 à 0.99 en race Lacaune selon le caractère et la catégorie d'animaux considérés). Dans le cadre d'une indexation, il serait donc préférable d'utiliser les valeurs génétiques des animaux estimées à partir d'un modèle "character process" puisque ce modèle, s'ajustant mieux aux données, produit des estimations des valeurs génétiques plus fiables que celles du modèle à répétabilité simple. L'extension multicaractère du modèle "character process" de la production de semence que nous avons faite suppose les mêmes paramètres de corrélation pour tous les caractères et cette contrainte n'est applicable que pour certaines

TAB. 3.6 – Héritabilité (écart-type) de la production de semence selon le modèle unicaractère en race Lacaune

Modèle	répétabilité simple	"character process"
Volume	0.28 (0.04)	0.29 (0.04)
Concentration	0.24 (0.05)	0.26 (0.05)
Nombre de spermatozoïdes	0.24 (0.04)	0.24 (0.04)
Motilité	0.13 (0.03)	0.14 (0.03)

de nos données (Tableau 3.5). De plus, l'extension multicaractère de Gilmour et Thompson (2006), qui n'a pas cette contrainte, ne converge pas sur nos données. En conséquence, les limites de l'extension au cas multicaractère et le temps de calcul nécessaire à la convergence du modèle ne permettent pas d'envisager telle que l'utilisation à grande échelle de ce modèle pour l'indexation des béliers sur leur production de semence. Afin de remédier à ce problème, dans un contexte d'estimation génétique et non plus d'interprétation des effets (ELT, ECT), il serait envisageable de simplifier le modèle en n'incluant qu'un seul processus de corrélation intervenant sur toute la durée de collecte de l'animal (intra et inter-année). Ceci permettrait de diminuer le nombre de paramètres à estimer et faciliterait peut être la convergence du modèle de Gilmour et Thompson (2006). L'indexation en routine des animaux pourrait permettre deux types de sélections. La connaissance de la valeur génétique ou de la valeur d'aptitude à produire de la semence d'un jeune en testage pourrait aider dans le choix des animaux à conserver en tant que futurs reproducteurs. La connaissance de la valeur génétique des animaux adultes pourrait intervenir dans les critères de sélection classique des futurs reproducteurs. Néanmoins avant toute sélection, il est nécessaire de connaître la liaison génétique existant entre la production de semence et les caractères sélectionnés actuellement.
De plus, les caractéristiques de la semence sont susceptibles d'influencer le pouvoir fécondant du sperme. Il est donc nécessaire de s'assurer que l'augmentation du nombre de doses qu'un bélier peut produire quotidiennement ne va pas nuire à sa fécondance en étudiant la liaison entre ces différents caractères. Cette analyse est l'une des étapes de l'étude de la réussite de l'insémination qui constitue le second volet du projet de thèse.

Chapitre 4

ETUDE DE LA REUSSITE DE L'INSEMINATION ARTIFICIELLE

4.1 Introduction de l'étude de la réussite de l'insémination artificielle

L'insémination artificielle, facilitant l'organisation de la sélection et permettant la diffusion des mâles améliorateurs, est la clef de voûte de tout programme d'amélioration génétique. Du fait des contraintes particulières qu'elle suppose en ovin (insémination en semence fraîche, dépose vaginale, synchronisation des femelles...) ; cette technique ne s'est pas développée dans cette espèce au même niveau qu'en bovin. Pour certaines races ovines, les faibles taux de réussite de l'IA (Tableau 4.1) nuisent à son efficacité dans le cadre d'un schéma de sélection. Rechercher les moyens d'améliorer cette réussite est un objectif de la filière. Notre étude, par l'analyse des facteurs génétiques et environnementaux de la réussite de l'IA, répond à cette attente.

Tab. 4.1 – Taux de réussite de l'insémination artificielle par race

Race [a]	Années	Taux de réussite de l'IA (%)
TEX	2001-2004	48
BMC	2003-2004	49
MTN	2000-2004	55
VEN	2001-2004	54
BB	2000-2004	57
MTR	2000-2004	57
LAC1	2000-2004	67
LAC2	2000-2004	67

[a]BB=Basco-Béarnaise, BMC=Blanc du Massif Central, LAC=Lacaune, MTR=Manech tête Rousse, MTN=Manech Tête Noire, OIF=Ovin Ile de France, TEX=Texel, VEN=Vendéen

La réussite de l'insémination artificielle est un caractère dépendant des deux individus du couple. Son succès n'est possible que si le mâle produit et éjacule un sperme fécondant et si la femelle ovule au bon moment un ovocyte viable, possède un tractus génital compatible avec la survie des spermatozoïdes, permettant la fécondation de l'ovocyte et le développement du fœtus. On peut donc considérer que le phénotype observé "réussite de l'IA" est sous la dépendance de deux caractères distincts : la fécondance du mâle d'une part et la fertilité de la femelle d'autre part. Les données dont nous disposions, associant à chaque insémination les caractéristiques de l'éjaculat correspondant, nous permettaient de réaliser une analyse conjointe de ces deux caractères. C'est-à-dire qu'il était possible de considérer la réussite de l'insémination comme fonction des facteurs génétiques et environnementaux du mâle, de la femelle et de facteurs environnementaux non spécifiques du sexe tels que l'année ou la saison. Différentes combinaisons de ces facteurs sont envisageables. Ces derniers peuvent s'associer de manière strictement additive (modèle additif) ou en interaction (modèle produit). Nous avons réalisé, dans un premier temps, l'analyse des données selon un modèle additif. Cette étude est présentée dans la première section de ce chapitre. Dans un deuxième temps, nous avons testé le modèle produit sur des données simulées puis sur les données des Manech tête rousse. Cette étude fait l'objet de la seconde section de ce chapitre

Une évolution de la réussite de l'insémination dans le temps peut être liée à une réponse

indirecte à la sélection. En effet, de nombreuses études ont rapporté une corrélation génétique négative entre la fertilité femelle et la quantité de lait en bovin ; ce qui a entraîné une diminution de la réussite de l'IA dans cette espèce (Andersen-Ranberg et al. 2005b ; Boichard et al. 2002 ; Dematawewa and Berger 1998 ; Gonzalez-Recio et al. 2006 ; Kadarmideen et al. 2000 ; Wall et al. 2003). L'estimation de cette corrélation, qui n'a jamais été faite en ovin, est présentée dans la dernière partie de ce chapitre.

4.2 Etude de la réussite de l'insémination selon un modèle additif conjoint

4.2.1 Le modèle additif conjoint

4.2.1.1 Introduction du modèle additif conjoint

Les différentes études réalisées sur la réussite de l'insémination n'incluent pas toujours dans leur modèle l'ensemble des facteurs génétiques et environnementaux du mâle et de la femelle (Cf section 1.3). Les modèles les plus simples considèrent que la réussite de l'insémination n'est la résultante que de la fécondance du mâle ou de la fertilité de la femelle et font abstraction de toutes informations de l'autre sexe (Andersen-Ranberg et al. 2005a ; Dematawewa and Berger 1998 ; Gonzalez-Recio et Alenda 2005 ; Kadarmideen et al. 2000 ; Nishida et al. 2006). Des modèles plus complets incluent les effets environnementaux et/ou un effet aléatoire sujet de l'autre sexe (Averill et al. 2004 ; Boichard et Manfredi 1994 ; Donoghe et al. 2004a ; Donoghe et al. 2004b ; Spangler et al. 2006). Enfin, peu de modèles réalisent une estimation conjointe des deux caractères (Piles et al. 2005 ; Ranberg et al. 2003 ; Varona and Noguera 2001). C'est-à-dire une estimation des paramètres génétiques de la fécondance des mâles et de la fertilité des femelles à partir d'un modèle unique (modèle conjoint). Dans toutes ces études, les différents facteurs de variations ont été associés de manière additive (modèle additif). Nous avons comparé les différents modèles additifs précités sur les données des Manech tête rousse. Le premier objectif de cette comparaison était d'identifier le modèle le plus simple qui s'ajustait le mieux aux données. Le second objectif était d'évaluer si l'utilisation de modèles n'incluant pas l'ensemble des effets mâles et femelles fournissait des estimations des paramètres génétiques (héritabilité, répétabilité, valeurs génétiques) différentes de celles d'un modèle conjoint. La comparaison de ces modèles fait l'objet de l'article "Genetic analysis of male and female fertility after AI in sheep : comparison of single trait and joint models".

4.2.1.2 Article 4 : Genetic analysis of male and female fertility after AI in sheep : comparison of single trait and joint models

J. Dairy Sci. 90:3917–3923
doi:10.3168/jds.2006-764
© American Dairy Science Association, 2007.

Genetic Analysis of Male and Female Fertility After Artificial Insemination in Sheep: Comparison of Single-Trait and Joint Models

I. David,*[1] L. Bodin,* G. Lagriffoul,† C. Leymarie,* E. Manfredi,* and C. Robert-Granié*
*Station d'Amélioration Génétique des Animaux, Institut National de la Recherche Agronomique (INRA) BP 52627, 31326 Castanet-Tolosan Cedex, France
†Institut de l'élevage—ANIO, BP 42 118, 31 321 Castanet Tolosan Cedex, France

ABSTRACT

The outcome of an insemination depends on male and female fertility. Nevertheless, few studies have incorporated genetic evaluation of these 2 traits jointly. The aim of this work was to compare genetic parameter estimates of male and female fertility defined as success or failure to artificial insemination (AI), using 8 different models. The first 2 models were simple repeatability models studying fertility of one sex and ignoring any information of the other. Models 3 and 4 took into account the information of the other sex by the inclusion of its random permanent environmental effect, whereas models 5 and 6 included fixed effects of the other sex. Models 7 and 8 were joint genetic evaluation models of male and female fertility ignoring or considering genetic correlation. Data were composed of 147,018 AI of the Manech Tête Rousse breed recorded from 2000 to 2004 corresponding to 79,352 ewes and 963 rams. The pedigree file included 120,989 individuals. Variance component estimates from the different models were quite similar; heritabilities varied from 0.050 to 0.053 for female fertility and were near 0.003 for male fertility. Correlations among estimated breeding values in the same sex using different models were higher than 0.99. The genetic correlation between male and female fertility was not significantly different from 0. These results show that for French dairy sheep with extensive use of AI, estimation of breeding values for male and female fertility might be implemented with quite simple models.
Key words: fertility, joint modeling, sheep

INTRODUCTION

The success of ovine AI depends on many factors. The male must produce and ejaculate normal fertile spermatozoa. The female must produce, store, and ovulate normal oocytes and provide a reproductive tract compatible with sperm transport, capacitation, and fertilization of the oocytes. The female must ensure embryo and fetal development and birth of progeny. Finally, the corresponding fetus must be viable. Because insemination is artificial, natural sexual behavior is absent and the male and female reproductive events have to be carefully synchronized to minimize the gamete waiting time before fertilization occurs. That also supposes that the sperm is correctly processed and transported and that insemination practices are sound.

Under the simplest biological considerations, AI success may be viewed as a combination of 2 main traits: one relative to the female (i.e., female fertility), the second relative to the male (i.e., male fertility). The same observation (AI success or failure) can be analyzed with respect to female fertility, male fertility or both. However, most genetic fertility studies generally consider only one of these 2 traits and model the AI response by fitting its specific genetic effect and the related environmental factors. Studies related to livestock male or female fertility have been conducted in many species and in many environmental conditions (Nadarajah et al., 1988; Boichard and Manfredi, 1994; Matos et al., 1997b; Ranberg et al., 2003; Gonzalez-Recio and Alenda, 2005). They consider several types of fertility variables, ranging from binary (e.g., nonreturn rate after 60 or 90 d or confirmed pregnancy) to continuous (e.g., calving interval or number of AI services per conception response). The results generally agree and indicate that, whatever the trait, heritabilities are very low (<0.10). Moreover, variance components associated with male fertility are generally smaller than those for female fertility.

The purpose of this study was to evaluate the impact of including all information relative to the AI event on variance component and breeding value estimations in sheep. This approach is possible because, in the French sheep industry, each on-farm recorded insemination can be matched to the corresponding ejaculate produced at the AI center and to the corresponding outcome,

Received November 16, 2006.
Accepted March 22, 2007.
[1]Corresponding author: Ingrid.David@toulouse.inra.fr

Table 1. Distribution of the number of inseminations per animal

Female		Male	
Number of inseminations	Number of females (%)	Number of inseminations	Number of males (%)
1	37,997 (48)	<60	219 (23)
2	22,433 (28)	60–180	553 (58)
3	12,736 (16)	180–300	87 (9)
4	4,983 (6.5)	300–420	37 (3)
5	1,203 (1.5)	>420	67 (7)

which is a binary response of success (1) or failure (0) observed at lambing.

MATERIALS AND METHODS

Data

Records of inseminations from 2000 to 2004 were provided by the Association Nationale des centres d'Insémination Ovine (ANIO). A small part (4%) of the initial data set containing missing records for the insemination result (ewes sold, dying before lambing, error in the data) were discarded. The final data file included 147,018 AI records of the Manech Tête Rousse breed located in southwestern France. Manech Tête Rousse ewes are managed in an annual lambing system. Each year depending on the breeding scheme, the breeders choose which ewes to inseminate. The ewes receive one single synchronization treatment (fluorogestone acetate vaginal sponge inserted for 14 d, pregnant mares' serum gonadotropin injection at withdrawal) and are inseminated without regard to estrus expression. Inseminated females are systematically exposed to rams for 6 d after insemination to ensure fecundation by natural mating. The other females are naturally mated without synchronization. Because there is no pregnancy test, the date of lambing is used to determine the fertile estrus (after insemination or natural mating). Ejaculates were collected from 963 rams using artificial vagina, and 79,352 different ewes were inseminated. After quality processing (volume, concentration, and motility); semen with a motility higher than 4 was diluted (dose concentration = 1.4 or 1.6×10^6 spermatozoa/mL) and stored at 4°C in a 0.25 mL straw until insemination a few hours later. The distributions of the number of inseminations for rams and ewes are in Table 1. The pedigree file (the first animal was born in 1958) included 120,989 individuals. For each insemination, a large list of information was recorded. The corresponding potential risk factors may be grouped into 3 categories. These were female (synchronization, reproductive, and productive career, etc.), male (sperm characteristics, collection, etc.), and nonsex-specific effects which were related to the insemination (operator, interval collection-AI, etc.) or common to all previous categories (year, season, herd).

Methods

Fertility was defined as the binary result of an insemination, considered a success (y = 1) when lambing occurred 144 to 158 d after insemination or a failure (y = 0). The percentage of successful inseminations was 57%. Eight linear animal models were used to study the insemination results. Fixed effects and all 2-way interactions with biological meaning were selected one at a time by comparing nested models with a likelihood ratio test. Models were fitted using the mixed procedure of SAS 8.1 (SAS, version 8, 1999) and the maximum likelihood estimation method. After model selection, female effects retained were age, synchronization on the previous year (0 = no, 1 = yes), total number of synchronizations during the female reproductive life, time interval between previous lambing and insemination, lactation status (0 = dry, 1 = lactating) at time of insemination, milk quantity produced during the previous year expressed as quartiles within each herd × year. Male effects retained were motility and dilution rate of the semen (ejaculate concentration/dose concentration). Nonsex specific effects were the inseminator, the interaction herd × year nested within inseminator considered as random effects, and the interaction of year and season considered as a fixed effect.

The first 2 and simplest models focused on the estimation of the fertility trait of only one sex (the male in model 1, the female in model 2) without introducing any terms related to the contributions from the other sex. The models included the fixed and random effects that are not sex specific as well as the fixed effects, the random permanent environmental and the genetic effects associated with the sex being considered by the respective model.

$$\text{Model 1: } \boldsymbol{y} = \boldsymbol{X_c}\beta_c + \boldsymbol{Kc} + \boldsymbol{Lh} + \boldsymbol{X_m}\beta_m + \boldsymbol{Z_m u_m} + \boldsymbol{W_m p_m} + \varepsilon$$

and

$$\text{model 2: } \boldsymbol{y} = \boldsymbol{X_c}\beta_c + \boldsymbol{Kc} + \boldsymbol{Lh} + \boldsymbol{X_f}\beta_f + \boldsymbol{Z_f u_f} + \boldsymbol{W_f p_f} + \varepsilon,$$

where $\boldsymbol{y}$ is the vector of the binary result of insemination, β_f β_m, and β_c are vectors of fixed effects related to the female, the male, or common to both sexes, respectively; $\boldsymbol{u_f}$ and $\boldsymbol{u_m}$ are vectors of female and male random genetic effects, respectively; $\boldsymbol{p_f}$ and $\boldsymbol{p_m}$ are vectors of

female and male random permanent environmental effects; $\boldsymbol{c}$ and $\boldsymbol{h}$ are the random vectors of inseminator and herd × year intrainseminator effects, respectively; ε is the vector of residuals in each model; and $\boldsymbol{X_f}$, $\boldsymbol{X_m}$, $\boldsymbol{X_c}$, $\boldsymbol{Z_f}$, $\boldsymbol{Z_m}$, $\boldsymbol{W_f}$, $\boldsymbol{W_m}$, $\boldsymbol{K}$, and $\boldsymbol{L}$ are the corresponding known incidence matrices. All random effects are distributed as centered normal distributions with variance covariance matrices equal to $\boldsymbol{A}\sigma_i^2$ for the genetic effects i ($i = u_f$ or u_m), and $\boldsymbol{I}_j\sigma_j^2$ for the other random effects j ($j = c, h, p_f, p_m$, or ε), where $\boldsymbol{A}$ is the known relationship matrix, $\boldsymbol{I}_j$ are identity matrices of appropriate order; and σ_i^2 and σ_j^2 are the corresponding variances associated with i and j. Random effects are assumed to be independent of each other. The same notations will be used in all models, and the same assumptions for random effects will be used in models 1 to 7.

Models 1 and 2 ignored that conception is a function of both the male and female. Fitting the random effect of the inseminated female in model 1 and the random effect of the service male in model 2 may improve the predictive ability of the models. Taking into account these effects, the models became

$$\text{model 3: } \boldsymbol{y} = \boldsymbol{X_c}\beta_c + \boldsymbol{Kc} + \boldsymbol{Lh} + \boldsymbol{X_m}\,\beta_m + \boldsymbol{Z_m}\,\boldsymbol{u_m} + \boldsymbol{W_m}\,\boldsymbol{p_m} + \boldsymbol{W_f}\,\boldsymbol{p_f} + \varepsilon$$

and

$$\text{model 4: } \boldsymbol{y} = \boldsymbol{X_c}\beta_c + \boldsymbol{Kc} + \boldsymbol{Lh} + \boldsymbol{X_f}\,\beta_f + \boldsymbol{Z_f}\,\boldsymbol{u_f} + \boldsymbol{W_f}\,\boldsymbol{p_f} + \boldsymbol{W_m}\,\boldsymbol{p_m} + \varepsilon.$$

Model 4, ignoring male fixed effects, assumed that the service male effect is constant over the lifetime of the male. However, because selection of fixed effects in our data showed that motility and dilution rate of the semen had a significant influence on the insemination result, this assumption seemed unrealistic. Symmetric reasoning can be made for the study of AI result on the male side in model 3. So, adding male fixed effects in model 4, and conversely adding female fixed effects in model 3 may be more appropriate. The extended models are

$$\text{model 5: } \boldsymbol{y} = \boldsymbol{X_c}\beta_c + \boldsymbol{Kc} + \boldsymbol{Lh} + \boldsymbol{X_m}\beta_m + \boldsymbol{Z_m}\boldsymbol{u_m} + \boldsymbol{W_m}\,\boldsymbol{p_m} + \boldsymbol{W_f}\,\boldsymbol{p_f} + \boldsymbol{X_f}\,\beta_f + \varepsilon,$$

and

$$\text{model 6: } \boldsymbol{y} = \boldsymbol{X_c}\beta_c + \boldsymbol{Kc} + \boldsymbol{Lh} + \boldsymbol{X_f}\,\beta_f + \boldsymbol{Z_f}\,\boldsymbol{u_f} + \boldsymbol{W_f}\,\boldsymbol{p_f} + \boldsymbol{X_m}\,\beta_m + \boldsymbol{W_m}\,\boldsymbol{p_m} + \varepsilon.$$

The random effect corresponding to the inseminated female in model 5 and the random service male effect in model 6 gather the genetic and the permanent environmental effects of the female and the male, respectively. With the introduction of the genetic relationships, these effects attached to each sex could be split in their respective genetic and permanent components leading to the common joint model 7. This joint model describes the insemination result by a set of genetic and environmental components, which gave the same importance to both sexes.

$$\text{Model 7: } \boldsymbol{y} = \boldsymbol{X_c}\beta_c + \boldsymbol{Kc} + \boldsymbol{Lh} + \boldsymbol{X_m}\beta_m + \boldsymbol{Z_m}\boldsymbol{u_m} + \boldsymbol{W_m}\,\boldsymbol{p_m} + \boldsymbol{X_f}\,\beta_f + \boldsymbol{Z_f}\,\mathbf{u_f} + \boldsymbol{W_f}\,\boldsymbol{p_f} + \varepsilon;$$

model 7 assumes that male and female fertility are genetically independent. This assumption was relaxed in model 8 where covariance between male and female fertility genetic effects is considered to potentially be different from zero.

All models were fitted using ASREML software (Gilmour et al., 2002). In all models, heritability was computed as $\sigma^2_{u_m}/(\sigma^2_{u_m} + \sigma^2_{p_m} + \sigma^2_{\varepsilon})$ for male fertility, $\sigma^2_{u_f}/(\sigma^2_{u_f} + \sigma^2_{p_f} + \sigma^2_{\varepsilon})$ for female fertility; repeatability was computed as $(\sigma^2_{u_m} + \sigma^2_{p_m})/(\sigma^2_{u_m} + \sigma^2_{p_m} + \sigma^2_{\varepsilon})$ for male fertility, $(\sigma^2_{u_f} + \sigma^2_{p_f})/(\sigma^2_{u_f} + \sigma^2_{p_f} + \sigma^2_{\varepsilon})$ for female fertility.

Except in the case where fixed effects were added, nested models were compared using the restricted likelihood ratio test. When the model comparison corresponded to a test of parameter on the boundary of parameter space (test of variance to 0), the distribution of this test statistic under the null hypothesis is a 50:50 mixture of χ^2_q and χ^2_{q+1} distributions (Morrell, 1998), where q is the number of random effects in the reduced model (residual effect excluded).

RESULTS AND DISCUSSION

Even if the outcome of an insemination is a binary variable, we used analysis methods for continuous data, which are not theoretically optimal. The suitable methodology is the threshold model introduced by Wright (1934) and developed by several authors (Gianola, 1982; Harville and Mee, 1984). Nevertheless, some studies showed that the estimates of heritability or breeding values from linear and threshold models are highly correlated (Hoeschele and Tier, 1995; Matos et al., 1997a,b; Ramirez-Valverde et al., 2001). The difference between these methodologies has been shown to be negligible when the incidence of the binary response was between 25 and 75% (Meijering and Gianola, 1985), when there are sufficient (>50) progeny records per sire (Ramirez-Valverde et al., 2001), and when the incidence is lowly variable among subclasses of data defined by

fixed effects. The insemination results analyzed in this study provided favorable conditions for using the continuous approximation. The percentage of successful inseminations was equal to 57%, and 85% of the sires had more than 50 male records, but only 24% of the sires had more than 50 female records. To verify the consequences of the continuous approximation, an analysis was performed using the MCMC method for model 8 under the threshold model assumption but not for all models due to long computing time (19 d). The estimation of the heritabilities under the p-scale (observed scale) obtained with the threshold model were quite similar to those using the linear approximation and the correlation between EBV obtained under the linear and the threshold model assumptions was 0.99 for female fertility and 0.96 for male fertility. The results obtained with the MCMC method are presented in the Appendix.

Variance components and genetic parameters estimated with models 1 to 8 are in Table 2. Although there was significantly better fit as models increased in complexity from model 1 to 7, the variance components obtained with the different models were quite similar. The correlations between EBV estimated in model 8 and EBV estimated in other models for male fertility varied from 0.90 to 0.92. All other correlations between EBV or between fertility ability (EBV + permanent environmental effect) among comparable models were higher than 0.99 for female and male fertility. These results indicate that for French dairy sheep, estimation of the genetic parameters could be implemented with quite simple models. Heritability estimates for female fertility with the different models were low, about 5%, and in the middle of the range of heritability estimated in previous studies from 1% (Kadarmideen et al., 2000) to 10% (Matos et al., 1997a). Female repeatability estimates were also small, ranging from 10 to 13%. Few studies estimate repeatability for female fertility because generally one record per female is used. Heritabilities and repeatabilities obtained for male fertility were very low (about 0.3 and 0.8%, respectively). They were smaller than heritabilities estimated in some studies (Nadarajah et al., 1988; Varona and Noguera, 2001; Piles et al., 2005), but similar for male sources of variation obtained in studies that did not evaluate the genetic portion of male fertility (from 0.2 to 0.8%; Boichard and Manfredi, 1994; Weigel and Rekaya, 2000; Ranberg et al., 2003; Averill et al., 2004).

Models 1 and 2 corresponded to the male or female fertility ignoring information of the other sex. Similar models have been used by several authors (Matos et al., 1997b; Nadarajah et al., 1988; Kadarmideen et al., 2000; Andersen-Ranberg et al., 2005; Gonzalez-Recio and Alenda, 2005). In models 1 and 2, 97 and 84% of the initial variance remained unexplained, respectively.

Including the female random environmental effect in the simplest model for studying male fertility (models 3 vs. 1) improved the model ($P < 0.001$) and reduced the residual variance (0.20 vs. 0.23) but there was no real change in the estimates for male fertility heritability (0.32 vs. 0.28%) or repeatability (0.84 vs. 0.72%). Estimated breeding values were similar between the 2 models (correlation = 0.99). In this breed, on average a male inseminated 152 females according to a design that tends to optimize the breeding evaluation and genetic progress. Therefore, these females may be considered as a random sample of the population, which explains that male EBV did not change from model 1 to 3.

In contrast, females have few records. Nevertheless, including the male random effect in the simplest female fertility model (model 4 vs. 2) did not change female EBV because the rams' permanent environmental effect variance was very small (0.002). A similar result has been found by Ranberg et al. (2003). This kind of model is frequently used to study female fertility (Boichard and Manfredi, 1994; Weigel and Rekaya, 2000; Ranberg et al., 2003; Donoghue et al., 2004; Spangler et al., 2006).

Including female (model 5) or male (model 6) fixed effects in models 3 or 4, respectively, did not affect genetic effect estimates for the other sex because, even if these fixed effects were significant, they were generally small and did not change the residual variance estimate (about 0.20). Such models are not frequently used because the situation in which information of fixed effects of both sexes can be matched is rare.

Including the genetic relationship information for studying female (models 7 vs. 5) or male fertility trait (models 7 vs. 6) did not change variance component estimates, but model 7 fit the data better than models 5 or 6 ($P < 0.001$ and $P = 0.02$, respectively). Similar joint genetic evaluations have already been proposed by several authors (Varona and Noguera, 2001; Ranberg et al., 2003; Piles et al., 2005).

Finally, the likelihood ratio test comparing model 8 with model 7 showed that the correlation between male and female fertility, estimated at 0.23, did not differ significantly from 0 ($P = 0.16$). A large range of estimates of correlations between male and female fertility has been reported in the literature [from –0.5 by Varona and Noguera (2001) to 0.7 by Piles et al. (2005)]. This correlation is difficult to estimate because of the very small male genetic variance and is probably associated with a large standard error (not calculated in this study), which may explain this wide range.

Because of the large residual variance, estimated heritabilities were small for both traits. Nevertheless, sig-

Table 2. Variance components and genetic parameter (SE) estimates with the different models

	Model							
Item	1	2	3	4	5	6	7	8
Fixed effect[1]	M	F	M	F	M + F	M + F	M + F	M + F
Perm. env.[2]	M	F	M + F	M + F	M + F	M + F	M + F	M + F
Genetic effect[3]	M	F	M	F	M	F	M + F	M + F
−2L[4]	−64,669	−67,504	−66,286	−67,887	−67,379	−68,012	−68,026	−68,028
P-value			<0.001[5]	<0.001[6]			0.023[7] <0.001[8]	0.157[9]
σ^2_e	0.2310	0.2059	0.1995	0.2036	0.2039	0.2034	0.2037	0.2037
σ^2_{pm}	0.0010	—	0.0010	0.0020	0.0010	0.0016	0.0010	0.0010
σ^2_{um}	0.0007	—	0.0006	—	0.0006	—	0.0007	0.0006
σ^2_{pf}	—	0.0136	0.0316	0.0139	0.0242	0.0138	0.0136	0.0135
σ^2_{uf}	—	0.0116	—	0.0121	—	0.0121	0.0120	0.0120
σ^2_c	0.0006	0.0007	0.0006	0.0006	0.0006	0.0006	0.0006	0.0006
σ^2_h	0.0100	0.0096	0.0095	0.0084	0.0086	0.0084	0.0084	0.0084
$corr(u_p u_m)$	—	—	—	—	—	—	—	0.23
h^2_m	0.0028 (0.0011)	—	0.0032 (0.0011)	—	0.0031 (0.0011)	—	0.0033 (0.0011)	0.0031 (0.0010)
h^2_f	—	0.0500 (0.0036)	—	0.0525 (0.0037)	—	0.0527 (0.0037)	0.0523 (0.0037)	0.0523 (0.0037)
Male repeatability	0.0072 (0.0007)	—	0.0084 (0.0007)	0.0097 (0.0007)	0.0081 (0.0007)	0.0081 (0.0007)	0.0082 (0.0007)	0.0082 (0.0007)
Female repeatability	— —	0.1089 (0.0036)	0.1368 (0.0036)	0.1131 (0.0036)	0.1063 (0.0036)	0.1131 (0.0036)	0.1115 (0.0036)	0.1115 (0.0036)

[1]Fixed effects included in the model: M = male effects (motility, dilution rate of the semen), F = female effects (age, synchronization on the previous year, total number of synchronizations during the female reproductive life, time interval between previous lambing and insemination, lactation status at time of insemination, milk quantity produced during the previous year expressed as quartiles within each herd × year).

[2]Random permanent environmental effects included in the model: M = male effect, F = female effect.

[3]Genetic additive effects included in the model: M = male effect, F = female effect.

[4]Minus twice log-restricted maximum likelihood.

[5]*P*-value of the restricted likelihood ratio test: models 3 vs. 1.

[6]*P*-value of the restricted likelihood ratio test: models 4 vs. 2.

[7]*P*-value of the restricted likelihood ratio test: models 7 vs. 6.

[8]*P*-value of the restricted likelihood ratio test: models 7 vs. 5.

[9]*P*-value of the restricted likelihood ratio test: model 8 vs. 7.

nificant variation seems to exist among animals, the amplitude (symmetric interval, containing 99% of the theoretical effects) of the genetic effect was 14% for male and 56% for female fertility, corresponding to the genetic coefficient of variation of 4 and 19% for male and female fertility, respectively. So, even if the male and female source of variation appeared small, the expected range of breeding value among extreme animals was not negligible.

The variance of the random inseminator effect was small in comparison with the herd × year effect nested within inseminator and was not significantly different from 0. Nevertheless, the inseminator effect was kept in the model because it is known to affect the insemination result.

Our data set uniquely allowed matching male and female information for each insemination event. Even if many effects have been tested in this model, 83% of the initial variance remained unexplained in model 7. A solution to explain insemination results better could be to record additional information. Other factors affecting variance of fertility are described in the literature. For example many tests of sperm morphology, particularly the acrosomal status (Saacke and White, 1972) and metabolism have been correlated with fertility (Foote, 2003). The nutritional deficit of the female has been viewed to influence the ability of the female to initiate and to sustain a pregnancy (Butler, 1998), and BCS is known to have a significant influence on fertility (Grimard et al., 2006). Recording new semen characteristics routinely is impossible in French AI centers, but recording some information on herd management may be realistic and could improve the explanation of fertility and increase estimates of heritabilities. Another solution could be to include nonadditive, fetal genetic effects in the model although we are not sure that this would decrease the residual variance a lot. Improving models could also be done in other ways. For instance, including motility, concentration (dilution) of the semen in the model assumes that motility and concentration themselves are not a heritable part of male fertility effects. This may not be true, and these effects might be taken into account through a recursive model (Gianola and Sorensen, 2004).

CONCLUSIONS

Repeated measurements of the insemination result, where each insemination was matched with several factors related to both sexes, were used to study male and female fertility traits. Due to the structure of this data there were no clear advantages from substituting the threshold model for the linear model. Moreover, including or ignoring information specific to one sex (fixed, environmental, and genetic effects) did not change results for fertility in the other sex. Genetic parameters remained nearly constant. Nevertheless, joint modeling of fertility is statistically the best model and could be upgraded to analyze interaction between sexes. These results also showed that, for French dairy sheep with regular use of AI, estimation of breeding values for male and female fertility might be implemented with quite simple models. However, the very small estimates of heritabilities indicate that efficiency of selection for these traits will be limited. Studies on genetic correlation with other traits such as semen production, whose genetic parameters are described in David et al. (2007), must be carried out to determine alternatives to indirect selection.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the ministère de l'Agriculture for supporting this study in the frame of a "BELIA action", directed by the ANIO and the INRA, and the AI centers who provided the data.

REFERENCES

Andersen-Ranberg, I. M., G. Klemetsdal, B. Heringstad, and T. Steine. 2005. Heritabilities, genetic correlations, and genetic change for female fertility and protein yield in Norwegian Dairy Cattle. J. Dairy Sci. 88:348–355.

Averill, T. A., R. Rekaya, and K. Weigel. 2004. Genetic analysis of male and female fertility using longitudinal binary data. J. Dairy Sci. 87:3947–3952.

Boichard, D., and E. Manfredi. 1994. Genetic analysis of conception rate in French Holstein cattle. Acta Agric. Scand. A Anim. Sci. 44:138–145.

Butler, W. R. 1998. Review: Effect of protein nutrition on ovarian and uterine physiology in dairy cattle. J. Dairy Sci. 81:2533–2539.

David, I., L. Bodin, G. Lagriffoul, E. Manfredi, and C. Robert-Granié. 2007. Character process model for semen volume in AI rams: Evaluation of correlation structures for long and short-term environmental effects. Genet. Sel. Evol. 39:55–72.

Donoghue, K. A., R. Rekaya, J. K. Bertrand, and I. Misztal. 2004. Threshold-linear analysis of measures of fertility in artificial insemination data and days to calving in beef cattle. J. Anim. Sci. 82:987–993.

Foote, R. H. 2003. Fertility estimation: A review of past experience and future prospects. Anim. Reprod. Sci. 75:119–139.

Gelman, A., and D. B. Rubin. 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. Stat. Sci. 7:457–472.

Gianola, D. 1982. Theory and analysis of threshold characters. J. Anim. Sci. 54:1079–1096.

Gianola, D., and D. Sorensen. 2004. Quantitative genetic models for describing simultaneous and recursive relationships between phenotypes. Genetics 167:1407–1424.

Gilmour, A. R., B. J. Gogel, B. R. Cullis, S. J. Welham, and R. Thompson. 2002. ASReml User Guide Release 1.0. VSN International Ltd., Hemel Hempstead, UK.

Gonzalez-Recio, O., and R. Alenda. 2005. Genetic parameters for female fertility traits and a fertility index in Spanish dairy cattle. J. Dairy Sci. 88:3282–3289.

Grimard, B., S. Freret, A. Chevallier, A. Pinto, C. Ponsart, and P. Humblot. 2006. Genetic and environmental factors influencing first service conception rate and late embryonic/foetal mortality in low fertility dairy herds. Anim. Reprod. Sci. 91:31–44.

Harville, D., and R. Mee. 1984. A mixed-model procedure for analyzing ordered categorical data. Biometrics 40:393–408.
Hoeschele, I., and B. Tier. 1995. Estimation of variance components of threshold characters by marginal posterior modes and means via Gibbs sampling. Genet. Sel. Evol. 27:519–540.
Kadarmideen, H. N., R. Thompson, and G. Simm. 2000. Linear and threshold model genetic parameters for disease, fertility and milk production in dairy cattle. Anim. Sci. 71:411–419.
Matos, C. A., D. L. Thomas, D. Gianola, M. Perez-Enciso, and L. D. Young. 1997a. Genetic analysis of discrete reproductive traits in sheep using linear and nonlinear models: I. Estimation of genetic parameters. J. Anim. Sci. 75:76–87.
Matos, C. A., D. L. Thomas, D. Gianola, M. Perez-Enciso, and L. D. Young. 1997b. Genetic analysis of discrete reproductive traits in sheep using linear and nonlinear models: II. Goodness of fit and predictive ability. J. Anim. Sci. 75:88–94.
Meijering, A., and D. Gianola. 1985. Linear versus nonlinear methods of sire evaluation for categorical traits: A simulation study. Genet. Sel. Evol. 17:115–131.
Morrell, C. H. 1998. Likelihood ratio testing of variance components in the linear mixed-effects model using restricted maximum likelihood. Biometrics 54:1560–1568.
Nadarajah, K., E. B. Burnside, and L. R. Schaeffer. 1988. Genetic parameters for fertility of dairy bulls. J. Dairy Sci. 71:2730–2734.
Piles, M., O. Rafel, J. Ramon, and L. Varona. 2005. Genetic parameters of fertility in two lines of rabbits with different reproductive potential. J. Anim. Sci. 83:340–343.
Ramirez-Valverde, R., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2001. Comparison of threshold vs linear and animal vs sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. J. Anim. Sci. 79:333–338.
Ranberg, I. M. A., B. Heringstad, G. Klemetsdal, M. Svendsen, and T. Steine. 2003. Heifer fertility in Norwegian dairy cattle: Variance components and genetic change. J. Dairy Sci. 86:2706–2714.
Saacke, R. G., and J. M. White. 1972. Semen quality tests and their relationships to fertility. Pages 22–27 in 4th Tech. Conf. Artificial Insemination Reprod., Natl. Assoc. Anim. Breeders, Columbia, MO.
SAS. 1999. SAS/STAT Software. Version 8 ed. SAS Institute Inc., Cary, NC.
Spangler, M. L., R. L. Sapp, R. Rekaya, and J. K. Bertrand. 2006. Success at first insemination in Australian Angus cattle: Analysis of uncertain binary responses. J. Anim. Sci. 84:20–24.
Varona, L., and J. L. Noguera. 2001. Variance components of fertility in Spanish Landrace pigs. Livest. Prod. Sci. 67:217–221.
Weigel, K. A., and R. Rekaya. 2000. Genetic parameters for reproductive traits of Holstein cattle in California and Minnesota. J. Dairy Sci. 83:1072–1080.
Wright, S. 1934. An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. Genetics 19:506–536.

APPENDIX

Under the threshold model assumptions, the insemination result is assumed to be determined by a threshold liability process involving a purely additive model on the underlying scale. The model assumed for the underlying variable (l), was

$$\boldsymbol{l = X_f\beta_f + X_m\beta_m + X_c\beta_c + Z_f u_f + Z_m u_m + W_f p_f + W_m p_m + Kc + Lh + \varepsilon},$$

where notations are the same as in model 8. The animal threshold model was fitted using the TM software developed by A. Legarra (INRA–SAGA, Castanet-Tolosan, France; personal communication). Flat priors were assumed for fixed effects and variance components. The Gibbs sampler analysis was carried out through 2 chains of 500,000 iterations each with different starting values. After discarding the first 50,000 iterations, samples of the parameters of interest were saved from every hundred iteration. Gelman and Rubin's diagnostic test was used to assess convergence (Gelman and Rubin, 1992). Statistics of marginal posterior distributions were directly calculated from the samples.

Trace plots (not shown) of different chains completely overlapped for all unknowns, suggesting convergence. Gelman-Rubin statistics were between 0.99 and 1 in all cases. Summary statistics of marginal posterior distribution of male and female genetic parameters are presented in Appendix Table 1. Heritability estimated under the p-scale was identical to the one obtained in the linear case for female fertility (about 5%) and a little higher for male fertility (0.66 vs. 0.31%) but still near 0.

Table A1. Summary statistics of marginal posterior distributions of genetic male and female parameters

Item	PM[1]	5%[2]	50%[2]	95%[2]
σ^2_{pm}	0.0061	0.0021	0.0061	0.0101
σ^2_{um}	0.0109	0.0055	0.0107	0.0171
σ^2_{pf}	0.1190	0.1016	0.1196	0.1372
σ^2_{uf}	0.1098	0.0963	0.1094	0.1237
$corr(u_f, u_m)$	0.1413	–0.0709	0.1432	0.3351
h^2_m (x-scale)[3]	0.0107	0.0054	0.0105	0.0168
h^2_f (x-scale)[3]	0.0893	0.0787	0.0890	0.1001
h^2_m (p-scale)[3]	0.0067	0.0034	0.0066	0.0105
h^2_f (p-scale)[3]	0.0560	0.0494	0.0559	0.0629

[1]Posterior mean.

[2]5, 50, 95% = percentiles at 5, 50 and 95%.

[3]p-scale = observed variate scale, x-scale = underlying variate scale, $h^2_{(x\text{-}scale)} = \sigma^2_u/(\sigma^2_u + \sigma^2_p + 1)$, $h^2_{(p\text{-}scale)} = h^2_{(x\text{-}scale)}z^2/(p(1-p))$, where p is the probability of AI success, and z is the ordinate of a standard normal density function corresponding to a threshold = $\Phi^{-1}(p)$, where Φ is the cumulative distribution function of a standard normal variate.

4.2.1.3 Synthèse et remarques complémentaires sur l'article 4

– *Synthèse*
L'article 4 traite de la comparaison de différents modèles d'analyse de la fertilité femelle ou de la fécondance mâle. Les modèles les plus simples associent la réussite de l'insémination à un des deux individus du couple en faisant abstraction de l'autre et le modèle le plus complet réalise une estimation conjointe de la fertilité femelle et de la fécondance mâle. Les résultats de la comparaison des différents modèles montrent que le modèle complet incluant les effets génétiques et environnementaux du mâle et de la femelle s'ajuste mieux aux données que des modèles plus simples mais qu'il apporte peu de modifications aux estimations des paramètres génétiques. De ce fait, dans le cadre d'une indexation en routine de la fertilité ovine, les modèles les plus simples pourront vraisemblablement être utilisés. En revanche, dans le cadre d'une analyse des facteurs de variation de la réussite de l'insémination, il est intéressant d'utiliser un modèle conjoint car cela permet de s'assurer un minimum de biais par défaut d'ajustement sur certains facteurs de variation (confusion résiduelle). C'est pourquoi, nous avons utilisé ce modèle pour l'analyse des effets génétiques et environnementaux de la réussite de l'insémination dans les autres races ovines. Les résultats de ces analyses sont présentés à la suite de cette section.

– *Remarques et complément d'information*

  – Dans le modèle conjoint additif le plus complet (modèle 8), la corrélation génétique entre fécondance du mâle et fertilité de la femelle a été estimée à 0.23. Cette corrélation n'était pas significativement différente de 0. Néanmoins, un certain nombre d'arguments biologiques sont en faveur d'une corrélation génétique positive entre ces deux caractères : l'origine embryonnaire commune des appareils génitaux mâle et femelle et le système de régulation hormonal de la gamétogenèse similaire entre les deux sexes. Au niveau embryonnaire, que le sexe génétique de l'individu soit mâle ou femelle, l'appareil génital passe par un stade indifférent pendant lequel se mettent en place la crête génitale, les ébauches des voies excrétrices et celles des organes génitaux externes. Ce n'est qu'ultérieurement que l'évolution de l'appareil génital s'orientera vers la forme mâle ou la forme femelle, sous l'influence d'inducteurs embryonnaires dépendant du génome. La régulation hormonale de la gamétogenèse est réalisée par le système hypothalamo-hypophysaire dans les deux sexes. Chez le mâle, la régulation locale de la fonction germinale est sous la dépendance des hormones gonadotropes. La FSH (ante-hypophysaire) stimule la production d'ABP et d'inhibine par les cellules de Sertoli. La LH (ante-hypophysaire) stimule la production d'androgènes par les cellules de leydig. FSH et LH sont produites sous l'action d'une neurohormone hypothalamique commune, le GnRH. Chez la femelle, la FSH stimule la croissance folliculaire et la sécrétion d'œstrogène, la LH déclenche l'ovulation, la formation du corps jaune et la sécrétion de progestérone.

  – Afin de comparer les héritabilités obtenues avec les différents modèles de l'article 4, nous avons calculé les héritabilités selon la même formule : $h^2_m = \frac{\sigma^2_{u_m}}{\sigma^2_{u_m}+\sigma^2_{p_m}+\sigma^2_\varepsilon}$ pour la fécondance mâle et $h^2_f = \frac{\sigma^2_{u_f}}{\sigma^2_{u_f}+\sigma^2_{p_f}+\sigma^2_\varepsilon}$ pour la fertilité femelle, où les notations sont celles de l'article 4. Néanmoins, ce calcul d'héritabilité est discutable

puisque dans le modèle conjoint il est préférable de mettre au dénominateur la somme totale des variances suivante : $\sigma_t^2 = \sigma_{u_m}^2 + \sigma_{p_m}^2 + \sigma_{u_f}^2 + \sigma_{p_f}^2 + \sigma_\varepsilon^2$. C'est pourquoi, nous avons utilisé cette seconde formule dans nos calculs des paramètres génétiques pour les autres races. Notons toutefois que la différence d'héritabilité estimée par les deux calculs est minime.

4.2.2 Facteurs de variation génétiques et environnementaux de la réussite de l'insémination artificielle

4.2.2.1 Introduction

Le modèle conjoint, présenté dans l'article 4 (modèle 7 s'ajustant le mieux aux données) a été utilisé pour estimer les facteurs génétiques et environnementaux de la réussite de l'insémination artificielle pour l'ensemble des races ovines de notre étude. Le caractère fertilité femelle étant différent entre les agnelles et les adultes (corrélation génétique de 0.67 en race Manech tête rousse, résultat non publié), cette partie de l'étude a porté uniquement sur les femelles adultes. Pour chaque race, la sélection des facteurs environnementaux inclus dans le modèle a été réalisée de manière identique à ce qui a été fait lors de l'analyse de la production de semence (Cf section 3.2.1). Les résultats de l'analyse sur les races laitières font l'objet de l'article 5 "Environmental and genetic variation factors of artificial insemination success in dairy sheep". Les résultats obtenus pour les races allaitantes sont présentés à la suite de l'article.

4.2.2.2 Article 5 : Environmental and genetic variation factors of artificial insemination success in dairy sheep

Animal, 00, Page 1 of 8 © The Animal Consortium 2008
doi: 10.1017/S1751731108002152

AUTHORS PROOF

Environmental and genetic variation factors of artificial insemination success in French dairy sheep

I. David[1], C. Robert-Granié[1], E. Manfredi[1], G. Lagriffoul[2] and L. Bodin[1†]

[1]*INRA UR631, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, 31320 Castanet-Tolosan, France;* [2]*Institut de l'Elevage – ANIO, BP 42118, 31321 Castanet-Tolosan Cedex, France*

(Received 9 July 2007; Accepted 4 February 2008)

*Artificial inseminations (n = 678 168) recorded during 5 years in five French artificial insemination (AI) centres (2 'Lacaune', 1 'Manech tête rousse', 1 'Manech tête noire' and 1 'Basco béarnaise') were analysed to determine environmental and genetic factors affecting the insemination results. Analyses within centre-breed were performed using a linear model, which jointly estimates male and female fertility. This model combined four categories of data: the environmental effects related to the female, those related to the male, the non-sex-specific effects and finally the pedigree data of these males and females. After selection, the environmental female effects considered were age, synchronisation (0/1) on the previous year, total number of synchronisations during the female reproductive life, time interval between previous lambing and insemination, already dry or still lactating (0/1) when inseminated, and milk quantity produced during the previous year expressed as quartiles intra herd * year. The environmental male effects were motility and concentration of the semen. The non-sex-specific effects were the inseminator, the interaction herd * year nested within the inseminator, considered as random effects and the interaction year * season considered as a fixed effect. The main variation factors of AI success were relative to non-sex-specific effects and to female effects. Heritability estimates varied from 0.001 to 0.005 for male fertility and from 0.040 to 0.078 for female fertility. Repeatability estimates varied from 0.007 to 0.015 for male fertility and from 0.104 to 0.136 for female fertility. These parameters indicate that genetic improvement of AI results through a classical polygenic selection would be difficult. Moreover, in spite of the large quantity of variation factors fitted by the joint model, a very large residual variance remained unexplained.*

Keywords: dairy sheep, artificial insemination, environmental variation, genetic parameters, fertility

Introduction

The wide development of artificial insemination (AI) in French sheep farming date from the early 1970s. At this time, a hormonal treatment to induce and synchronise the oestrus and ovulation of females became available. Fertility rate after cervical insemination using frozen-thawed semen in sheep is very low (Salamon and Maxwell, 1995) and unacceptable compared to results obtained with fresh semen. Even though intrauterine insemination of frozen-thawed semen by laparoscopy results in acceptable lambings, the cost, the small surgery and the expertise required by this procedure limit its utilisation. For these reasons, more than 99% of the 848 691 French sheep AI realised in 2005 were done with fresh semen collected a few hours before insemination (Perret and Lagriffoul, 2006).

In the Roquefort area, dairy industries collect milk from November to July. In this context, AI associated with hormonal treatment allowed breeders to fit the ewe lambing with the beginning of the milk-collecting period. It also allowed setting up an efficient breeding scheme based on planned mating, progeny testing and dissemination of genetic merit. Presently, about 90% of the ewes in the nucleus are inseminated each year for these genetic purposes, and approximately 300 000 ewes are inseminated out of the nucleus to disseminate the genetic progress (Perret and Lagriffoul, 2006). Other breeding schemes exist for dairy sheep breeds located in the Pyrenean Mountains. They tend more or less towards a similar organisation as the Lacaune scheme although the insemination rate of ewes within the nucleus is lower (about 60%).

In order to improve their efficiency, French AI centres are interested in the identification of the main environmental effects affecting the AI result, and the estimation of the corresponding genetic parameters. This complex trait may be viewed as a combination of two main traits, which can be analysed jointly (David *et al.*, 2007b), one relative to the female (i.e. female fertility), the other relative to the male

† E-mail: Loys.Bodin@toulouse.inra.fr

(i.e. semen fecundity or male fertility). Combining all this information in a joint model should improve the precision of the estimates. The aim of this paper was to analyse the environmental and genetic effects that affect AI success using a joint model. The implementation of a joint model could be made since, in the French sheep situation, each on-farm recorded insemination can be matched to the corresponding ejaculate produced at the AI centre and to the corresponding outcome, which is a binary response observed at lambing of either success (1) or failure (0).

Material and methods

Data

The present study refers to dairy sheep inseminations performed on private farms from 2001 to 2005 by three AI centres. Centre 1 (Centre Départemental de l'Elevage Ovin, CDEO) is located in the French Basque region and performs inseminations for three breeds: Manech tête rousse (MTR), Manech tête noire (MTN) and Basco-béarnaise (BB). Centres 2 (Lac_1) and 3 (Lac_2) are located in the Roquefort region and both perform inseminations for the Lacaune (Lac) breed. These AI concern adult ewes (more than 1-year old) in flocks that participate in the selection scheme of these four dairy breeds. The numbers of inseminations per centre and breed with the global rate of AI success are shown in Table 1. Data came from a specific database built by the ANIO (Association Nationale des centres d'Insémination Ovine) for this study. This base combined information from two data sources. The first source was the sheep AI centres, which provided information on males (e.g. identification, age), characteristics of semen for a particular collect (e.g. volume, concentration, motility) and identification of ewes inseminated a few hours after collection by the fresh semen of a given sire. The second source originated from the French national performances recording a scheme that holds pedigree information and ewe performances (e.g. reproduction type, date of lambing, number of lambs born). For each breed/centre, less than 4% of the initial data set containing missing data was removed from the data samples.

Rams and semen management. Rams belonged to dairy selection schemes and ranged in two categories: young rams (<1-year old) under progeny testing and adult rams (≥2 years) having proven genetic value. In order to increase their libido, their semen production and their semen quality, these males were given a melatonin implant (Mélovine®; CDEO centre) or a photoperiodic treatment (Lac_1 and Lac_2 centres) according to recommendations, about 2 months before the beginning of the annual collecting period (Chemineau *et al.*, 1989). Ejaculates were obtained after natural ejaculation in an artificial vagina; only those collected during the intensive period of ram collection (May to August) were considered in this analysis. Each ram was collected from 1 to 5 years and within a year the interval between its semen collections varied from 1 to 32 days.

Table 1 *Global percentage of AI success, number of inseminations and animals involved in the study for each breed/centre*

AI centre Breed	CDEO MTN	CDEO BB	CDEO MTR	Lac_1 Lac	Lac_2 Lac
Number of AI	32793	34468	135623	247651	227633
Number of females	17295	18583	74136	123574	117384
Number of males	220	257	963	1433	1517
Animal in pedigree	26185	28967	115627	225680	218566
Global % of AI success	54.6	56.8	57.7	66.7	65.8

AI = artificial insemination; MTN = Manech tête Noire; BB = Basco béarnaise; MTR = Manech tête rousse; Lac = Lacaune.

Trait definition and data analysis. For a given ram, the pool of 1 to 3 successive ejaculates, obtained over a 2 to 5 min period, was evaluated immediately after collection. Three traits were evaluated for each pool: volume that was read directly from a graduated collection tube (ml), semen concentration that was determined using a standard spectrophotometer (10^6 spermatozoa/ml) and mass motility that was scored subjectively on a 0 to 5 scale. The ejaculate volume was defined as the pool volume divided by the number of ejaculates. After measuring the quality (volume, concentration and motility assessment), semen with a motility higher than 4 and a concentration higher than 1.4×10^9 spermatozoa/ml was diluted in a milky extender (Baril *et al.*, 1993) to prepare about 10 doses with a concentration of 1.4 or 1.6×10^9 spermatozoa/ml. Each dose was stored at 4°C in a 0.25 ml straw until insemination a few hours later.

Female management and inseminations. In the French dairy sheep system, there is only one reproduction period, which extends from late spring to summer and corresponds to the end of the previous milking period. In each flock, at the beginning of the joining period, breeders with the help of the selection scheme organisation choose the ewes to inseminate. After having received a synchronisation treatment (FGA vaginal sponge (Sanofi or Intervet) inserted for 14 days, followed by a PMSG injection at withdrawal (Folligon® or PMSG; Sanofi Animal Health Ltd, France)), these ewes received cervical insemination with fresh semen irrespective of oestrus expression about 55 h after sponge withdrawal according to standard recommendations (Chemineau *et al.*, 1991). They were subsequently systematically joined with males 6 days after insemination to ensure fecundation by natural mating. The interval between insemination and lambing dates was used to determine the fertile oestrus (after insemination or natural mating).

Model

For each insemination, many potential risk factors were recorded and analysed. They were clustered into three categories: the effects related to the female (synchronisation, reproductive and productive career, as well as the female genetic effect), those related to the male (sperm characteristics, collection, as well as the male genetic

Table 2 *List of environmental effects tested in the analysis*

Tested effects	Significant effects retained in the final model
Fixed effects	
Non-sex-specific effects	
Year * fortnight (2001 to 2005; fortnight 10 to 15)	✓
Set of AI within flock – year	
Interval between set of AI (in weeks)	
Interval between end of female treatment and AI	
Number of AI per operator within a set of AI (class of 50)	
Effects linked to male	
Age of male (in years)	
Interval between semen collections (in days)	
Number of ejaculate at each collection	
Collection period (AM – PM)	
Initial semen concentration (by class)	✓
Motility (by class)	✓
Semen dilution	
Interval between semen collection and AI	
Male class (in progeny test, proven, elite for milk production)	
Effects linked to female	
Age of female (in years)	✓
Lactation number	
Age at first lambing (in months)	
PMSG dose	
Post-partum interval (lambing – AI)	✓
Result of the previous AI	
Litter size at the previous lambing	
Class of milk yield (four quartiles within flock * year)	✓
Total number of treatment	✓
Milking status (dry, in lactation, unknown)	✓
Female category (dam for females, dam for sire, other)	
Random effects	
Flock * year (AI operator)	✓
AI operator	✓

AI = artificial insemination.

effect) and non-sex-specific effects that were either related to the insemination (operator, interval collection-AI, etc.) or common to all previous categories (year, fortnight, flock). All environmental effects tested in the analysis are presented in Table 2.

Five separate analyses within breed/centre were performed using the linear model already described by David *et al.* (2007b), which jointly estimates male and female effects by considering the AI success as a continuous variable.

The model was as follows:

$$y = X_c\beta_c + Kc + Lh + X_m\beta_m + Z_m u_m + W_m p_m + X_f\beta_f + Z_f u_f + W_f p_f + \varepsilon$$

where $\boldsymbol{y}$ is the vector of the binary result of insemination, β_f, β_m and β_c are vectors of fixed effects related to the female, the male or common to both sexes, respectively. $\boldsymbol{u}_f$ and $\boldsymbol{u}_m$ are vectors of female and male random genetic effects, respectively. $\boldsymbol{p}_f$ and $\boldsymbol{p}_m$ are vectors of female and male random permanent environmental effects, $\boldsymbol{c}$ and $\boldsymbol{h}$ are the random vectors of AI operator and flock * year intra AI operator effects, respectively. ε is the vector of residuals. $\boldsymbol{X}_f$, $\boldsymbol{X}_m$, $\boldsymbol{X}_c$, $\boldsymbol{Z}_f$, $\boldsymbol{Z}_m$, $\boldsymbol{W}_f$, $\boldsymbol{W}_m$, $\boldsymbol{K}$ and $\boldsymbol{L}$ are the corresponding known incidence matrices. All random effects are distributed as a centred normal distribution with variance covariance matrix equal to $A\sigma_i^2$ for the genetic effects i ($i = u_f$ or u_m), and $I_j\sigma_j^2$ for the other random effects j ($j = c$, h, p_f, p_m, ε) where $\boldsymbol{A}$ is the known relationship matrix, $\boldsymbol{I}_j$ are identity matrices of appropriate order. Random effects are assumed to be independent of each other. In particular, it supposes that male and female fertility traits are genetically independent, which has been shown by David *et al.* (2007a and 2007b).

The fixed effects and all two-way interactions with biological meaning included in the model were preliminarily selected step-by-step by comparing the nested models with the likelihood ratio test. For this selection, models were fitted using the mixed procedure of SAS version 8.1 (SAS®, 1999) and the maximum likelihood method. Once the final model was chosen, estimations of fixed effects and variance components were obtained using Asreml software (Gilmour

et al., 2002). Heritability was computed as $\sigma^2_{u_m}/\sigma^2_T$ for male fertility and $\sigma^2_{u_f}/\sigma^2_T$ for female fertility; repeatability was computed as $(\sigma^2_{u_m} + \sigma^2_{p_m})/\sigma^2_T$ for male fertility and $(\sigma^2_{u_f} + \sigma^2_{p_f})/\sigma^2_T$ for female fertility with $\sigma^2_T = \sigma^2_{u_m} + \sigma^2_{p_m} + \sigma^2_{u_f} + \sigma^2_{p_f} + \sigma^2\varepsilon$.

Final model

After selection, female effects considered in the final model were age, time interval between previous lambing and insemination, milking status for the female: already dried or still milking when inseminated, milk quantity produced during the previous year expressed as quartile intra flock * year and total number of synchronisation treatments received during the career. Male effects entering this model were semen motility and concentration. Non-sex-specific effects were year * fortnight combination. These significant effects are listed in Table 2. The random effects that were also included in the model along with the male and female genetic effects were the male and female permanent environmental effects as well as the AI operator, and the flock * year interaction nested within the AI operator.

Results

Environmental fixed effects

The main fixed effects that significantly affected the AI success are presented according to their importance. Table 3 shows for each effect and breed/centre, the variation range of the least squares mean and the significance of the effect.

*Year * fortnight interaction.* In all breed/centres, the year * fortnight interaction effect was significant ($P < 0.01$). It was the main effect affecting AI success; however, there was no general trend associated with year. Thus for Lac_2, AI success increased slightly from 2001 to 2005 while it decreased for MTN (Figure 1a) and did not present any trend for the other breed/centres. Changes with fortnight were large between years (Figure 1b for MTN) and no clear common trend could be viewed.

Other fixed effects. Least squares solutions of fixed effects affecting AI success for each breed/centre and plotted in standard error unit are given in Figure 2. For multiparous ewes, the *post-partum* duration until insemination (Figure 2a) had a very large effect on AI success in all breed/centres. Under French dairy sheep management, lengthening this interval from about 3 to 7 or 8 months increased AI success by 10% to 20% according to the breed.

Female ages (Figure 2b) were at least highly significant ($P < 0.01$) for all breed/centres. AI success tended to decrease regularly after two years, except for MTR and MTN breeds, for which the maximum success was reached with 3- and 4-year old ewes, respectively.

The regular increase of AI results with increasing semen motility was very clear in all situations (Figure 2c). However,

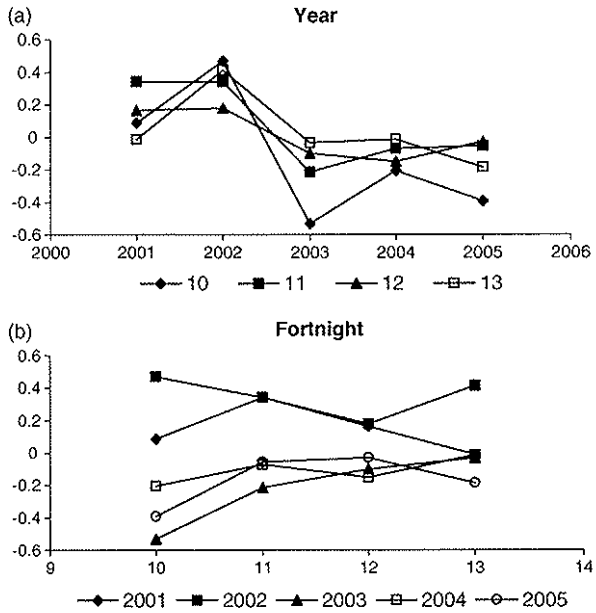


Figure 1 Estimated values of AI success for the year * fortnight interaction in the Manech Tête Noire breed (MTN) in relation to year (a) and fortnight (b) levels.

Table 3 *Variation range of least squares means of the main environmental fixed effects for AI success for each breed/centre and level of significance (in brackets)*

AI centre Breed	CDEO MTN	CDEO BB	CDEO MTR	Lac_1 Lac	Lac_2 Lac
Year * fortnight	0.20‡ (***)	0.35 (***)	0.19 (***)	0.14 (***)	0.14 (***)
Lambing–AI interval	0.10 (***)	0.13 (***)	0.13 (***)	0.20 (***)	0.14 (***)
Female age	0.11 (***)	0.07 (***)	0.07 (***)	0.12 (***)	0.13 (***)
Sperm motility	0.06 (***)	0.10 (***)	0.09 (***)	0.07 (***)	0.035 (***)
Total synchronisation per female	0.09 (***)	/	0.05 (**)	0.06 (***)	0.032 (*)
Milk production quartile	0.03 (**)	0.03 (*)	0.044 (***)	0.035 (***)	0.035 (***)
Semen concentration	0.03 (*)	0.035 (***)	/	0.01 (***)	/
Milking status	0.03 (*)	/	/	/	/

AI = artificial insemination; MTN = Manech tête Noire; BB = Basco béarnaise; MTR = Manech tête rousse; Lac = Lacaune.
‡0.20 → difference between lowest and highest fertility due to this effect (*$P < 0.05$; **$P < 0.01$; ***$P < 0.001$)

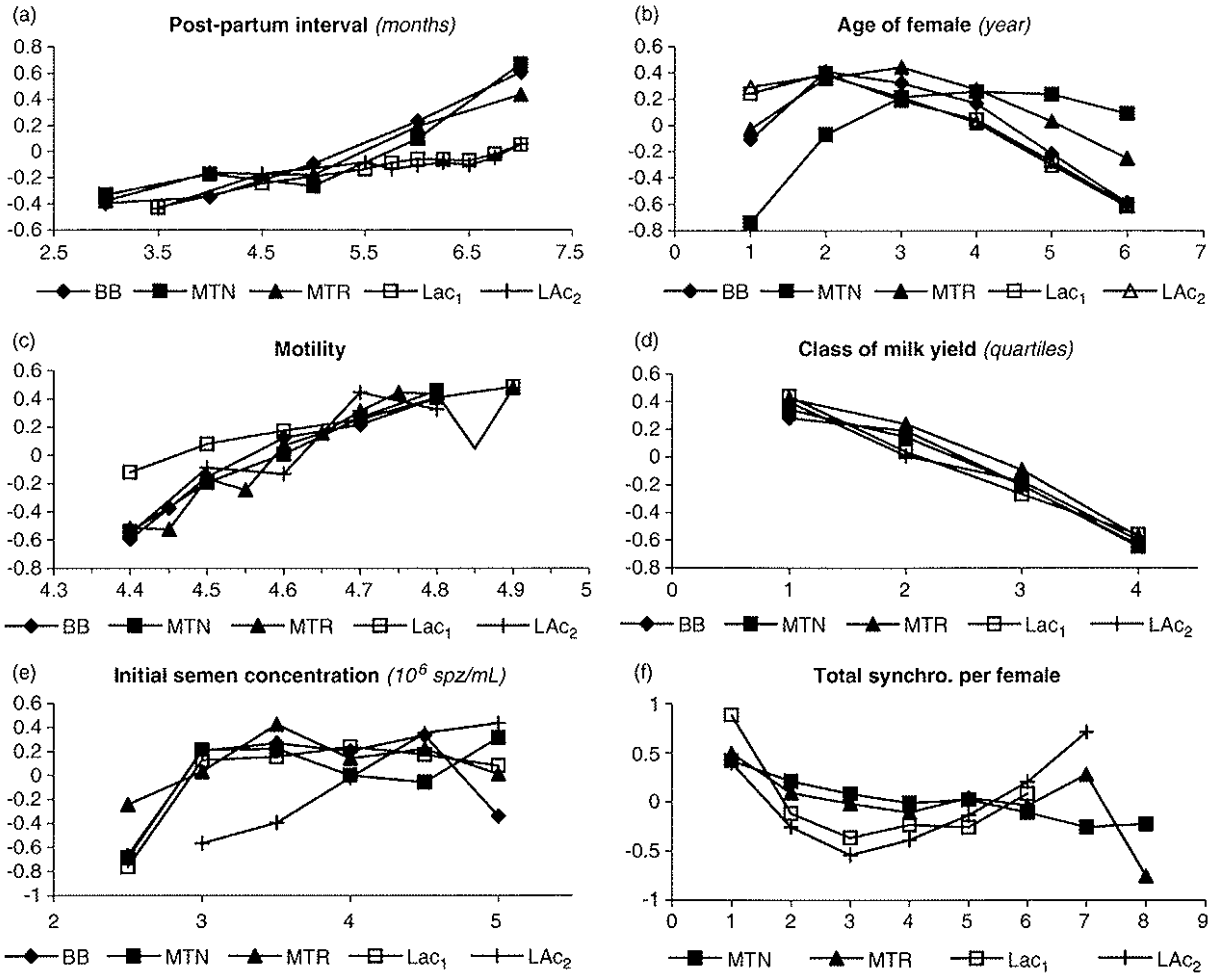


Figure 2 Least square means of AI success in proportion to maxima variability within breed/centre for: (a) *post-partum* interval until AI for multiparous ewes, (b) female age, (c) semen motility, (d) quartile of milk production, (e) semen concentration and (f) total number of synchronisation treatments per female.

this significant effect ($P < 0.05$) accounted only for 3.5% to 10% of the success rate according to the breed/centre. The quartile of total milk yield evaluated each year within flock at the end of the lactation of a ewe had a significant ($P < 0.05$) effect on the success of the following insemination (Figure 2d); however, this effect was low since the difference between extreme quartiles was about 3.5% of success.

The total number of synchronisation treatments that females had received during their life had a curvilinear effect on the AI results (Figure 2f). For a low number of treatments, the results highly decreased at each new treatment, while success difference between successive AI was almost nil or slightly positive at an older age. The highest difference (from 3% to 6%) was observed between ewes that had received 1 and 2 treatments.

Concentration of semen before processing affected the AI results in all breed/centres except one. We observed a fertility gap (about 3%) on three occasions when using semen with a concentration lower and higher than 2.5×10^6 spermatozoa/ml. The other breed/centres presented a similar increase of the AI results with increasing semen concentration. Although for this breed/centre we observed a threshold concentration effect, it was higher (around 4×10^6 spermatozoa/ml) and not so drastic (Figure 2e).

Although the very same trend was observed for all breed/centres, the effect of milking status of a ewe was significant for only two breeds (MTN and MTR). The negative consequence of still inseminating milking ewes was low and induced a loss of about 3% of success compared to AI on already dried ewes.

Random effects and genetic parameters

Estimations of all variance components (Table 4) were very consistent among breed/centres; moreover, they were all very low regarding the residual variance that represented between 81% and 84% of the total phenotypic variance. The largest variance components were those of the permanent female effect that accounted for about 40% of the explained variance. Variances of the female additive genetic effect were of the same order, so the sum of these two

Table 4 *Variance components and genetic parameter estimates for each breed/centre, standard error of estimate in brackets*

Variance components	AI centre Breed	CDEO MTN	CDEO BB	CDEO MTR	Lac_1 Lac	Lac_2 Lac
Flock * year (IA Op.)		0.0065	0.0068	0.0079	0.0043	0.0046
IA operator		0.0007	0.0004	0.0006	0.0008	0.0002
Additive male	$\sigma^2_{u_m}$	0.0004	0.0009	0.0006	0.0005	0.0002
Additive female	$\sigma^2_{u_f}$	0.0093	0.0178	0.0123	0.0109	0.0112
Permanent male	$\sigma^2_{p_m}$	0.0028	0.0015	0.0011	0.0017	0.0019
Permanent female	$\sigma^2_{p_f}$	0.0149	0.0132	0.0151	0.0157	0.0137
Residual	σ^2_e	0.2076	0.1985	0.2019	0.1852	0.1893
Total	σ^2_T	0.2350	0.2319	0.2310	0.2140	0.2163
Repeatability of AI success						
For males	$(\sigma^2_{u_m} + \sigma^2_{p_m})/\sigma^2_T$	0.014 (0.002)	0.010 (0.002)	0.007 (0.001)	0.010 (0.001)	0.010 (0.001)
For females	$(\sigma^2_{u_f} + \sigma^2_{p_f})/\sigma^2_T$	0.103 (0.008)	0.133 (0.008)	0.119 (0.004)	0.124 (0.003)	0.115 (0.003)
Heritability of AI success						
For male component	$\sigma^2_{u_m}/\sigma^2_T$	0.002 (0.003)	0.004 (0.002)	0.003 (0.001)	0.002 (0.001)	0.001 (0.001)
For female component	$\sigma^2_{u_f}/\sigma^2_T$	0.039 (0.007)	0.077 (0.009)	0.053 (0.004)	0.051 (0.003)	0.052 (0.003)

AI = artificial insemination; MTN = Manech tête Noire; BB = Basco béarnaise; MTR = Manech tête rousse; Lac = Lacaune.

female components accounted for about 75% of the variance part explained by the model and about 11% of the total variance. In contrast, the two male variance components were extremely low for all breed/centres. Heritability of female success was always low, varying from 0.04 to 0.08 but different from zero; the repeatability was about 0.10. Genetic parameters were consistently much lower for the male component of AI success. Thus, repeatability of the male component was about 1% and heritability was in some occasions not different from zero.

The variance due to the flock * year interaction within the AI operator accounted for about 3% of the total variance, while the component for the AI operator explained only 0.2% of the total variance.

Discussion

This study considered the binary results of artificial insemination as a continuous variable and we used linear models that are more suitable for continuous than for categorical data. Nevertheless, several studies showed that linear models and threshold models give similar results in some conditions on the incidence of the categorical trait (Meijering and Gianola, 1985; Boichard and Manfredi, 1994), and the sire family size (Ramirez-Valverde *et al.*, 2001). These conditions were respected in our data set. Moreover, a comparison of both methods using data of one breed/centre analysed in the present study has already been presented by David *et al.* (2007b); the differences between these methodologies were negligible. The model was mainly built to estimate genetic parameters of AI success free of environmental variation effects; therefore, some effects strongly linked to genetic effects were not included in this model. For instance, AI success was not adjusted for the result of the previous insemination although we had shown in preliminary studies that it was one of the major variation factors. For this reason, breeders should avoid inseminating females that remained empty at the previous AI.

The results of independent analysis made on the five breed/centres were strongly consistent and agreed very well with the literature in spite of the breed diversity, the variability of male management in the three AI centres and the different environmental conditions in which females are bred. In our study, each AI centre uses a specific photoperiodic treatment for stimulating testicular development and optimising sperm production to fit their specific seasonal demand (Briois *et al.*, 1988; Arranz *et al.*, 1995); consequently, there is no global trend of AI success with months. In contrast with observations on dairy cattle (Barbat *et al.*, 2005), there is no clear trend of AI success over this period in French dairy sheep, except for one centre.

The effect of *post-partum* delay on sheep fertility is well known and Cognié *et al.* (1984) recommended not to inseminate ewes with less than 150 *post-partum* days, which is the time interval threshold observed in our study while this admissible delay is 50 days for Anel *et al.* (2005). The decrease in AI success with increasing female age is a very classical effect; our results agree with the 15% drop per year described a long time ago in the Lacaune breed by Colas *et al.* (1973) and recently in a Spanish dairy breed by Anel *et al.* (2005).

In French sheep, dairy production lactation of ewes are seasoned and synchronised. At the end of the lactation period, ewes of a flock that were given the same feeding presented a variability of body condition score, which was related to the total milk quantity they have produced and therefore to their quartile of production within flock and year. The broad relationship between body condition score and fertility viewed in this way was slightly positive (about 3 points of fertility drop between extreme classes of milk

production quartile). In dairy cattle, Roche (2007) found a positive effect of the body condition score on the ratio of pregnant cows at first service, and in a more precise study Grimard *et al.* (2006) reported a similar positive effect of the body condition score on late embryonic survival.

We found in our experiment, above the culling threshold, a permanent and positive relationship between motility and fertility. This small effect contrasts with the absence of effect previously found by Colas (1981) in Ile de France and by Duval *et al.* (1995) in one Lacaune centre even if this centre displayed a lower effect in our study. But this agrees with the important role of this characteristic on the transport and survival of spermatozoa in the female reproductive tract and fertility (Salamon and Maxwell, 2000). A positive relationship between the percentage of motile spermatozoa and female fertility is well documented in other species (Linford *et al.*, 1976; Correa *et al.*, 1997; Colenbrander *et al.*, 2003; Gadea, 2005).

The threshold effect of semen concentration on AI results has not been previously noticed. A lack of effect is generally claimed, but it is in studies that involved a low number of data (Hulet *et al.*, 1965; Colas, 1981). This absence of effect was also found in the Lac_2 centre, which is the only breed/centre where the effect was not significant in our study (Duval *et al.*, 1995).

The operator effect, which in our study was considered as a random effect, explained very little of the total variance. However, the theoretical extreme values provided by a Gaussian distribution would result in a large difference: 9 to 16 points, according to the breed/centre. This agreed with results in the literature (Duval *et al.*, 1995; Anel *et al.*, 2005).

The very low male components of additive genetic variance and permanent environmental variance agreed with the general results obtained in other species for fecundancy (Varona and Noguera, 2001; Piles *et al.*, 2005). They also agreed with the low variance components reported for service sires in many studies of female fertility (Weller and Ron, 1992; Averill *et al.*, 2004; Donoghue *et al.*, 2004; Robinson and Buhr, 2005).

Female components of AI success are in the range of values found in the literature for female fertility of sheep as well as other species (Matos *et al.*, 1997; Boichard *et al.*, 1998; Ranberg *et al.*, 2003; David *et al.*, 2007b). Although these components were low compared to the residual variance, they induced a genetic coefficient of variation of 16% to 23% according to breed/centres, which would permit to envisage selection on this trait.

There are very few joint estimations of genetic parameters for female fertility and male fecundancy. The few studies in cattle (Ranberg *et al.*, 2003), rabbits (Piles *et al.*, 2005) or pigs (Varona and Noguera, 2001) did not consider the effect of semen characteristics on mating success. David *et al.* (2007b) compared different models for the genetic analysis of AI success in sheep and considered the environmental effects linked to semen and showed that it was the best model. However, the very large residual variance was poorly affected by the model used and genetic parameters remained nearly constant. The present study confirms that this residual variability is very consistent over different conditions of breeds and centres.

Conclusion

The model used to analyse the AI results took into account all available information relative to the male, female and to non-sex-specific effects, leading to potentially more precise estimates. To our knowledge, it is the first model that included effects relative to the semen in a joint model of female fertility and male fecundity. In agreement with the literature, the main variation factors of AI success, evidenced by this joint model, were relative to non-sex-specific effects and to female effect. Nevertheless, semen motility had a small but significant effect. According to these results, choosing females to inseminate might slightly improve the AI results. Heritabilities estimated with this joint model were very low and were lower for male fecundity than for female fertility. It means that genetic improvement of AI results through a classical polygenic selection would be difficult. In spite of combining a large number of variation factors related to the male and the female, the joint model explained a very small part of the total variability. Perhaps the way to combine the influence of both sexes on the AI results is not additive but multiplicative. New joint product models are being developed in order to go one step further from the joint additive model in the analysis of fertility (David *et al.*, 2007a).

Acknowledgements

The authors thank the French Ministère de l'Agriculture for supporting this study in the frame of the innovating action BELIA directed by the ANIO and INRA. They are also grateful to the AI centres that provided the data. We thank Wendy Brand-Williams for editing of the English language.

References

Anel L, Kaabi M, Abroug B, Alvarez M, Anel E, Boixo JC, de la Fuente LF and de Paz P 2005. Factors influencing the success of vaginal and laparoscopic artificial insemination in churra ewes: a field assay. Theriogenology 63, 1235–1247.

Arranz JM, Lagriffoul G, Guérin Y and Chemineau P 1995. Control of sperm production in rams by light and melatonin treatments. Actes des 2èmes Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, Paris, France, 13–14 décembre 1995, pp. 425–428.

Averill TA, Rekaya R and Weigel K 2004. Genetic analysis of male and female fertility using longitudinal binary data. Journal of Dairy Science 87, 3947–3952.

Barbat A, Druet T, Bonaiti B, Guillaume F, Colleau JJ and Boichard D 2005. Bilan phénotypique de la fertilité à l'insémination artificielle dans les trois principales races laitières françaises. Actes des 12èmes Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, Paris, France, 7–8 décembre 2005, pp. 137–140.

Baril G, Chemineau P, Cognié Y, Guérin Y, Leboeuf B, Orgeur P and Vallet JC 1993. Manuel de formation pour l'insémination artificielle chez les ovins et les caprins. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italy.

Boichard D and Manfredi E 1994. Genetic Analysis of Conception Rate in French Holstein Cattle. Acta Agriculturae Scandinavica: Section A, Animal Science 44, 138–145.

Boichard D, Barbat A and Briend M 1998. Evaluation génétique des caractères de fertilité femelle chez les bovins laitiers. Actes des 5èmes Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, Paris, France, 2–3 décembre 1998, pp. 103–106.

Briois M, Belloc JP, Guérin Y and Colas G 1988. L'Insémination artificielle dans le rayon de Roquefort. Proceedings of the 3rd World Congress on Sheep and Beef Cattle Breeding, Paris, France, 19–23 June 1988, pp. 183–185.

Chemineau P, Guérin Y, Delgadillo JA, Leboeuf B, Briois M, Belloc JP, Pezavent P and Pelletier J 1989. Traitements photopériodiques pour l'augmentation de la production spermatique. Mise en oeuvre pratique dans les centres d'insémination artificielle. Proceedings of the 40th Annual Meeting of the EAAP, Dublin, Ireland, pp. 85–86.

Chemineau P, Cognié Y, Guérin Y, Orgeur P and Vallet JC 1991. Training manual on artificial insemination in sheep and goats. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), Rome, Italy.

Cognié Y, Bodin L and Terqui M 1984. The control of the time of ovulation in relation to the use of artificial insemination. In Insémination artificielle et amélioration génétique: bilan et perspectives critiques. Toulouse-Auzeville, France, 23–24 novembre 1983 (ed. JM Elsen and JL Foulley), pp. 77–95. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris, France.

Colas G 1981. Variations saisonnières de la qualité du sperme chez le bélier Ile de France. 2. fécondance: relation avec les critères qualitatifs observes in vitro. Reproduction, Nutrition, Développement 21, 399–407.

Colas G, Thimonier J, Courot M and Ortavant R 1973. Fertilité, prolificité et fécondité pendant la saison sexuelle des brebis inséminées artificiellement après traitement à l'acétate de fluorogestone. Annales de Zootechnie 22, 441–451.

Colenbrander B, Gadella BM and Stout TA 2003. The predictive value of semen analysis in the evaluation of stallion fertility. Reproduction in Domestic Animals 38, 305–311.

Correa JR, Pace MM and Zavos PM 1997. Relationships among frozen-thawed sperm and characteristics assessed via the routine semen analysis, sperm functional tests and fertility of bulls in an artificial insemination program. Theriogenology 48, 721–731.

David I, Bodin L, Lagriffoul G, Leymarie C, Manfredi E and Robert-Granié C 2007a. Joint Genetic Analysis of Male and Female Fertility after AI in Sheep. Proceedings of the 58th Annual Meeting EAAP, Dublin, Ireland, p. 51.

David I, Bodin L, Lagriffoul G, Leymarie C, Manfredi E and Robert-Granié C 2007b. Genetic analysis of male and female fertility after AI in Sheep: Comparison of single trait and joint models. Journal of Dairy Science 90, 3917–3923.

Donoghue KA, Rekaya R and Misztal I 2004. Threshold-linear analysis of measures of fertility in artificial insemination data and days to calving in beef cattle. Journal of Animal Science 82, 987–993.

Duval P, Belloc JP, Albaret M, Girou P and Barillet F 1995. Study of factors affecting variation in sexual function of Lacaune dairy rams and fertility of inseminated ewes. Actes des 2èmes Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, Paris, France, 13–14 décembre 1995, pp. 429–434.

Gadea J 2005. Sperm factors related to in vitro and in vivo porcine fertility. Theriogenology 63, 431–444.

Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Welham SJ and Thompson R 2002. ASReml User Guide, Release 1.0. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK.

Grimard B, Freret S, Chevallier A, Pinto A, Ponsart C and Humblot P 2006. Genetic and environmental factors influencing first service conception rate and late embryonic/foetal mortality in low fertility dairy herds. Animal Reproduction Science 91, 31–44.

Hulet CV, Foote WC and Blackwell RL 1965. Relationship of semen quality and fertility in the ram to fecundity in the ewe. Journal of Reproduction and Fertility 9, 311–315.

Linford E, Glover FA, Bishop C and Stewart DL 1976. The relationship between semen evaluation methods and fertility in the bull. Journal of Reproduction and Fertility 47, 283–291.

Matos CAP, Thomas DL, Gianola D, Tempelman RJ and Young LD 1997. Genetic analysis of discrete reproductive traits in sheep using linear and nonlinear models .1. Estimation of genetic parameters. Journal of Animal Science 75, 76–87.

Meijering A and Gianola D 1985. Linear versus nonlinear methods of sire evaluation for categorical traits: A simulation study. Génétique, Sélection, Evolution 17, 115–131.

Perret G and Lagriffoul G 2006. Compte rendu annuel sur l'insémination artificielle ovine – Campagne 2005. Institut de l'Elevage, Paris, France.

Piles M, Rafel O, Ramon J and Varona L 2005. Genetic parameters of fertility in two lines of rabbits with different reproductive potential. Journal of Animal Science 83, 340–343.

Ramirez-Valverde R, Misztal I and Bertrand JK 2001. Comparison of threshold vs linear and animal vs sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. Journal of Animal Science 79, 333–338.

Ranberg IMA, Heringstad B, Klemetsdal G, Svendsen M and Steine T 2003. Heifer fertility in Norwegian dairy cattle: Variance components and genetic change. Journal of Dairy Science 86, 2706–2714.

Robinson JAB and Buhr MM 2005. Impact of genetic selection on management of boar replacement. Theriogenology 63, 668–678.

Roche JR 2007. Associations among body condition score, body weight, and reproductive performance in seasonal-calving dairy cattle. Journal of Dairy Science 90, 376–391.

Salamon S and Maxwell WMC 1995. Frozen storage of ram semen I. Processing, freezing, thawing and fertility after cervical insemination. Animal Reproduction Science 37, 185–249.

Salamon S and Maxwell WMC 2000. Storage of ram semen. Animal Reproduction Science 62, 77–111.

SAS® 1999. SAS/STAT Software, version8. Statistical Analysis Systems Institute, Cary, NC, USA.

Varona L and Noguera JL 2001. Variance components of fertility in Spanish Landrace pigs. Livestock Production Science 67, 217–221.

Weller JI and Ron M 1992. Genetic-analysis of fertility traits in Israeli Holsteins by linear and threshold models. Journal of Dairy Science 75, 2541–2548.

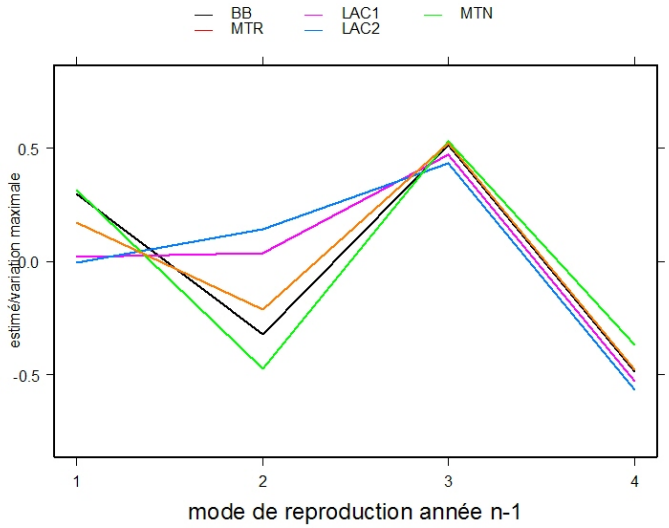
Synthèse et remarques complémentaires sur l'article 5

- *Synthèse*
  L'analyse de la réussite de l'insémination pour les différentes races laitières avait pour objectif de hiérarchiser les facteurs de variation de la réussite de l'IA et d'estimer les paramètres génétiques correspondants à ce caractère. Les résultats obtenus montrent que la hiérarchisation et les effets des facteurs de variation environnementaux sont cohérents entre les différentes races ovines laitières. Les facteurs de variations principaux sont la combinaison année saison, l'âge de la femelle, l'intervalle de temps entre la mise bas et l'IA, la motilité du sperme, la combinaison élevage-année et l'effet inséminateur. Les héritabilités estimées sont cohérentes entre les différentes races, de l'ordre de 5% pour la fertilité femelle et <0.5% pour la fécondance mâle.

- *Remarques et complément d'information*

  - Afin que l'estimation des paramètres génétiques ne soit pas biaisée, nous n'avons pas inclus dans le modèle conjoint d'analyse de la réussite de l'IA l'effet du mode de reproduction de l'année précédente (réussite ou non sur insémination ou monte naturelle). En effet, ce facteur correspond à l'expression du caractère l'année précédente et inclus donc en partie les facteurs génétiques que l'on cherche à estimer. Néanmoins, si l'on cherche uniquement à connaitre les facteurs à prendre en compte dans le choix des femelles à inséminer en utilisant un modèle n'incluant que des effets environnementaux ; le mode de reproduction l'année précédente correspond au facteur de variation principal de la réussite de l'insémination dans toutes les races (Figure 4.1). Les femelles ayant réussie à l'IA l'année précédente sont celles qui réussiront le mieux à l'IA l'année suivante. En revanche, celles qui n'ont pas été fécondée suite à l'IA l'année précédente sont celles qui auront le moins de chance de réussir à l'IA l'année suivante. Notons que l'estimation de l'effet de la classe "femelle qui ont raté en monte naturelle l'année précédente" est peu fiable car les effectifs de cette classe sont très faibles pour toutes les races. Cette information est utilisée actuellement par les centres laitiers pour le choix des femelles à mettre à l'IA, mais pas par les centres allaitants.

  - Comme nous l'avons décrit précédemment, la production de semence des mâles est un facteur de variation intermédiaire de la réussite de l'insémination (Figure 1.2). C'est-à-dire que des effets spécifiques du mâle (âge, intervalle de temps entre collectes...) influencent la production de semence (volume, concentration, motilité) et ces caractères influencent la réussite de l'insémination. Il était donc possible d'inclure les facteurs environnementaux du mâle sous deux formes, soit en considérant les facteurs initiaux (âge du mâle, intervalle de temps entre collectes...), soit en considérant la production de semence en tant que telle dans le modèle. Le modèle que nous avons utilisé dans l'article 5, incluait la production de semence en tant que telle car celui-ci s'ajustait mieux aux données qu'un modèle incluant les facteurs de variation initiaux. Pour qu'il n'y ait pas de biais dans l'estimation des paramètres génétiques de la fécondance mâle, cela suppose que les caractéristiques de la production de semence ne comporte pas une part génétique de la fécondance des mâles ; ce qui est discutable. Pour s'affranchir de ce problème, il faudrait analyser ces deux caractères à l'aide d'un modèle récursif



1=réussite en monte naturelle, 2=échec en monte naturelle, 3=réussite de l'IA, 4=échec de l'IA

FIG. 4.1 – Effet du mode de reproduction de l'année n-1 sur la réussite de l'IA l'année n

(Gianola and Sorensen, 2004). Néanmoins, l'héritabilité de la fécondance obtenue à l'aide d'un modèle n'incluant que les facteurs initiaux du mâle est identique à celle estimée dans le modèle actuel. L'évolution de la probabilité de la réussite de l'IA en fonction des facteurs initiaux du mâle est la suivante : diminution de la probabilité lorsque l'intervalle de temps entre collectes augmente, augmentation lorsque le nombre de sauts augmente et peu de variation avec l'âge des béliers. Ces évolutions sont très proches de celle de la motilité en fonction de ces facteurs initiaux.

4.2.2.3 Facteurs de variation génétiques et environnementaux de la réussite de l'IA en ovin allaitant

La même approche que celle décrite pour l'étude de la réussite de l'insémination en ovin laitier a été utilisée sur les données des ovins allaitants. Tout comme pour la production de semence, nous ne reviendrons pas dans cette section sur la comparaison de nos résultats avec ceux de la littérature qui a déjà été faite dans l'article 5. Nous nous attacherons plutôt à l'interprétation des résultats et leur utilisation en pratique par les CIA. Ces derniers souhaitaient avoir une hiérarchisation des facteurs de variation de la réussite de l'IA et savoir si une sélection pouvait être envisageable sur ce caractère.
Remarque : Pour chaque effet, nous reporterons sur les graphiques les résultats des ovins laitiers en plus de ceux des ovins allaitants afin de faciliter leurs comparaisons.

Facteurs de variation environnementaux La hiérarchisation des facteurs de variation en ovin allaitant est cohérente avec celle des ovins laitiers. Les quatre facteurs de variations principaux de la réussite de l'insémination sont la combinaison année-saison, l'intervalle de temps avec la mise bas précédente, l'âge de la femelle et la motilité du sperme.

– Comme pour les ovins laitiers, l'effet de la combinaison année-saison est spécifique à chaque race et on ne note pas de tendance particulière. Cet effet est composite et on ne peut établir une réelle relation de cause à effet entre celui-ci et la réussite de l'IA. De surcroît, ce facteur est commun au mâle et à la femelle. On ne peut donc pas savoir si une diminution de la probabilité de réussite de l'IA avec l'année est le fruit d'une diminution de la fertilité des femelles, de la fécondance des mâles ou des deux. Dans un modèle additif conjoint, on ne peut dissocier l'effet de l'année-saison sur la fécondance de l'effet de l'année-saison sur la fertilité femelle. Le modèle produit, présenté à la section suivante, a l'avantage de pouvoir dissocier cet effet en ces deux composantes.

– On note une diminution de la probabilité de la réussite de l'IA avec l'âge des femelles. Puisque les principaux critères de causalité sont respectés (séquence dans le temps, force de l'association, cohérence interne, reproductibilité...) c'est un facteur de variation sur lequel les centres peuvent intervenir pour sélectionner les femelles mises à la reproduction. Pour les ovins allaitants, la diminution avec l'âge des femelles a lieu dès la première année mais seulement à partir de la seconde pour les races laitières (Figure 4.2). Cette différence est peut être liée au fait que les femelles sont mises plus tôt à la reproduction dans les élevages laitiers. De ce fait, les antennaises (femelles de 1 an) laitières sont vraisemblablement en plus "mauvaise" condition corporelle que les allaitantes au moment de l'insémination.

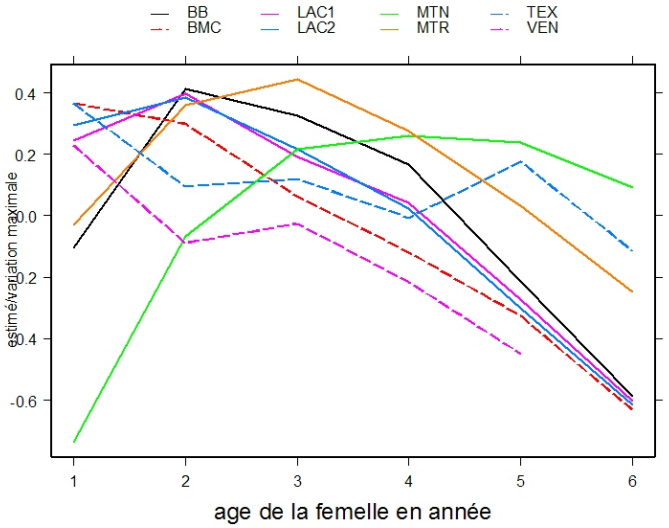


FIG. 4.2 – Effet de l'âge de la femelle sur la réussite de l'insémination

– L'intervalle de temps entre la mise bas et l'IA est primordial dans la réussite de l'insémination. Même si la tendance est moins nette qu'en ovin laitier, on note pour les ovins allaitants, une amélioration de la probabilité de réussite de l'IA lorsque l'intervalle de temps avec la mise bas précédente augmente (Figure 4.3). Là encore, il est possible de considérer ce facteur comme causal. Un intervalle de temps trop court ne permettra pas à la femelle de reconstituer ces réserves corporelles, d'où une mauvaise réussite de l'IA. Il faut tenir compte de cette information dans le choix

des femelles à mettre à l'IA.

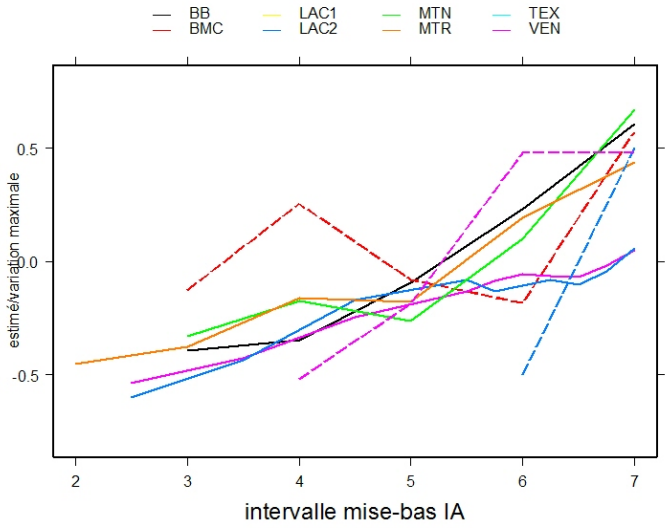


FIG. 4.3 – Effet de l'intervalle de temps mise bas-IA sur la réussite de l'insémination

– Enfin lorsque la note de motilité augmente, la probabilité de réussite de l'insémination augmente également (Figure 4.4). La motilité est une spécificité de l'éjaculat, ce qui peut expliquer pourquoi un seul effet du mâle fait partie des principaux facteurs de variation environnementaux. Si il était possible d'inclure des effets spécifiques de l'ovulation sur laquelle s'est déroulée l'IA, il y aurait peut être moins d'effets significatifs relatifs à la femelle. Néanmoins la motilité n'est en moyenne, par ordre d'importance, que le cinquième facteur de variation de la réussite de l'IA.

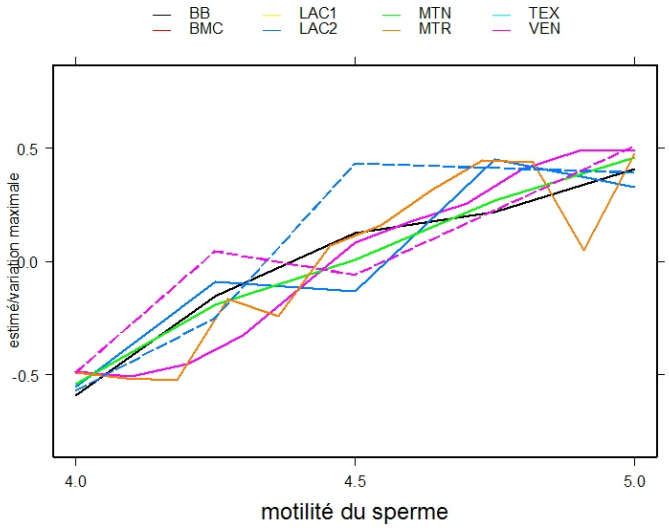


FIG. 4.4 – Effet de la motilité du sperme sur la réussite de l'insémination

– L'effet de l'opérateur d'IA a été mis en aléatoire dans le modèle, c'est pourquoi il ne faisait pas partie de la hiérarchisation des effets fixes. Néanmoins, ce dernier explique une certaine variabilité dans les résultats de l'IA dans notre étude. De plus c'est un facteur de variation reconnu dans la littérature (Anel et al. 2005 ; Donovan et al. 2004 ; Garcia-Ispierto 2007). La technicité de l'inséminateur jouerait sur le lieu de dépose de la semence. Pour certains centres tels que CDEO, l'analyse de cet effet est difficile puisqu'il existe souvent deux inséminateurs par lot d'insémination mais qu'on ne peut associer chaque insémination à chaque inséminateur. Afin de mieux analyser cet effet et pouvoir identifier les inséminateurs posant problème, nous avons recommandé à ce CIA d'enregistrer l'inséminateur correspondant à chaque insémination. Remarquons que les CIA pour lesquels la réussite de l'IA est la plus importante évalue régulièrement leurs inséminateurs. L'information sur l'opérateur d'IA n'était pas disponible en race Texel et Vendéen, l'effet n'a donc pas été inclus dans le modèle. C'est pourquoi la variabilité entre élevage*année est plus importante pour ces deux races que pour les autres où elle est calculée intra opérateur d'IA. Remarquons que la variance opérateur d'IA est nettement plus importante pour les BMC que pour les autres races (Tableau 4.2). Durant la période d'étude, un problème d'inséminateur dans ce centre avait été mis en évidence.

Tab. 4.2 – Estimation des variances des effets élevage-année, opérateur d'IA et résiduelle en ovin allaitant

	Texel	Vendéen	BMC
Elevage-année	0.023	0.047	0.009
Opérateur d'IA	-	-	0.002
résiduelle	0.22	0.20	0.23

Paramètres génétiques de la réussite de l'insémination en ovin allaitant Comme en ovins laitiers, l'héritabilité de la fécondance des mâles est très faible en ovin allaitant (pas significativement différente de 0). La répétabilité de la fécondance varie entre 0,7% et 1,1%. L'héritabilité et la répétabilité de la fertilité femelle sont cohérentes avec celles estimées en ovin laitier, à savoir une héritabilité de l'ordre de 5% et une répétabilité proche de 15% (Tableau 4.3). Deux hypothèses peuvent expliquer la faible variabilité entre mâles. La première est que la motilité, facteur intermédiaire, inclue dans le modèle absorbe une partie de la variabilité génétique existante et aurait dû être prise en compte à travers un modèle récursif. Néanmoins, l'estimation de l'héritabilité est toujours aussi faible lorsque l'on n'inclut dans le modèle que les facteurs initiaux de la production de semence. La seconde hypothèse est que la variabilité entre pouvoir fécondant des éjaculats (et donc des mâles) est masquée par la standardisation des éjaculats réalisée au moment de la préparation des paillettes. En effet, même si les éjaculats sont très différents au niveau de leur volume, leur concentration... le même nombre de spermatozoïdes à volume constant, dans le même dilueur est inséminé pour toutes les doses d'IA. On peut penser que dans des conditions naturelles, la variabilité entre mâles serait plus forte.
Vu les valeurs d'héritabilité de la fertilité femelle, l'efficacité d'une sélection sur ce caractère serait faible. Celle-ci serait à envisager en ovin laitier si, comme pour les bovins, il existait une corrélation génétique négative entre production de lait et fertilité femelle. L'estimation de cette corrélation est réalisée dans la dernière partie de ce chapitre.

Nous avons inclus un nombre important de facteurs de variation dans le modèle et pour-

Tab. 4.3 – Héritabilité et répétabilité (écart-type) de la fécondance mâle et de la fertilité femelle en ovin allaitant

		Texel	Vendéen	BMC
Fécondance	Héritabilité	0.002 (0.009)	<0.001	<0.001
mâle	Répétabilité	0.007 (0.004)	0.009 (0.004)	0.011 (0.003)
Fertilité	Héritabilité	0.073 (0.022)	0.052 (0.019)	0.060 (0.014)
femelle	Répétabilité	0.164 (0.021)	0.140 (0.024)	0.133 (0.019)

tant la résiduelle reste toujours très élevée. Ce faible pouvoir explicatif pourrait être lié au fait que le modèle n'est pas adapté aux données. dans la section suivante, nous présentons une autre approche possible à partir d'un modèle "produit".

4.3 Etude de la réussite de l'insémination selon un modèle produit conjoint

4.3.1 Introduction du modèle produit conjoint

Nous avons réalisé précédemment l'analyse de la réussite de l'insémination en considérant que le phénotype observé était dépendant de deux phénotypes non observés : la fécondance du mâle d'une part et la fertilité de la femelle d'autre part. La réussite de l'insémination étant une variable binaire, elle doit être analysée sous les hypothèses du modèle à seuil. Nous avons utilisé son approximation linéaire dans le cadre du modèle additif conjoint. Néanmoins, le modèle peut toujours s'interpréter de la manière suivante : il y a réussite de l'insémination lorsque la somme des effets génétiques et environnementaux du mâle et de la femelle dépasse un certain seuil et échec lorsque cette somme est en dessous d'un certain seuil. Ce modèle n'est pas complètement en accord avec la biologie. En effet, supposons le cas d'un mâle stérile ; il existe théoriquement, dans le modèle additif, une femelle dont la somme des effets génétiques et environnementaux permet qu'il y ait réussite de l'insémination. Pour palier à ce problème, nous avons considéré que les deux phénotypes non observés étaient des variables binaires et que l'on n'observait une réussite de l'insémination que si il y avait réussite des deux phénotypes non observés. Le modèle correspondant a ensuite été construit selon la théorie des probabilités. Ce modèle semble mieux correspondre à la biologie. Sa théorie est présentée dans l'article 6. Son application aux données des Manech tête rousse est présentée à la suite de l'article.

4.3.2 Article 6 : Product versus additive threshold models to analyze a binary trait depending on two individuals

Article soumis à Journal of animal Science

Product versus additive threshold model to analyze a binary trait depending on two individuals[1]

I. David[2], L. Bodin, A. Legarra, E. Manfredi, C. Robert-Granié

INRA UR 631, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, 31320 Castanet-Tolosan, France

[1]The authors thank the *ministère de l'Agriculture* for supporting this study in the frame of a '*BELIA* action", directed by the *ANIO* and *INRA*. They thank Wendy Brand-Williams for editing of the English language.

[2]Corresponding author: Ingrid.David@toulouse.inra.fr

ABSTRACT

For some traits (AI success, dystocia…), the phenotypic observation is a combination of environmental and genetic factors depending on several individuals. The main approach that has been proposed for studying such traits links the phenotype to a purely additive combination (on the observed scale for continuous traits or on the underlying scale for discrete traits) of environmental and genetic effects of the different individuals (called additive model). This assumption may not be suitable in some cases. For a dichotomous trait dependent on two individuals, we propose another model (product threshold model) that supposes that the observed phenotype is the product of two unobserved phenotypes, one for each individual. We developed an algorithm that fits the product threshold model and show that it is feasible and provides good estimations of the parameters. We showed that fitting an additive threshold model to data that are simulated under a product threshold model, provided biased genetic estimates especially for high breeding values. Another main advantage of the product threshold model is that, in contrast to the additive model, it is able to separately estimate fixed effects for each of the two unobserved phenotypes.

Key word: additive, product, threshold model

INTRODUCTION

For several traits in quantitative genetics, the phenotypic observation is due to interaction among individuals. For instance, early growth depends on maternal and direct effects (Maria et al., 1992). AI success is the association between service male fecundancy and female fertility (David et al., 2007). For traits depending on several individuals, the main approach that has been proposed model the observed phenotype (for continuous trait), or the underlying variable (for binary traits analyze under the threshold model assumption), as the sum of environmental and genetic effects of the different interacting individuals (Bijma et al., 2007; Wilham, 1963). In some cases, these models give surprising results, especially for the correlation between maternal and direct genetic effects (Koerhuis and Thompson, 1997; Robinson, 1996). Some authors have pointed out that the combination of the different sources of variation may not be purely additive (on the observed or underlying scale). For instance, for studying reproduction, Speirs et al. (1983) proposed a model in which the number of observed embryo implantations is the product of the number of viable embryos and the receptivity of the uterus (product model). For binary traits, Zhou and Weinberg (1996) consider that the probability of conception for a menstrual cycle is the product of the probability that the cycle is viable and the probability that conception would occur (product threshold model). The product combination is biologically more natural and easy to understand for binary traits. Therefore, based on a dichotomous trait depending on two individuals, the purposes of this paper were 1) to present the theory of the product threshold model in a genetic context, 2) to examine, with illustrations, the feasibility of this model.

MATERIALS AND METHODS

Methods

Background: linear additive model for a continuous trait depending on two individuals, Statistical methodology for studying a quantitative genetic trait dependent on several individuals has already been developed under the assumption of the additive model (Bijma et al., 2007; Wilham, 1963). To define the notations that will be used in this article, we recall the corresponding theory. For a phenotype dependent on two individuals $\{i,j\}$, it consists in considering the observed phenotypic value, P_{ij} as the sum of two unobserved phenotypic effects: a direct effect ($P_{D,i}$) of individual *i* and an associative effect ($P_{S,j}$) of the associated individual *j*:

$$P_{ij} = P_{D,i} + P_{S,j} \tag{1.1}$$

Phenotypic direct and associative effects can be both decomposed into a heritable component, referred to as the genetic breeding value (A), and a nonheritable environmental component (E). $P_{ij} = A_{D,i} + E_{D,i} + A_{S,j} + E_{S,j}$. $A_{D,i}$ is the direct breeding value (DBV) and $A_{S,j}$ is the associative breeding value (SBV) which are generally genetically distinct traits. In matrix notation, the corresponding statistical animal model is the following:

$$\boldsymbol{l} = \boldsymbol{X}\boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{Z_D}\boldsymbol{a_D} + \boldsymbol{Z_S}\boldsymbol{a_S} + \boldsymbol{\varepsilon} \tag{1.2}$$

where $\boldsymbol{l} = \{l_{ij}\}$ is the vector of observed phenotypes, $\boldsymbol{\beta}$ is a vector of fixed effects, with incidence matrix $\boldsymbol{X}$. $\boldsymbol{a_D}$ and $\boldsymbol{a_S}$ are vectors of DBV and SBV (of the size of the number of animals in the pedigree), with incidence matrices $\boldsymbol{Z_D}$ and $\boldsymbol{Z_S}$, respectively. $\begin{bmatrix} a_D \\ a_S \end{bmatrix} \sim N\left(\begin{matrix}0\\0\end{matrix}, \begin{bmatrix} \sigma^2_{A_D} & \sigma_{A_{DS}} \\ \sigma_{A_{DS}} & \sigma^2_{A_S} \end{bmatrix} \otimes A\right)$ where A is the numerator relationship matrix and $\otimes$

represents the Kronecker product. The residuals ε are independent and identically distributed (i.i.d.) with variance σ_ε^2.

Threshold models for a binary trait depending on two individuals For dichotomous traits, the non normality of the observed phenotype P_{ij}^* is taken into account using generalized linear mixed model assumptions. The most used approach considers the same linear predictor as in the linear mixed model and associates a *probit* link function (Averill et al., 2004; Donoghue et al., 2004):

$$\Pr(P_{ij}^* = 1) = \Phi(A_{D,i} + E_{D,i} + A_{S,j} + E_{S,j})$$

where $\Pr(P_{ij}^* = 1)$ is the probability of success for the couple $\{i,j\}$ and Φ is the standard cumulative density function of the normal distribution. This model is called the additive threshold model. It is equivalent, under the threshold model theory (Gianola, 1982; Wright, 1934) to:

$$P_{ij}^* = \begin{cases} 1 \text{ if } l_{ij} > T \\ 0 \text{ if } l_{ij} \le T \end{cases}$$

where T is a threshold value and l_{ij} an underlying variable linked to the environmental and genetic effect as in the model (1.2).

If we consider that the two unobserved phenotypes are also dichotomous traits ($P_{D,i}^*$, $P_{S,j}^*$), such as $\Pr(P_{D,i}^* = 1) = \Phi\left(A_{D,i} + E_{D,i}\right)$ and $\Pr(P_{S,j}^* = 1) = \Phi\left(A_{S,j} + E_{S,j}\right)$; the relationship between the probability of success for the unobserved phenotypes and the observed phenotype is not obvious in this model. If we use the *logit* link function (approximation of the *probit* link function), this model supposes that the odds of success for the observed phenotype is the product of the odds of success for the two unobserved phenotypes:

$$\frac{\Pr(P_{ij}^* = 1)}{1 - \Pr(P_{ij}^* = 1)} = \frac{\Pr(P_{D,i}^* = 1)}{1 - \Pr(P_{D,i}^* = 1)} \times \frac{\Pr(P_{S,j}^* = 1)}{1 - \Pr(P_{S,j}^* = 1)}$$

which is not easily interpretable.

A more intuitive way to link observed and unobserved phenotypes in case of dichotomous traits is to consider that a success is observed only if there is a success for the two unobserved phenotypes: $P_{ij}^* = P_{D,i}^* \times P_{S,j}^*$. If the probability of success for the two unobserved phenotypes are independent, then

$$\begin{aligned} \Pr(P_{ij}^* = 1) &= \Pr(P_{D,i}^* = 1) \times \Pr(P_{S,j}^* = 1) \\ &= \Phi\left(A_{D,i} + E_{D,i}\right) \times \Phi\left(A_{S,j} + E_{S,j}\right) \end{aligned} \qquad (1.3)$$

According to the classical threshold model theory, this product threshold model is equivalent to:

$$P_{ij}^* = \begin{cases} 1 \text{ if } P_{D,i}^* = 1 \text{ and } P_{S,j}^* = 1 \\ 0 \text{ elsewhere} \end{cases}$$

where $P_{D,i}^*$ and $P_{S,j}^*$ are related to two underlying continuous variables, *m* and *n* respectively

$$P_{D,i}^* = \begin{cases} 1 \text{ if } m > T_m \\ 0 \text{ if } m \le T_m \end{cases} \text{ and } P_{S,j}^* = \begin{cases} 1 \text{ if } n > T_n \\ 0 \text{ if } n \le T_n \end{cases}$$

where T_m and T_n are the threshold values for *m* and *n*, respectively.

$$m = X_D\beta_D + Z_D a_D + \varepsilon_m \qquad (1.4)$$

and

$$n = X_S\beta_S + Z_S a_S + \varepsilon_n \qquad (1.5)$$

where notations and distribution of the genetic effects are the same as in (1.2). β_D and β_S are vectors of fixed effects, with incidence matrices Z_D and Z_S linking unobserved direct and associative phenotypes on fixed effects, respectively. $\varepsilon_m, \varepsilon_n$ are the residuals i.i.d. with variances $\sigma^2_{\varepsilon_m}$ and $\sigma^2_{\varepsilon_n}$, respectively.

On the contrary to the additive threshold model, the interpretation of unobserved phenotypes is straightforward in the product threshold model. For instance, in the study of AI success if individual *i* is the female, $\Pr(P^*_{S,j} = 1)$ is the chance that the male produces a sperm capable of progressive motility in the female's reproductive tract and fertilization of the ovum if the female ovulation cycle is viable. Inversely, $\Pr(P^*_{D,i} = 1)$ is the chance that the female ovulation cycle is viable (release of a viable ovum, retrieval by the oviduct, safe transport to the uterus and a uterine lining receptive to implantation) given that the sperm is fecundant.

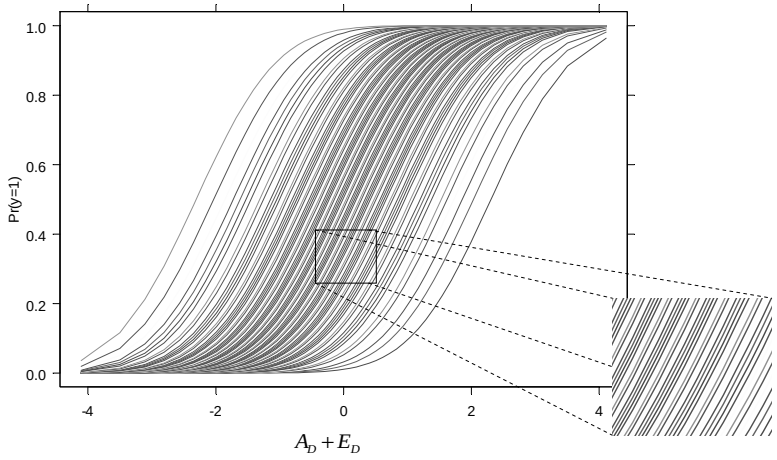


Figure 1 : Theoretical evolution of the probability of success for a couple under the assumption of the threshold additive model $\Pr(P^*_{ij} = 1) = \Phi\left(A_{D,i} + E_{D,i} + A_{S,j} + E_{S,j}\right)$, in relation to change of Direct value $\delta_{D,i} = A_{D,i} + E_{D,i}$, with one line for each Associative value $\delta_{S,j} = A_{S,j} + E_{S,j}$.

Product and additive threshold models support different biological assumptions. Figures 1 and 2 represent for the additive and product threshold models, variations of $\Pr(P_{ij} = 1)$ with $\delta_{D,i} = A_{D,i} + E_{D,i}$, one curve for each given $\delta_{S,j} = A_{S,j} + E_{S,j}$. In the additive threshold model, the probability of success $\Pr(P_{ij} = 1)$ can reach very high values as soon as $\delta_{D,i}$ is sufficiently high in comparison to $\delta_{S,j}$. In contrast to the product threshold model, the increase of $\Pr(P_{ij} = 1)$ with $\delta_{D,i}$ is penalized by the value of $\delta_{S,j}$ and reaches a maximum value that is generally lower than one. This assumption is more realistic in some cases. For instance, a sterile female will never give birth even if she mates extremely high fertile males (which might happen in the additive threshold model). This case corresponds to the evolution of the lowest lines in the Figure 1 and 2. For intermediate $\delta_{D,i}$ and $\delta_{S,j}$, evolution of $\Pr(P_{ij} = 1)$ for

different $\delta_{S,j}$ values when $\delta_{D,i}$ increases are similar and independent of $\delta_{S,j}$ values in the additive threshold model. In the product threshold model these changes of probability of success depend on the values of $\delta_{S,j}$ and increase faster for higher $\delta_{S,j}$. However for low $\delta_{D,i}$ and $\delta_{S,j}$ models appear quite similar, since in this case the odds ratio is close to the relative risk.

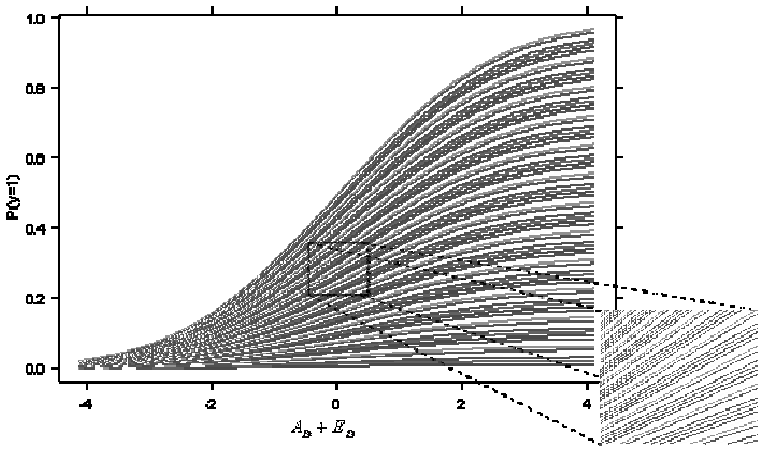


Figure 2 : Theoretical evolution of the probability of success for a couple under the assumption of the threshold product model $\Pr(P_{ij}^* = 1) = \Phi\left(A_{D,i} + E_{D,i}\right) \times \Phi\left(A_{S,j} + E_{S,j}\right)$, in relation to change of Direct value $\delta_{D,i} = A_{D,i} + E_{D,i}$, with one line for each Associative value $\delta_{S,j} = A_{S,j} + E_{S,j}$.

Heritabilities, In the additive threshold model, the total variance of the underlying variate *l* is $\sigma_l^2 = \sigma_{A_D}^2 + \sigma_{A_S}^2 + \sigma_\varepsilon^2 + 2r\sigma_{A_{DS}}$ where *r* denotes the additive genetic relationship between associates in a couple. For instance in the study of maternal effect, *r*=1/2. The heritability of direct and associative effects on the underlying scale are then $h_{A_{D(x-scale)}}^2 = \frac{\sigma_{A_D}^2}{\sigma_l^2}$ and $h_{A_{S(x-scale)}}^2 = \frac{\sigma_{A_S}^2}{\sigma_l^2}$, respectively. An approximate transformation of these heritabilities to the observed scale (p-scale) is obtained by multiplying each heritability by $z^2 \Big/ \left(\Pr(P^* = 1)\left(1 - \Pr(P^* = 1)\right)\right)$ where *z* is the ordinate of a standard normal density function corresponding to a threshold= $\Phi^{-1}\left(\Pr(P^* = 1)\right)$ (Dempster and Lerner, 1950).

In contrast to the additive threshold model, it is possible to estimate the heritabilities of the unobservable individual phenotypes P_D^* and P_S^* in the product threshold model: $h_{P_{D(x-scale)}}^2 = \frac{\sigma_{A_D}^2}{\sigma_{A_D}^2 + \sigma_{\varepsilon_m}^2}$ and $h_{P_{S(x-scale)}}^2 = \frac{\sigma_{A_S}^2}{\sigma_{A_S}^2 + \sigma_{\varepsilon_n}^2}$ on the underlying scale. The genetic variances on the observed scale (p-scale) are equal to the following: $\sigma_{A_{D(p-scale)}}^2 = z_{P_D}^2 h_{P_{D(x-scale)}}^2$ and $\sigma_{A_{S(p-scale)}}^2 = z_{P_S}^2 h_{P_{S(x-scale)}}^2$ (Dempster and Lerner, 1950) for the direct and associate genetic effect, respectively; where z_{P_D} and z_{P_S} are the ordinate of a standard normal density function corresponding to a threshold equal to $\Phi^{-1}\left(\Pr(P_D^* = 1)\right)$ and $\Phi^{-1}\left(\Pr(P_S^* = 1)\right)$, respectively.

Therefore, the heritabilities of direct and associative effects are $h^2_{A_{D(p-scale)}} = h^2_{P_{D(x-scale)}} \times z^2_{P_D} \Big/ \Big(\Pr(P^* = 1)\big(1-\Pr(P^* = 1)\big)\Big)$ and $h^2_{A_{S(p-scale)}} = h^2_{P_{S(x-scale)}} \times z^2_{P_S} \Big/ \Big(\Pr(P^* = 1)\big(1-\Pr(P^* = 1)\big)\Big)$ on the observed scale, respectively. Since P^*_D and P^*_S are unobservable, one has to estimate $\Pr(P^*_D = 1)$ and $\Pr(P^*_S = 1)$.

Parameter estimation, Parameter estimation methods in the additive threshold model are well known (Gianola and Foulley, 1983; Gilmour et al., 1985; Harville and Mee, 1984; Hoeschele and Tier, 1995; Moreno et al., 1997) and will not be presented. Parameter estimations in the product threshold model can be easily obtained using Gibbs sampling with a modification of the data augmentation algorithm described in Sorensen *et al.* (1995). The details are described in the Appendix.

Table 1: Description of simulated designs

	Design 1	Design 2	Design 3	Design 4
Number of dam	200	200	200	2000
Number of individuals *i*	400	400	400	4000
Number of individual *j*	200	200	200	200
$\sigma^2_{A_D}$	1	0.05	0.05	0.36
$\sigma^2_{A_S}$	0.25	0.25	0.25	0.25
$r(u_D, u_S)$	0.3	0	0.3	0.3
Type of design	balanced	balanced	unbalanced	unbalanced
$\Pr(P_D = 1)$[1]	0.72	0.76	0.76	0.75
$\Pr(P_S = 1)$[1]	0.71	0.72	0.72	0.73
$\Pr(P = 1)$[1]	0.49	0.53	0.53	0.53

[1] probability computed using the simulated data

Illustrations

A study with four different simulated designs (Table 1) was performed to illustrate the feasibility of the product threshold model. The base population consisted of 60 unrelated sires and 200 or 2000 unrelated dams without records. Sires were randomly mated to dams to generate 600 or 4200 progeny. DBV and SBV for the sire and dam were generated using the bivariate normal distribution corresponding to the design (Table 1). Genetic values of the progeny were sampled as the mean of sire and dam genetic values plus the Mendelian sampling. Part of the progeny was randomly assigned to have an unobserved direct phenotype (400 or 4000 individuals *i*), whereas the other part was considered to have an associative unobserved phenotype (200 individuals *j*). The observed phenotypes, resulting in the association of individuals *i* and *j*, were generated according to the product threshold model. The underlying *m* and *n* values were generated for each couple using equations (1.4) and (1.5). Two fixed effects were included in the model. The first effect f_1 was a cross-classified effect with three levels that affected both direct and associative unobserved phenotypes. The second effect f_2 was a cross-classified effect with two levels affecting associative unobserved phenotype only. $\beta'_D = [0, 1.5, 1]$ and $\beta'_S = [0, -1.5, 0.5, 0, 2]$ where the three first elements in β_S corresponded to the effect of f_1 and the two second to the effect of f_2. Levels of the fixed

effects were randomly assigned to each couple with equal probability for each level. We fixed $\sigma^2_{\varepsilon_m} = \sigma^2_{\varepsilon_n} = 1$ and assigned randomly ε_m and ε_n to each couple. P^*_D, P^*_S and P^* were generated as follows: $P^*_D = 1$ if $m > T_m$, $P^*_D = 0$ otherwise; $P^*_S = 1$ if $n > T_n$, $P^*_S = 0$ otherwise and $P^* = P^*_D \times P^*_S$. Values of T_m and T_n were chosen in each design so that the probability of success for the observed phenotype was close to 50%.

The first two designs have perfect balanced data: each of the 200 individuals *i* was associated to each of the 200 individuals *j*. The first design supposed a high variance for direct genetic effect and a medium variance for associative genetic effect while the second supposed a very small variance for the direct genetic effect. In the third design, there was unbalanced data with a small variance for the direct genetic effect. In the fourth design, few observations per individual *i* were considered with medium variances for direct and associative effects.

Each design was analyzed using two models.

Model 1 (product threshold model) P^* was analyzed using the product threshold model after modifications of the TM program developed to analyze dichotomous traits using Gibbs sampling (Andrés Legarra, INRA-SAGA, France, personal communication).

Model 2 (additive threshold model) P^* was analyzed using the additive threshold model with the ASReml software (Gilmour et al., 2002).

In model 1, the Gibbs sampler analysis was carried out through one chain of 100000 iterations. After discarding the first 1000 iterations, samples of the parameters of interest were saved every one hundred iterations.

Table 2: Variance components estimated with the additive and product threshold models for the different designs. (Credibility interval in square brackets, standard error in brackets)

		$\sigma^2_{A_D}$	$\sigma^2_{A_S}$	$r(u_D, u_S)$	$h^2_{D_{(p-scale)}}$	$h^2_{S_{(p-scale)}}$
Design 1[1]	Simulated data	1.00	0.25	0.30	0.20	0.08
	Product threshold model	1.07 [0.94,1.22]	0.26 [0.22,0.31]	0.02 [-0.29,0.32]	0.21 [0.20,0.23]	0.08 [0.07,0.09]
	Additive threshold model	0.34 (0.02)	0.05 (0.01)	0.03	0.16 (0.02)	0.03 (<0.01)
Design 2[2]	Simulated data	0.05	0.25	0.00	0.02	0.09
	Product threshold model	0.06 [0.047,0.066]	0.26 [0.22,0.31]	-0.11 [-0.42,0.21]	0.02 [0.02,0.02	0.09 [0.08,0.11]
	Additive threshold model	0.02 (<0.01)	0.05 (0.01).	-0.11	0.01 (<0.01)	0.03 (<0.01)
Design 3[2]	Simulated data	0.05	0.25	0.00	0.02	0.09
	Product threshold model	0.06 [0.05,0.07]	0.26 [0.21,0.33]	0.06 [-0.28,0.40	0.02 [0.02,0.02]	0.09 [0.08,0.11]
	Additive threshold model	0.02 (<0.01)	0.05 (<0.01)	0.05	0.01 (<0.01)	0.03 (<0.01)
Design 4[3]	Simulated data	0.36	0.25	0.30	0.11	0.09
	Product threshold model	0.37 [0.32,0.41]	0.25 [0.21,0.29]	0.21 [0.00,0.41]	0.11 [0.10,0.12]	0.08 [0.07,0.10]
	Additive threshold model	0.08 (<0.01)	0.04 (<0.01)	0.14	0.05 (<0.01)	0.02 (<0.01)

[1]200 individual *i*, 400 individuals *j*, balanced data [2] 200 individual *i*, 400 individuals *j*, unbalanced data [3]200 individual *i*, 4000 individuals *j*, unbalanced data

Table 3: Fixed effects estimated with the additive threshold and product threshold models for the different designs. (Credibility interval in square brackets)

	Fixed effects	f_1				f_2
	Contrast	Level 2-Level 1		Level 3-Level 2		Level 2-Level 1
		direct	associative	direct	associative	associative
	Simulated data	1.50	-1.50	1.00	0.50	2.00
Design 1[1]	Product threshold model	1.50 [1.45,1.55]	-1.46 [-1.51,-1.41]	1.00 [0.97,1.03]	0.55 [0.50,0.60]	2.00 [1.96,2.04]
	Additive threshold model[5]	0.03		0.90		0.94
Design 2[2]	Product threshold model	1.53 [1.43,1.63]	-1.49 [-1.54,-1.43]	1.00 [0.97,1.03]	0.54 [0.48,0.60]	1.98 [1.93,2.03]
	Additive threshold model[5]	0.12		1.02		0.91
Design 3[3]	Product threshold model	1.48 [1.39,1.58]	-1.49 [-1.54,-1.43]	1.00 [0.97,1.02]	0.51 [0.45,0.57]	2.00 [1.95,2.05]
	Additive threshold model[5]	0.11		1.00		0.92
Design 4[4]	Product threshold model	1.55 [1.47,1.63]	-1.46 [-1.52,-1.41]	1.01 [0.97,1.04]	0.53 [0.47,0.60]	1.99 [1.94,2.04]
	Additive threshold model[5]	0.22		0.94		0.89

[1]200 individual *i*, 400 individuals *j*, balanced data, high direct genetic variance
[2] 200 individual *i*, 400 individuals *j*, balanced data, small direct genetic variance
[3]200 individual *i*, 400 individuals *j*, unbalanced data, small direct genetic variance
[4]200 individual *i*, 4000 individuals *j*, unbalanced data, medium direct genetic variance
[5]All standard errors are less than 0.01

RESULTS

Whatever the design, parameter estimations obtained with the product threshold model were, except genetic correlation in design 1, in accordance with the simulated data (Table 2 and 3). In all designs, the heritabilities obtained with the additive threshold model were underestimated comparing to true values, while genetic correlation estimates were in accordance with the results obtained with the product threshold model. Fixed effect estimates with product and additive threshold models did not have the same interpretation and cannot be properly compared. Nevertheless, we noticed that, except for level 3 of effect f_1, estimates of fixed effect in the additive threshold model tended to be the average between the true direct and associative effects.

Correlation between true and predicted direct or associative breeding values was higher for the product threshold than for the additive threshold model (Table 4) in all designs. The plot of EBV between the true and product threshold model did not show any trend (Figures not shown) whereas there was an underestimation of the highest breeding values in the additive model (Figure 3).

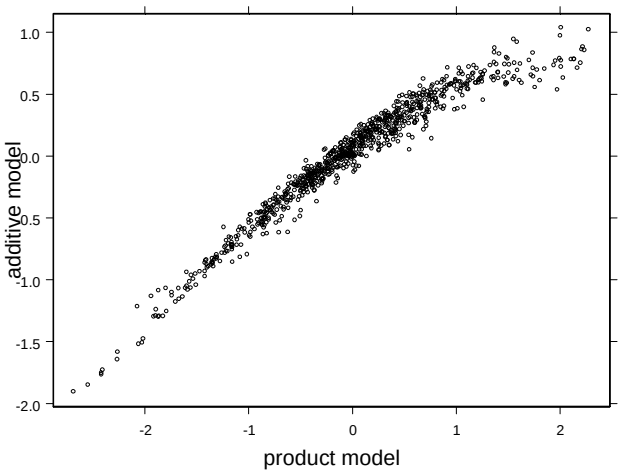


Figure 3: Relationship between DBV obtained with product and additive threshold models in design 1 (200 individual *i*, 400 individuals *j*, balanced data, high direct genetic variance).

Table 4: Correlations between breeding values of animals having observations obtained with the different models (direct breeding values / associative breeding values)

		Simulated data	Product threshold model
Design 1[1]	Additive threshold model	0.91 / 0.88	0.93 / 0.95
	Product threshold model	0.96 / 0.94	
Design 2[2]	Additive threshold model	0.84 / 0.91	0.97 / 0.98
	Product threshold model	0.85 / 0.94	
Design 3[3]	Additive threshold model	0.84 / 0.81	0.97 / 0.97
	Product threshold model	0.87 / 0.86	
Design 4[4]	Additive threshold model	0.63 / 0.94	0.96 / 0.98
	Product threshold model	0.65 / 0.97	

[1]200 individual *i*, 400 individuals *j*, balanced data, high direct genetic variance
[2] 200 individual *i*, 400 individuals *j*, balanced data, small direct genetic variance
[3]200 individual *i*, 400 individuals *j*, unbalanced data, small direct genetic variance
[4]200 individual *i*, 4000 individuals *j*, unbalanced data, medium direct genetic variance

DISCUSSION

The product threshold model that has been developed supposes we observe a success for P^* when there is a success for P_D^* and P_S^*. The modification of the development when the success for P^* occurs when there is a success for P_D^* or P_S^* is straightforward. We showed that this model is easy to implement and efficient for two independent events, however when they are not independent then $\Pr(P_{ij}^* = 1) = \Pr(P_{D,i}^* = 1 \mid P_{S,j}^* = 1) \times \Pr(P_{S,j}^* = 1)$. In this case, the expression of conditional probabilities in relation with genetic and environmental factors is not trivial and needs further investigations.

This model was proposed to analyze a threshold trait dependent on two individuals, but a similar reasoning applies in the case of more than 2 individuals. Depending on the biological assumptions postulated for the trait considered, it is possible to imagine different product threshold models for a trait dependent on *n* individuals.

The linear approximation of the additive threshold model has been widely studied in the literature (Meijering and Gianola, 1985; Ramirez-Valverde et al., 2001). This aproximation is possible when the incidence of the binary response is between 25 and 75 %, when there are sufficient (>50) progeny records per sire and when the incidence is lowly variable among subclasses of data defined by fixed effects. Under this approximation the evolution of $\Pr(P^*=1)$ with $\delta_D = A_D + E_D$ and $\delta_S = A_S + E_S$ is represented by parallel lines (zoom in Figure 1). In the product threshold model, a linear approximation can be made for P^* if we are in good conditions to do a linear approximation for P_D^* and P_S^*. Suppose that $\Pr(P_{D,i}^*=1) \simeq C_1 + \delta_{D_i}$, $\Pr(P_{s_j}^*=1) \simeq C_2 + \delta_{S_j}$ where C_1 and C_2 are constants. Therefore, $\Pr(P_{ij}^*=1) \simeq (C_2+\delta_{S_j})\times(C_1+\delta_{D_i}) = C_{3_j} + C_{2j}\delta_{D_i}$ with $C_{2_j} = C_2 + \delta_{S_j}$ and $C_{3_j} = C_2C_1 + C_1\delta_{S_j}$. Thus, the evolution of $\Pr(P^*=1)$ with δ_D is linear for each value of δ_S, slope and intercept increase with an increasing value of δ_D and vice versa.

If there is a small variability in $\Pr(P_D^*=1)$ or $\Pr(P_S^*=1)$, that is high or low probability, there will be a small change in the slope of the curve with increasing δ_S or δ_D and the additive threshold model will be suitable for fitting the data.
It is well known that the additive threshold model can produce biased estimations when the amount of data per fixed effect is small (extreme case problem (Misztal et al., 1989; Moreno et al., 1997)). This risk increases in the product threshold model where the probabilities of success of the unobserved phenotypes are in essence higher than the probability of success of each observed phenotype. Furthermore, since P_D^* and P_S^* are unobservable, there is no possibility to investigate *a priori* this kind of problem.

We considered the case where the observed phenotype is binary because the product threshold model is intuitive in that case: the probability of success for a couple is the product of the probabilities of success for each individual in the couple. An identical approach can be proposed for other kinds of traits:

$$P = P_D \times P_S$$

$$P = g_1\left(A_{D,i} + E_{D,i}\right) \times g_2\left(A_{S,j} + E_{S,j}\right)$$

where g_1 and g_2 are the appropriate functions linking direct and associative phenotypes to their specific genetic and environmental factors, respectively. For instance, body weight before weaning can be viewed as the product of the quantity of energy provided by the mother (milk yield) by a function of the genetic and environmental factors of the progeny (modified Gompertz growth curve (Meyer, 1995)).

The objectives of the illustrations were to investigate if the product threshold model is feasible and to evaluate the importance of the bias due to a wrong additive threshold model whereas observations come from a product threshold model. Even if we investigated different designs (balanced, unbalanced data, low medium high variances, low and medium correlation, a little or a lot of information per individual); the illustrations only correspond to a few of the possible data designs. Furthermore, due to a long computing time, there were no repetitions for each design. Therefore further investigations are needed to evaluate the complete properties of the product threshold model. Nevertheless, we obtained similar results for simulations with some repetitions and less observations (8 000 records).

The product threshold model has the advantage to get more information from the data than the additive threshold model. It is able to estimate the effect of an environmental factor on the direct and associative unobserved phenotypes whereas the additive threshold model only allows estimating a global effect for the observed phenotype. The illustration results show that the additive threshold model tended to temperate the effect of a factor by combining effect on the direct and associative phenotype. The second level of f_1 is not considered to be highly different from its first level in the additive threshold model, while it has a positive effect on the direct phenotype and negative on the associative phenotype. Therefore, strategies to improve P^* may be different in the two models. For instance, AI success declines with time in some species (Mackey et al., 2007). In species where fresh semen is used, a product model would estimate the effect of the year on the male and female fertility separately and then identify which sex is responsible for the decline. Consequently, investigations to understand the problem will be focused on this sex.

A possible explanation of the bad genetic correlation estimate in design1 is the particularity of the sampling. To confirm this assumption, we fitted a multiple trait model on data of design 1 (supposing that P_D^* and P_S^* were observed). This model provides the best estimation of the parameters that we can attempt from the data and we obtained the same genetic correlation estimate as the product threshold model. Similarly, we compared breeding values obtained with the product threshold model and the multiple trait model. Correlations between these breeding values were higher than 0.95 in all cases.

If biological reality is best fitted by the product threshold model, we have shown that using an additive threshold model underestimate the highest breeding values. In this context, the choice of the best and more important animals in a selection program might not be optimal. However, more simulations analysed with both models are needed to best evaluate the corresponding bias.

IMPLICATIONS

Results show that a dichotomous variable depending on two individuals may be viewed as the product combination of two unobserved binary variables, one specific to each individual. A similar approach might be considered for other kinds of variables. This model is easy to implement. It has the advantage of separating an effect into two components, one specific to each individual that extracts much more information from the data. We showed that a wrong additive threshold model leads to biased heritabilities and estimated breeding values. Analysis of artificial insemination in sheep is undertaken with this methodology.

APPENDIX

The threshold model is easy to implement using Gibbs sampling and data augmentation. In the case of the classical additive threshold model, the idea is to sample the underlying variable from its conditional posterior distribution. The next step is to sample each parameter from its conditional posterior distribution, with the underlying variable replacing the observed data, which is the same as for the linear model (Sorensen et al., 1995).

In the additive threshold model, the conditional posterior distribution of the underlying variable is proportional to a truncated normal distribution, on the left if *P*=1 and on the right otherwise.

Implementation of the product threshold model can be done using the same approach and a supplementary step which is the sample of $P_{D,i}$ and $P_{S,j}$. Consider the following notation,

$$\Pr(P_{D,i}=1)=\Phi\left(w_i'\theta_D\right) \text{ and } \Pr(P_{S,j}=1)=\Phi\left(w_j'\theta_S\right)$$

where $P_{D,i}$ and $P_{S,j}$ are the unobserved phenotypes, θ_D' and θ_S' are the vectors of parameters for direct and associative phenotypes, respectively; w_i' and w_j' are row incidence matrices linking θ_D' and θ_S' to the unobserved phenotypes. $P_{D,i}$ and $P_{S,j}$ are sampled in the n^{th} step of the Gibbs sampling in their joint conditional distribution.

if $P_{ij}=1$ then $P_{D,i}=1$ and $P_{S,j}=1$

if $P_{ij}=0$ then $\Pr(P_{D,i}^n=1, P_{S,j}^n=1 \mid P_{ij}=0, \theta_D^{n-1}, \theta_S^{n-1})=0$

$$\Pr(P_{D,i}^n=0, P_{S,j}^n=1 \mid P_{ij}=0, \theta_D^{n-1}, \theta_S^{n-1})=\left(1-\Phi\left(w_i'\theta_D^{n-1}\right)\right)\times\Phi\left(w_j'\theta_S^{n-1}\right)\Big/P_t \quad \text{wher}$$

$$\Pr(P_{D,i}^n=1, P_{S,j}^n=0 \mid P_{ij}=0, \theta_D^{n-1}, \theta_S^{n-1})=\Phi\left(w_i'\theta_D^{n-1}\right)\times\left(1-\Phi\left(w_j'\theta_S^{n-1}\right)\right)\Big/P_t$$

$$\Pr(P_{D,i}^n=0, P_{S,j}^n=0 \mid P_{ij}=0, \theta_D^{n-1}, \theta_S^{n-1})=\left(1-\Phi\left(w_i'\theta_D^{n-1}\right)\right)\times\left(1-\Phi\left(w_j'\theta_S^{n-1}\right)\right)\Big/P_t$$

e $P_t=1-\Phi\left(w_i'\theta_D^{n-1}\right)\times\Phi\left(w_j'\theta_S^{n-1}\right)$. Given $P_{D,i}$ and $P_{S,j}$, parameter sampling is identical to the additive model considering $P_{D,i}$ and $P_{S,j}$ as the data. We add this supplementary step to the TM program developed by Andrés Legarra (INRA-SAGA, France, personal communication).

LITERATURE CITED

Averill, T. A., R. Rekaya, and K. Weigel. 2004. Genetic analysis of male and female fertility using longitudinal binary data. J. Dairy Sci. 87: 3947-3952.

Bijma, P., W. M. Muir, A. M. Johan, and J. A. M. van Arendonk. 2007. Multilevel selection 1: Quantitative genetics of inheritance and response to selection. Genetics 175: 277-288.

David, I. et al. 2007. Genetic analysis of male and female fertility after ai in sheep: Comparison of single trait and joint models. J. Dairy Sci. 90: 3917-3923.

Dempster, E. R., and I. M. Lerner. 1950. Heritability of threshold characters. Genetics 35: 212-236.

Donoghue, K. A., R. Rekaya, J. K. Bertrand, and I. Misztal. 2004. Threshold-linear analysis of measures of fertility in artificial insemination data and days to calving in beef cattle. J. Anim. Sci. 82: 987-993.

Gianola, D. 1982. Theory and analysis of threshold characters. J. Anim. Sci. 54: 1079-1096.

Gianola, D., and J. L. Foulley. 1983. Sire evaluation for ordered categorical data with a treshold model. Gen. Sel. Evol. 15: 201-224.

Gilmour, A. R., R. D. Anderson, and A. C. Rae. 1985. The analysis of binomial data by a generalized linear mixed model. Biometrika 72: 593-599.

Gilmour, A. R., B. J. Gogel, B. R. Cullis, S. J. Welham, and R. Thompson. 2002. Asreml user guide release 1.0. In: V. I. Ltd (ed.).

Harville, D., and R. Mee. 1984. A mixed-model procedure for analyzing ordered categorical data. Biometrics 40: 393-408.

Hoeschele, I., and B. Tier. 1995. Estimation of variance components of threshold characters by marginal posterior modes and means via gibbs sampling. Genet. Sel. Evol. 27: 519-540.

Koerhuis, A. N. M., and R. Thompson. 1997. Models to estimate maternal effects for juvenil body weight in broiler chickens. Gen. Sel. Evol. 29: 225-249.

Mackey, D. R., A. W. Gordon, M. A. McCoy, M. Verner, and C. S. Mayne. 2007. Associations between genetic merit for milk production and animal parameters and the fertility performance of dairy cows. Animal 1: 29.

Maria, G. A., K. G. Boldman, and L. D. Van Vleck. 1992. Estimates of variances due to direct and maternal effects for growth traits of romanov sheep. J. Anim. Sci. 71: 845-849.

Meijering, A., and D. Gianola. 1985. Linear versus nonlinear methods of sire evaluation for categorical traits: A simulation study. Genet. Sel. Evol. 17: 115-131.

Meyer, K. 1995. Estimates of genetic parameters for mature weight of australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. Livest. Prod. Sci. 44: 125-137.

Misztal, I., D. Gianola, and J. L. Foulley. 1989. Computing aspects of a nonlinear method of sire evaluation for categorical data. J. Dairy Sci. 72: 1557-1568.

Moreno, C., D. Sorensen, L. A. Garcia-cortes, L. Varona, and J. Altarriba. 1997. On biased inferences about variance components in the binary threshold model. Gen. sel. Evol. 29: 145-160.

Ramirez-Valverde, R., I. Misztal, and J. K. Bertrand. 2001. Comparison of threshold vs linear and animal vs sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. J. Anim. Sci. 79: 333-338.

Robinson, D. L. 1996. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of australian angus cattle. Livest. Prod. Sci. 45: 1-11.

Sorensen, D., S. Andersen, D. Gianola, and I. Korsgaard. 1995. Bayesian inference in threshold models using gibbs sampling. Gen. Sel. Evol. 27: 229-249.

Speirs, A. L., A. Lopata, M. J. Grnow, G. N. Kellow, and W. I. H. Johnston. 1983. Analysis of the benefits and risks of multiple embryo transfer. Fertility and Sterility 39: 468-471.

Wilham, R. L. 1963. The covariance between relatives for characters composed of components contributes by related individuals. Biometrics 19: 18-27.

Wright, S. 1934. An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. Genetics 19: 506-536.

Zhou, H., and C. R. Weinberg. 1996. Modeling conception as an aggregated bernouilli outcome with latent variables via the em algorithm. Biometrics 52: 945-954.

Synthèse et remarques complémentaires sur l'article 6

– *Synthèse* Le modèle produit, présenté dans l'article 6, repose sur la théorie des probabilités selon laquelle pour deux événements A et B indépendants, on a la relation $P(A \cap B) = P(A) \times P(B)$. Dans le cadre de notre étude, A correspondrait à la fertilité femelle, B à la fécondance mâle et $P(A \cap B)$ serait la probabilité de réussite de l'insémination. Ce modèle satisfait conceptuellement plus les professionnels. Nous avons défini dans ce modèle le calcul de l'héritabilité au sens strict (rapport de la variance génétique sur la variance phénotypique). Cependant, l'interprétation de ce paramètre n'est pas la même que dans le modèle additif à seuil. Nous avons montré par simulations que l'estimation des paramètres génétiques et des facteurs environnementaux est possible dans un modèle produit et qu'un ajustement des données avec un modèle additif à seuil alors que les phénotypes non observés interagissent sous forme de produit, conduit à des biais dans les estimations des paramètres.
Nous avons réalisé le développement du modèle produit sous l'hypothèse d'indépendance entre les phénotypes non observés. Si les deux événements ne sont pas indépendants alors $P(A \cap B) = P(A|B) \times P(B) = P(B|A) \times P(A)$ et l'expression des probabilités conditionnelles en fonction des facteurs génétiques et environnementaux n'est pas triviale. Le développement d'un tel modèle nécessite encore de nombreuses investigations.
Le modèle a été présenté sur l'exemple de l'analyse d'une variable binaire car son interprétation est évidente dans ce cas. L'application d'un tel modèle à des caractères continus peut également être envisagée.

– *Remarques et complément d'information* L'héritabilité au sens strict du modèle produit à seuil ne correspond pas au coefficient de régression du génotype sur le phénotype utile au calcul du progrès génétique attendu après sélection. Nous avons réalisé le calcul de ce progrès sous l'hypothèse que les deux caractères non observés sont génétiquement indépendants. Dans ce cas, la réponse à une sélection classique sur les valeurs génétiques peut se calculer de la manière suivante en utilisant la formule proposée par Foulley (1992) pour le modèle à seuil :

$$\begin{aligned} R_S^{(+)} &= \Phi_2(z_s, \Phi^{-1}(P_{sS}); \rho_S h_{S(x-scale)})/p_{sS} - P(S=1) \\ R_D^{(+)} &= \Phi_2(z_d, \Phi^{-1}(P_{sD}); \rho_D h_{D(x-scale)})/p_{sD} - P(D=1) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} R_y^{(+)} =& (\Phi_2(z_s, \Phi^{-1}(P_{sS}); \rho_S h_{S(x-scale)})/p_{sS}) \\ & \times (\Phi_2(z_d, \Phi^{-1}(P_{sD}); \rho_D h_{D(x-scale)})/p_{sD}) \\ & - P(S=1) \times P(D=1) \end{aligned}$$

où les notations sont identiques à celles de l'article 6. $R_y^{(+)}, R_S^{(+)}$ et $R_D^{(+)}$ correspondent à la réponse à la sélection sur une génération de sélection pour les phénotypes observés, associatif et direct respectivement. $\Phi_2(a, b; c)$ est la fonction de densité de la loi binormale de paramètres a et b et de corrélation c, qui peut être approximée par une formule explicite simple (Cox and Wermuth, 1991). p_{sD} et p_{sS} correspondent à la proportion d'animaux sélectionnés parmi les candidates pour les effets directs et associatifs, respectivement. ρ_D^2 et ρ_S^2 est la précision des évaluations génétiques d'a_D et a_S , respectivement. D'autres investigations sont encore nécessaires dans le cas où les caractères non observés ne sont pas génétiquement indépendants.

A l'aide de simulations, nous avons montré qu'il était possible d'obtenir une estimation des paramètres sous les hypothèses du modèle produit. Pour tester sa faisabilité sur des données réelles, nous l'avons appliqué aux données des Manech tête rousse.

4.3.3 Application du modèle produit conjoint pour l'étude de la réussite de l'insémination artificielle chez les femelles Manech tête rousse adultes

4.3.3.1 Matériel et méthode

Nous avons analysé les données de réussite de l'insémination des Manech tête rousse selon le modèle produit conjoint décrit dans l'article 6. Plusieurs problèmes se sont posés lors de l'analyse :

- En toute rigueur, il faudrait sélectionner à nouveau les facteurs de variations environnementaux à inclure dans le modèle. En raison de la lenteur de convergence du modèle sur les données réelles (plusieurs semaines), il n'était pas possible d'effectuer cette sélection par comparaison de modèles. Nous avons donc fait le choix d'inclure les mêmes facteurs de variation que ceux du modèle additif. Cependant, comment inclure l'effet inséminateur qui est ni lié au mâle, ni à la femelle ?
  Arbitrairement, nous avons fait le choix d'inclure cet effet dans les facteurs de la fécondance du mâle puisque ce dernier influence le lieu de dépose de la semence.
- Puisque dans ce modèle, les effets fixes sont estimés par rapport à la probabilité de réussite de variable non observées, il n'est pas possible de s'assurer a priori que nous n'avons pas des problèmes de cas extrêmes sur ces dites variables (niveaux d'effets fixes pour lesquels tous les événements sont 1 ou 0), entraînant des problèmes de convergence. Pour éviter ce problème, nous avons inclus un certain nombre d'effets en aléatoire et non plus en fixe dans le modèle.

Les effets fixes inclus dans la partie fertilité femelle était l'âge de la femelle, l'intervalle de temps entre la mise bas et l'IA, le statut de lactation au moment de l'IA, la classe de quartile de production laitière intra élevage année, le nombre de synchronisation sur sa carrière. Les effets aléatoires étaient les combinaisons élevage-année, année-saison, l'environnement permanent femelle et l'effet génétique additif fertilité femelle. Du côté mâle, seule la motilité du sperme a été inclue comme effet fixe. Les effets aléatoires étaient la combinaison année-saison, l'opérateur d'IA, l'environnement permanent du mâle et l'effet génétique additif fécondance mâle. Pour comparer les résultats du modèle produit avec ceux du modèle additif, nous avons également analysé la réussite de l'IA à l'aide d'un modèle additif à seuil en incluant les variables sous la même forme que dans le modèle produit.

4.3.3.2 Résultats de l'application du modèle produit conjoint aux données des Manech tête rousse

- *Paramètres génétiques*
  Les héritabilités ont été calculées à partir des formules présentées dans l'article 5 (Tableau 4.4). Les intervalles de crédibilité se superposant, on ne note pas de différence d'estimation d'héritabilité ou de corrélation génétique entre les deux modèles. Cependant, comme nous l'avons fait remarqué dans l'article 6, les valeurs d'héritabilités

ne sont pas comparables au sens strict. L'héritabilité de la fertilité femelle est faible et supérieure à celle de la fécondance mâle. La corrélation génétique entre fertilité femelle et fécondance mâle estimée à l'aide d'un modèle produit n'est pas différente de 0.

La probabilité de réussite de l'insémination est de 57.7%. Le modèle produit es-

Tab. 4.4 – Comparaison de l'héritabilité et de la répétabilité de la fertilité femelle et de la fécondance mâle estimés à l'aide de modèles additif et produit conjoints

	Héritabilité mâle	Héritabilité femelle	Corrélation génétique Fertilité femelle/fécondance mâle
Modèle additif	0.004 [0.003,0.007]	0.055 [0.049,0.062]	0.09 [-0.05,0.23]
Modèle produit	0.008 [0.006,0.010]	0.058 [0.052,0.065]	0.15 [-0.09,0.37]

[] :intervalle de crédibilité

time celle de la fertilité femelle à 60% et celle de la fécondance mâle à 96%. En d'autres termes moins de 6% des échecs de la réussite de l'IA sont spécifiquement dû à un défaut de fécondance du mâle et, dans plus de 90% des cas, cet échec est lié à un défaut de la fertilité de la femelle. La corrélation entre valeurs génétiques estimées avec les modèles produit et additif est très élevée pour la fertilité femelle (0.99) et plus faible pour la fécondance mâle (0.89) (Figure 4.5).

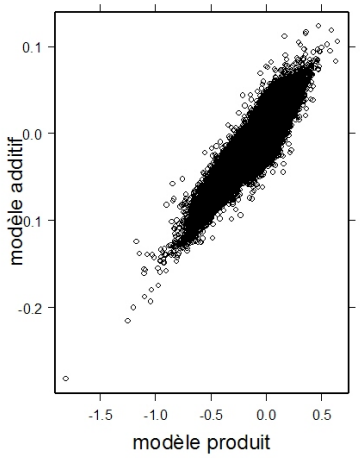


Fig. 4.5 – Relation entre valeurs génétiques de la fécondance mâle estimés à partir du modèle additif ou du modèle produit conjoint

– *Facteurs environnementaux*
Contrairement au modèle additif où les estimés correspondent à l'effet du facteur de variation sur la probabilité de réussite de l'IA, le modèle produit estime l'effet de chaque facteur de variation sur la fécondance mâle et/ou sur la fertilité femelle. Les estimés des effets spécifiques de la femelle obtenus avec le modèle produit sont très proches de ceux du modèle additif. L'effet de la motilité du sperme, seul effet fixe spécifique du mâle, est similaire à celui obtenu avec le modèle additif. A savoir une augmentation de la fécondance du sperme lorsque la note de motilité augmente.

Enfin, pour les effets communs aux deux sexes (combinaison année-saison), le modèle produit fournit deux estimations distinctes (une sur la fertilité femelle, une sur la fécondance mâle). Les estimés des effets de cette combinaison sur la fertilité femelle sont très proches de ceux obtenus avec le modèle produit. En revanche, les estimés de cette combinaison sur la fécondance mâle sont différents. Pour exemple, l'effet de l'année lors de la première quinzaine de juillet (effectif le plus important) montre une diminution constante de la fécondance mâle avec les année (de 2000 à 2004) alors que la réussite de l'insémination augmente à partir de 2002 (Figure 4.6). Néanmoins, la précision des estimés pour la fécondance mâle est très faible.
Cependant, l'analyse réalisée n'est encore que préliminaire. Elle doit être considérée comme une illustration de la faisabilité et de l'efficacité de la méthode plus que comme une mise en évidence de la réalité.

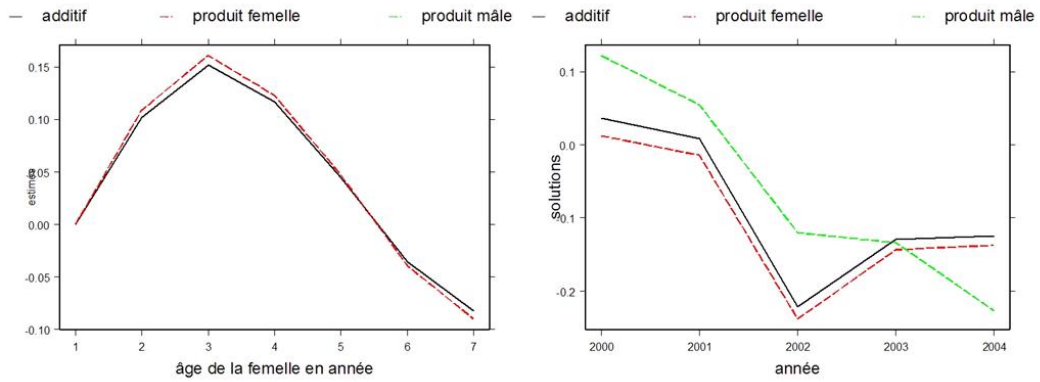


FIG. 4.6 – Estimés de l'effet de l'âge (Figure de gauche) et de l'année (Figure de droite) selon le modèle

La probabilité de la fécondance mâle estimée sur les Manech tête rousse est très élevée. En conséquence, la confiance dans les estimés des effets mâles n'est pas bonne. Moreno et al. (1997) montrent que même lorsqu'il n'y a pas de problème de cas extrêmes, les composantes de la variance ont tendance à être surestimées lorsqu'il y a peu d'information par niveau d'effet fixe ou aléatoire. Nous ne disposons pas d'information sur les biais d'estimation des valeurs génétiques dans ce cas là. On peut néanmoins douter là aussi des résultats que nous avons obtenus.
Puisque nous supposions de nombreux biais dans les résultats obtenus, nous n'avons pas comparé l'ajustement des données selon le modèle d'étude (à l'aide du facteur de Bayes par exemple). Pour identifier quel modèle s'adapte le mieux aux données et savoir si le modèle produit est, comme nous le supposons, plus en adéquation avec la biologie ; nous envisageons d'appliquer ce modèle sur un sous échantillon de mâles ayant un nombre très important de mesures (>200) et/ou sur les données de réussite de l'insémination d'autres espèces.

4.4 Réussite de l'insémination artificielle et production laitière

Il a été largement reporté, dans la littérature, l'existence d'une corrélation génétique antagoniste entre fertilité femelle et production laitière en bovin (Andersen-Ranberg et al. 2005b ; Boichard et al. 2002 ; Dematawewa and Berger 1998 ; Gonzalez-Recio et al. 2006 ; Kadarmideen et al. 2000 ; Wall et al. 2003). L'insémination artificielle étant réalisée hors ou en toute fin de lactation en ovin, certains auteurs jugent qu'il ne peut y avoir une corrélation génétique négative entre production laitière et fertilité dans cette espèce (Barillet, 2007). Cependant, cette corrélation n'a jamais été estimée en ovin. Nous l'avons estimée à partir des données de la race Lacaune. Cette analyse fait l'objet de l'article 7 "Genetic correlation between female fertility and milk production in Lacaune sheep".

Article 7 : Genetic correlation between female fertility and milk production in Lacaune sheep

Article soumis à Journal of Dairy Science le 21/02/08, accepté le 09/04/08

Genetic correlation between female fertility and milk yield in Lacaune sheep

I. David*, J.M. Astruc•, G. Lagriffoul•, E. Manfredi*, C. Robert-Granié*, L. Bodin*

* INRA UR 631, Station d'Amélioration Génétique des Animaux, 31 320 Castanet-Tolosan, France
•Institut de l'élevage – ANIO, 31 320 Castanet Tolosan, France

Corresponding author: Ingrid DAVID
05 61 28 54 72
Ingrid.David@toulouse.inra.fr

Interpretive summary: The aim of this work was to estimate the genetic correlation between female fertility and milk yield in Lacaune sheep. The genetic correlation was slightly negative which means that the selection of animals for milk yield can induce a genetic deterioration in fertility but, at present, no decrease in fertility in AI matings has been observed in this breed.

ABSTRACT

A total of 416,670 lactations for 189,101 ewes from 3,603 sires and distributed across 1,978 herd-year groups were used to estimate genetic and environmental parameters of standardized milk yield (SMY_T), fertility in ewe lambs (PR_1) and fertility in adult ewes (PR_T). Parameters were estimated with a multiple trait sire linear model.
Heritabilities for SMY_T, PR_1 and PR_T were 0.27 (0.009), 0.04 (0.004) and 0.05 (0.004), respectively. These results were in accordance with the literature. The genetic correlation between PR_1 and PR_T was 0.55 indicating that fertility is not the same trait in lamb and in adult ewe. The genetic correlation between milk yield and lamb fertility was not significantly different from 0. The genetic correlation between milk yield and fertility in adult ewe (-0.23) was in the range of antagonistic correlations reported in dairy cattle. Consequently these result show that selection for milk yield can induce an indirect decrease in fertility. Nevertheless, no phenotypic decrease in fertility in AI matings has been observed in this population. This is the first time that correlation between milk yield and fertility is reported in sheep and further investigations are needed to confirm this result.

Key words: fertility, milk yield, sheep, genetic correlation

INTRODUCTION

In dairy cattle, the genetic correlations between female fertility and milk production are antagonistic (Boichard et al., 2002; Wall et al., 2003; Gonzalez-Recio et al., 2006). This relationship partly explains the decline in fertility observed in many dairy breeds that have been intensively selected for milk production (VanRaden et al., 2004; Andersen-Ranberg et al., 2005). To limit this decrease, many countries have included female fertility in the breeding scheme of dairy cattle (Interbull, 2007).

In French dairy sheep, the primary selection objective has been milk production and for the last decade increasing attention has been given to functional traits like disease resistance (mastitis, scrapie) and udder morphology but not to reproduction traits (Barillet et al., 2006; Marie-Etancelin et al., 2006; Barillet, 2007). Genetic parameters for dairy traits are similar for sheep and cattle (Barillet, 1997). Milk yield has a moderate heritability (approximately 0.30) and is highly correlated with fat and protein yield (Barillet and Boichard, 1987). In the same way, genetic parameters for fertility traits are comparable and very low ($h^2<0.06$) in both (Clarke and Hohenboken, 1983; David et al., 2007b). In contrast with cattle, no phenotypic decrease of fertility has been observed in sheep, even in the Lacaune breed that has been intensively selected for dairy traits for more than 30 years. In this species, in a one lambing per year system, mating generally occurs about 5 months after the lactation peak, just before or after drying off. Therefore some authors suggest that there cannot be an antagonism between female fertility and milk production in sheep (Barillet, 2007) ; but the genetic correlation between these two traits has never been estimated in this species.

The objective of this study was to estimate the genetic correlation between milk yield and female fertility after artificial insemination in the French Lacaune sheep. This last trait is a binary phenotype which indicates that the female lambed (1) or did not lamb (0) after AI.

MATERIALS AND METHODS

Reproduction management

The study considered dairy Lacaune ewes from the nucleus of the selection scheme. They were bred in the southwest of France where they are managed in an annual lambing system. Each year more than 80% of the ewes of the nucleus herds are artificially inseminated over a short period of time between June and August. The ewes receive one single synchronization treatment (FGA vaginal sponge inserted for 14 days, PMSG injection at withdrawal) and are inseminated without regards to oestrus expression. Inseminated females are systematically joined with males 6-7 days after insemination to ensure conception by natural mating. The other females are mostly naturally mated without synchronization. Since there is no pregnancy test, the interval between insemination and lambing is used to determine the successful insemination (artificial or natural). During the first month of lactation, although lambs are suckled, ewes are milked (once a day). After lamb weaning (1 month of age), ewes are milked twice a day for 6 to 8 months. At the next breeding season (June–July), ewes can be artificially inseminated again. With this management an AI occurs on average one year after the previous AI, and consequently at the end of the lactation period. Milk recording follows the ICAR recommendations (ICAR, 2007). It consists in a maximum of 7 monthly records. In this nucleus the replacement rate of adult ewes is about 30%.

Data

Data came from the French national performances recording scheme which holds pedigree and ewe performance information (SIEOL: Système d'Information En Ovin Lait from CTIG: Centre de Traitement de l'Information Génétique). Each standardized milk yield produced during the 2002-2006 period was associated with the result of the following AI. First lactation records were also associated with their previous AI result (first AI of the ewe). In order to

avoid potential culling biases in genetic analysis (Kadarmideen et al., 2003), a record from the j^{th} parity (for j>1) was accepted only if the $(j-1)^{th}$ parity was also observed. For instance, the milk yield record of a second parity was not included if the milk yield of the first parity was not recorded. The same requirement of previous lactation applies to all later parities. Similarly, the second AI record of a ewe was only accepted if the first AI record was observed, and so on. For a same parity, if lactation was observed but not AI, the AI result was set as missing. Female careers were limited to the first four lactations. The milk yield was estimated from monthly records according to the ICAR recommendations (ICAR, 2007) and was standardized according to the milking period length and the lactation rank (Barillet et al., 1992). Mean standardized milk yield for lactations was equal to 324±75 liters. The artificial insemination result was defined as a binary trait and was considered as a success when lambing occurred 142 to 152 days after AI (gestation period), elsewhere it was a failure. First AI performed in young ewes (<1year) was considered as a different trait than AI performed in adult ewes. The percentage of success was 81.3% for the first AI and 68.3% for adult AI records.

The final data set consisted of 416,670 lactation records, 146,737 first AI records and 185,821 adult AI records (AI records except first AI) of 189,101 ewes issued from 3,603 sires and distributed across 1,978 herd-year groups. The characteristics of this data are given in Table 1.

Table 1: Characteristics of the data set used for genetic parameter estimation

	Parity			
	1	2	3	4
Number of females in lactation	189,101	121,391	71,161	35,339
Mean milk yield in liter(standard deviation)	318.9 (76)	332.1 (74)	326.3 (72)	320.8 (72)
Number of AI following lactation	96,306	54,499	26,689	8,327
Pregnancy rate on following AI	66.7%	70.8%	69.8%	65.5%
Number of first AI	146,737			
Pregnancy rate on first AI	81.3%			

Methods

A multiple trait linear sire model was used to perform the analysis. The three traits considered in the model were the standardized milk yield considering that it is the same trait for all parity (SMY_T), and two different traits for female fertility: fertility in female lambs (pregnancy rate after first AI: PR_1), and fertility in adult ewes (PR_A). The equation for SMY_T was the one used for the French national genetic evaluation (Astruc et al., 2002). Therefore the fixed effects included were the year-age within lactation rank combination (38 levels), the year-month within lactation rank combination (76 levels), the combination between year and the interval from lambing to first test-day within lactation rank (56 levels) and the year-herd combination (1,978 levels). Following results obtained in a previous study (David, et al., 2007a), fixed effects included in the equation for PR_1 were the year-month of AI combination (27 levels) and age of the female at AI in midmonth (3 levels). The fixed effects included in the equation for PR_A were the year-month of AI combination (24 levels), interval lambing-AI in months (6 levels) and the female age in years (4 levels). In addition the equations for PR_i (i=1 or A) included two random environmental effects : the service male (868 and 2,345 levels for PR_1 and PR_A, respectively) and the year-insemination group within herd combination (2,579 and 3,282 levels for PR_1 and PR_A, respectively). Other random effects included were the genetic additive effect of the sire ($u_{PR_i}, u_{PR_A}, u_{SMY_T}$ for PR_1, PR_A and SMY_T,

respectively) with $\begin{matrix} u_{PR_1} \\ u_{PR_A} \\ u_{SMY_T} \end{matrix} \sim N\left(\begin{matrix} 0 \\ 0, \\ 0 \end{matrix}\begin{bmatrix} \sigma^2_{u_{PR_1}} & \sigma_{u_{PR_1},PR_A} & \sigma_{u_{PR_1},SMY_T} \\ \sigma_{u_{PR_1},PR_A} & \sigma^2_{u_{PR_A}} & \sigma_{u_{PR_A},SMY_T} \\ \sigma_{u_{PR_1},SMY_T} & \sigma_{u_{PR_A}-SMY_T} & \sigma^2_{u_{SMY_T}} \end{bmatrix} \otimes A\right)$ where A is the relationship matrix, and the random permanent environmental effect of the female in the equation for PR_A and SMY_T (p_{PR_A}, p_{SMY_T} for PR_T and SMY_T, respectively) with $\begin{matrix} p_{PR_A} \\ p_{SMY_T} \end{matrix} \sim N\left(\begin{matrix} 0 \\ 0, \end{matrix}\begin{bmatrix} \sigma^2_{p_{PRA}} & \sigma_{p_{PRA},p_{SMYT}} \\ \sigma_{p_{PRA},p_{SMYT}} & \sigma^2_{p_{SMYT}} \end{bmatrix}\right)$. The pedigree file included 17 794 animals. The models were fitted using ASReml software (Gilmour et al., 2002).

RESULTS AND DISCUSSION

Even if the outcome of an insemination is a binary variable, we used analysis methods for continuous data which is not theoretically appropriate (Wright, 1934; Gianola, 1982). Nevertheless, as demonstrated by several authors, we have shown in a previous study (David, et al., 2007a) that the continuous approximation can be used for studying adult AI results of French sheep. Because of the high probability of AI success in young ewes, the linear approximation is less obvious for PR_1 (Meijering and Gianola, 1985). Nevertheless, we performed a separate analysis of PR_1 using two single trait sire models: linear and threshold models. The correlation between breeding values estimated with these two models was over 0.99, indicating that the linear approximation will not have consequences in the correlations between traits estimated in this study. We used a sire model on data selected according to the previous event. Similar analysis (results not shown) performed on subsets of the data with different data structure (data selected or not in accordance with the previous lactation or AI records) and models (sire or animal model) gave the same results as the one presented in this article.

Table 2: Heritability (standard errors) on the diagonal, genetic (standard errors) (above the diagonal) and phenotypic (below the diagonal) correlations for milk yield (SMY_T), young (PR_1) and adult fertility (PR_A)

	PR_1	PR_A	SMY_T
PR_1	0.04 (0.004)	0.55 (0.05)	-0.06 (0.05)
PR_A	0.03	0.05 (0.004)	-0.23 (0.04)
SMY_T	0.03	-0.05	0.27 (0.009)

Estimated heritabilities, and phenotypic and genetic correlations are presented in Table 2. The heritability estimated for standardized milk yield was moderate (0.27) and in accordance with previous studies for sheep or cattle (Barillet and Boichard, 1987; Kadarmideen, et al., 2003; Gonzalez-Recio, et al., 2006). Milk yield repeatability was moderate (0.55) and conformed to the small ruminant literature (Analla et al., 1996; El-Saied et al., 1999). Heritabilities estimated for young and adult female fertility were low (0.04 and 0.05, respectively) and in accordance with previous studies (Weigel and Rekaya, 2000; Varona and Noguera, 2001; David et al., 2007b). Repeatability of adult fertility after AI was also low (0.14) which indicates the low predictive power of a single AI result on lifetime reproductive performance.
Phenotypic correlation between milk yield and its following AI result is very close to zero (-0.05). Nevertheless, this result is in accordance with others studies where milk production is

negatively related to subsequent reproductive performances (Gootwine and Pollott, 2000; Pollott and Gootwine, 2004; David, et al., 2007b).
The correlations between residual values were low between all traits (Table 3). This means that all genetic and environmental factors having a strong and common effect on both groups of traits have been included in the model.

Table 3: Correlation between residual (standard errors) (above the diagonal) and between permanent environmental effect (below the diagonal) for milk yield (SMY_T), young (PR_1) and adult (PR_T) fertility

	PR_1	PR_A	SMY_T
PR_1		0.02 (0.004)	0.04 (0.004)
PR_A	-[a]		-0.01 (0.003)
SMY_T	-[a]	-0.15 (0.009)	

[a] No permanent environmental effect for PR_1

The correlation between permanent environmental effects for SMY_T and PR_A was low and negative (-0.15) but significantly different from zero (Table 3). As stated by Kadarmideen et al. (2000), there is a lack of published information on estimates of permanent environmental correlation between fertility and milk production traits. However, in their study, these authors also found an antagonistic correlation between permanent environmental effect for fertility to first service and milk yield.
The genetic correlation estimated between PR_1 and PR_A was positive (0.55) and significantly different from 1, indicating that female fertility of young and adult ewes does not correspond to the same trait. The negative genetic correlation estimated between SMY_T and PR_A (r_g=-0.23) was significantly different from zero. Since it is the first time that this correlation is estimated in sheep there is no comparable results in the literature for this species. However, this correlation falls into the cattle breed range reported by Boichard et al. (2002) for the relationship between the same variables : r_g=-0.11 to -0.32. But it is slightly less negative than the result also reported in cattle by Kadarmideen et al. (2000) : r_g=-0.42. The genetic correlation between first AI and milk yield (-0.06) was not significantly different from zero.
The probability of AI success has decreased during the last decade in French dairy cattle (Barbat et al., 2005) as well as in other countries (Lucy, 2001). This decrease is partly explained by the antagonistic genetic correlation between fertility and milk yield (VanRaden, et al., 2004; Andersen-Ranberg, et al., 2005). On the contrary to dairy cattle, the probability of AI success in French dairy sheep has increased during the last twenty years (Figure 1) particularly in the Lacaune breed for which the trend is about 0.03 fertility points per year. In the Lacaune sheep breed, selection for milk yield induces an important direct genetic progress : about 6L per year ($0.2\sigma_g$) (Barillet, 2007). According to the negative genetic correlation, the indirect response on adult AI fertility due to milk selection should be in this breed about -0.005 fertility points per year. The discrepancy between the observed genetic decrease and the actual phenotypic trend may be explained by three main reasons. The first reason is a regular improvement of environmental conditions which may compensate the genetic trend. Actually, for several years French AI centers have been paying more attention to all factors that may affect the insemination results. For instance, a technician of the AI centre performs the synchronisation treatment or he makes sure that the breeder is really aware of these acts and will execute them at the right time. AI centers also pay more attention when measuring concentration, volume and motility of the semen. However, because some centers are in competition they do not reveal their practices which permit even small improvements of AI success. The second reason is a possible selection on fertility. In the breeding management of

the Lacaune population, all the ewes of a herd are not inseminated at each breeding period; a proportion (about 20%) is naturally mated. Under the advice of the AI centers, breeders pay more attention in choosing the ewes to inseminate at each breeding season (Vacaresse and Briois, 1998). They choose the ewes to inseminate among the most productive ones and according to the previous reproduction results. This trend has been observed for several years and has even become a rule; a ewe that does not get pregnant after one or two consecutive AI is not inseminated any more. These practices may realize a real genetic selection since replacement ewes are mainly issued from AI and consequently from the most fertile dams. There were not enough years of recording in this study to evaluate the genetic trend in fertility and to confirm this hypothesis. The third reason is that breeding management (selection of the female for AI for instance) induces biased in the estimation. If true, it indicates that routine field records can not be used for studying the genetic correlation between fertility and milk yield in French sheep. Therefore results have to be confirm on other datasets.

The correlation between production and reproduction has only been investigated for the female side (female fertility-milk yield). Nevertheless, the outcome of an insemination depends both on male fecundancy and female fertility (Varona and Noguera, 2001; Piles et al., 2005; David, et al., 2007a). Estimating genetic correlation between male fecundancy and milk production would be an interesting further analysis. Nevertheless, because heritability of the male fecundancy is very low (< 0.5%) (David, et al., 2007b), the genetic correlation estimate would probably not be precise.

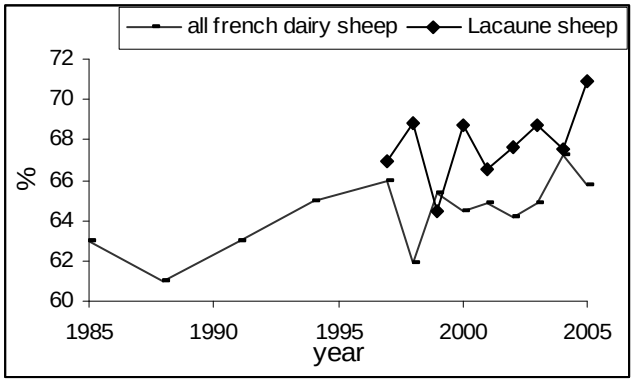


Figure 1 :Evolution of the probability of AI success in French dairy sheep from 1985 to 2005 (Perret and Lagriffoul, 2005)

CONCLUSIONS

The results obtained in this study suggest that there is an antagonistic genetic correlation between female fertility after artificial insemination and milk yield in sheep. Despite this result and, on the contrary to dairy cattle, selection for milk yield in French sheep has not already been associated with a decrease in fertility. Changes of reproduction management have probably compensated for the genetic decline in fertility in this species. This study was a first attempt to estimate the genetic correlation between female fertility and milk yield in sheep. Therefore it is necessary to validate this result.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the *ministère de l'Agriculture* for supporting this study in the frame of a '*BELIA* action", directed by the *ANIO* and the *INRA*, and the AI centers who provided the data. They thank Wendy Brand-Williams for editing of the English language.

REFERENCES

Analla, M., I. Jimenez-Gamero, A. Munoz-Serrano, J. M. Serradilla, and A. Falagan. 1996. Estimation of genetic parameters for milk yield and fat and protein contents of milk from murciano-granadina goats. J. Dairy Sci. 79(10):1895-1898.

Andersen-Ranberg, I. M., G. Klemetsdal, B. Heringstad, and T. Steine. 2005. Heritabilities, genetic correlations, and genetic change for female fertility and protein yield in Norwegian Dairy Cattle. J. Dairy Sci. 88(1):348-355.

Astruc, J. M., F. Barillet, A. Barbat, V. Clement, and D. Boichard. 2002. Genetic evaluation of dairy sheep in France. 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France:231-234.

Barbat, A., T. Druet, B. Bonaiti, F. Guillaume, J. J. Colleau, and D. Boichard. 2005. Overview of phenotypic fertility results after artificial insemination in the three main french dairy cattle breeds. Rencontres Recherches Ruminants, Paris:137-140.

Barillet, F. 1997. Genetics of milk production. *in* The genetics of sheep. L. P. a. A. Ruvinsky, ed.

Barillet, F. 2007. Genetic improvement for dairy production in sheep and goats. Small Ruminant Research. 70:60-75.

Barillet, F., J. M. Astruc, and G. Lagriffoul. 2006. functional traits in small dairy ruminants: genetic variation and relationship with milk production. WCGALP, Belo Horizonte, MG, Brasil.

Barillet, F. and D. Boichard. 1987. Studies on dairy production of milking ewes. I. Estimates of genetic parameters for total milk composition and yield. Genet. Sel. Evol. 19(3):459-474.

Barillet, F., D. Boichard, A. Barbat, J. M. Astruc, and B. Bonaiti. 1992. Use of an animal model for genetic evaluation of the Lacaune dairy sheep. Livest. Prod. Sci. 31(3-4):287-299.

Boichard, D., A. Barbat, and M. Briend. 2002. Evaluation génétique des caractères de fertilité femelle chez les bovins laitiers. Association pour l'étude de la reproduction animale, journée reproduction, génétique et performances, Paris, France:5-9.

Clarke, S. E. and W. D. Hohenboken. 1983. Estimation of repeatability, heritability and breed differences for lamb production. J. Anim. Sci. 56(2):309-315.

David, I., L. Bodin, G. Lagriffoul, C. Leymarie, E. Manfredi, and C. Robert-Granié. 2007a. Genetic Analysis of Male and Female Fertility after AI in Sheep: Comparison of Single Trait and Joint Models. J. Dairy Sci. 90:3917-3923.

David, I., C. Robert-Granié, E. Manfredi, G. Lagriffoul, and L. Bodin. 2007b (in press). Environmental and genetic variation factors of artificial insemination success in French dairy sheep. Animal.

El-Saied, U. M., J. A. Carriedo, L. F. de la Fuente, and F. San Primitivo. 1999. Genetic parameters of lactation cell counts and milk and protein yields in dairy ewes. J. Dairy Sci. 82(3):639-644.

Gianola, D. 1982. Theory and analysis of threshold characters. J. Anim. Sci. 54(5):1079-1096.
Gilmour, A. R., B. J. Gogel, B. R. Cullis, S. J. Welham, and R. Thompson. 2002. ASReml User Guide Release 1.0. V. I. Ltd, ed.

Gonzalez-Recio, O., R. Alenda, Y. M. Chang, K. Weigel, and D. Gianola. 2006. Selection for female fertility using censored fertility traits and investigation of the relationship with milk production. J. Dairy Sci. 89:4438-4444.

Gootwine, E. and G. E. Pollott. 2000. factors affecting milk production in improved awassi dairy ewes. Anim. Sci. 71:607-615.

ICAR. 2007. Recording Guidelines. 505p.

Interbull. 2007. Subject: Routine genetic evaluation for dairy production traits. Accessed.

Kadarmideen, H. N., R. Thompson, M. P. Coffey, and M. A. Kossaibati. 2003. Genetic parameters and evaluations from single- and multiple-trait analysis of dairy cow fertility and milk production. Livest. Prod. Sci. 81:183-195.

Kadarmideen, H. N., R. Thompson, and G. Simm. 2000. Linear and threshold model genetic parameters for disease, fertility and milk production in dairy cattle. Anim. Sci. 71:411-419.
Lucy, M. C. 2001. Reproductive loss in high-producing dairy cattle: where will it end? J. Dairy Sci. 84:1277-1293.

Marie-Etancelin, C., E. Manfredi, M. R. Aurel, F. Pailler, J. Arhainx, E. Ricard, G. Lagriffoul, P. Guillouet, B. Bibe, and F. Barillet. 2006. Genetic analysis of milking ability in Lacaune dairy ewes. 38(2):183-200.

Meijering, A. and D. Gianola. 1985. Linear versus nonlinear methods of sire evaluation for categorical traits: A simulation study. Genetics Selection Evolution. 17:115-131.

Perret, G. and G. Lagriffoul. 2005. Compte rendu annuel sur l'insémination artificielle ovine. Institut de l'élevage-ANIO.

Piles, M., O. Rafel, J. Ramon, and L. Varona. 2005. Genetic parameters of fertility in two lines of rabbits with different reproductive potential. J. Anim. Sci. 83(2):340-343.

Pollott, G. E. and E. Gootwine. 2004. Reproductive performance and milk production of Assaf sheep in an intensive management system. J. Dairy Sci. 87(11):3690-3703.

Vacaresse, C. and M. Briois. 1998. To improve AI fertility results by choosing females according to past reproduction records. Rencontres recherches ruminants, Paris:91.

VanRaden, P. M., A. H. Sanders, M. E. Tooker, R. H. Miller, H. D. Norman, M. T. Kuhn, and G. R. Wiggans. 2004. Development of a national genetic evaluation for cow fertility. J. Dairy Sci. 87(7):2285-2292.

Varona, L. and J. L. Noguera. 2001. Variance components of fertility in Spanish Landrace pigs. Livest. Prod. Sci. 67(3):217-221. Online. Available: http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T9B-41SBG0C-2/2/f48a1d841c94fdd6b608d8937afd1c9f.

Wall, E., S. Brotherstone, J. A. Woolliams, G. Banos, and M. P. Coffey. 2003. Genetic evaluation of fertility using direct and correlated traits. J. Dairy Sci. 86(12):4093-4102.

Weigel, K. A. and R. Rekaya. 2000. Genetic parameters for reproductive traits of Holstein cattle in California and Minnesota. J. Dairy Sci. 83(5):1072-1080.

Wright, S. 1934. An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. Genetics. 19:506-536.

Synthèse et remarques complémentaires de l'article 7 Nous avons estimé une corrélation génétique négative entre production laitière et fertilité femelle en race Lacaune. Même si la pression de sélection sur la production laitière est forte dans cette race, on n'y observe pas d'altération de la probabilité de réussite de l'insémination. Il est possible d'avancer trois explications à ce résultat contradictoire :

- il existe un biais dans l'estimation de la corrélation génétique que nous avons effectué ; biais qu'on ne peut corriger avec les données du contrôle de performance.
- L'amélioration des effets environnementaux par une meilleure gestion de la reproduction avec le temps compense la détérioration génétique attendue.
- Il existe une sélection des femelles sur leur fertilité, même si cette dernière n'est pas affichée par les schémas de sélection.

Ce résultat nécessite d'être confirmé par l'analyse d'autres données ovines.

4.5 Discussion et conclusion de l'étude de la réussite de l'insémination artificielle

La hiérarchisation des facteurs de variations de la réussite de l'insémination permet aux CIA d'identifier ou de confirmer les facteurs importants à prendre en compte pour améliorer la réussite de l'IA. La hiérarchisation des facteurs a montré que le choix des femelles à inséminer est primordial. Il faut éviter de mettre à l'IA des femelles n'ayant pas été gestante suite à l'IA l'année précédente et/ou trop âgées. De plus il faut que l'intervalle de temps entre la mise bas précédente et l'IA soit suffisamment long. Côté mâle, il faut sélectionner les éjaculats de haute motilité. Pour améliorer cette motilité, les CIA peuvent intervenir sur les facteurs de variation de la motilité reportés dans le chapitre de l'analyse de la production de semence des béliers. Enfin, l'évaluation et le contrôle régulier des inséminateurs sont également importants. Les héritabilités mâle et femelle étant très faibles, la sélection génétique n'est probablement pas la meilleure approche à l'heure actuelle pour améliorer la probabilité de réussite de l'IA.

Nous avons proposé le modèle produit à seuil pour analyser un phénotype binaire dépendant de deux individus. Contrairement au modèle additif à seuil classique, ce modèle considère que le phénotype est sous la dépendance de non plus une, mais deux distributions sous-jacentes. Il y a réussite du phénotype observé uniquement si les variables sous-jacentes des deux individus du couple dépassent leurs seuils respectifs. Le calcul d'héritabilité est aisé dans un tel modèle, mais celui du progrès génétique nécessite encore quelques investigations. Pour s'assurer que le modèle converge vers les réelles valeurs des paramètres, il est nécessaire que la variabilité des deux phénotypes non observés soit suffisamment importante. L'application de ce modèle aux données de réussite de l'insémination en race Manech tête rousse, où la probabilité de réussite de la fécondance mâle était très élevée illustre bien cette limite du modèle. Nous envisageons de tester ce modèle sur les données d'insémination artificielle en caprin (semence congelée) pour lesquels il existe vraisemblablement une forte variabilité entre mâles (Bernard Leboeuf, 2007 communication personnelle). Il est également envisagé de l'appliquer sur les données de reproduction bovine qui ont l'avantage de présenter des effectifs beaucoup plus importants que dans les autres espèces.

Nous avons mis en évidence une corrélation génétique négative entre fertilité femelle et production de lait. Cette corrélation nécessite d'être confirmée dans cette espèce par

l'analyse d'autres données. Si ce résultat se confirme, il faudra peut être envisager de tenir compte de la fertilité femelle dans les schémas de sélection ovins utilisant l'IA de façon très importante .

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

Le projet de thèse s'inscrivait dans une action menée conjointement par l'INRA et l'ANIO. Il avait pour perspectives à court terme de fournir des éléments aux CIA ovins leur permettant d'améliorer la production de semence de leurs béliers et la réussite de leurs inséminations artificielles et de proposer des méthodes d'analyses adaptées à ces caractères. Les perspectives de l'étude à plus long terme étaient l'utilisation en pratique des résultats par les CIA (application des recommandations, possibilité de mettre en place une indexation sur les caractères étudiés) et l'application des méthodes mises en œuvre à l'analyse d'autres données. Face à ce problème concret, le travail de thèse a utilisé des outils épidémiologiques, génétiques et méthodologiques. Pour atteindre les buts à court terme et préparer ceux à plus long terme, les objectifs de l'étude ont été de centraliser, valider et analyser les données de production de semence et de réussite de l'insémination afin d'identifier et de hiérarchiser leurs facteurs de variation environnementaux et d'estimer leurs paramètres génétiques en utilisant les méthodologies les mieux adaptées.

Centralisation et validation des données Le travail de centralisation et de validation des données des CIA, étape indispensable à leur valorisation, a été long car il n'avait jamais été faite auparavant.
A long terme, ce travail prépare à une centralisation en routine des informations. Nous avons identifié les clefs permettant la fusion des différents fichiers disponibles et nous avons mis en place les critères de validation des données. Pour faciliter ce travail à l'avenir, nous avons fait des recommandations aux CIA pour la saisie et le transfert des données. Une refonte du système d'information du CTIG a débutée en 2005 (SIEOL en ovin lait, OVAL en ovin allaitant) en tenant compte des nouvelles informations qu'il serait intéressant d'inclure dans le contrôle de performance.

Facteurs de variation environnementaux Au cours de l'étude, nous avons identifié et hiérarchisé les facteurs de variation environnementaux de la production de semence et de la réussite de l'insémination. Ces facteurs étaient, pour beaucoup, déjà connus des CIA mais nous en avons plus précisement quantifié les effets et mis en avant leur homogénéité entre centres et entre races ce qui les rend généralisables à la population cible ayant motivée l'étude. Les principaux facteurs sont pour la production de semence : la combinaison année-saison, l'âge de l'animal, l'intervalle de temps entre collectes et le nombre de sauts qu'effectue l'animal au cours de la collecte. Pour la réussite de l'insémination il s'agit du mode de reproduction de l'année précédente, de la combinaison année-saison, de l'âge de la femelle, de l'intervalle de temps avec la mise bas précédente, de la motilité du sperme de la combinaison élevage-année et de l'effet inséminateur. La liste des facteurs que nous avons testés est exhaustive par rapport aux informations fournies par le contrôle de performances et les CIA. Pour compléter cette liste, il faudrait récolter de nouvelles informations sur des facteurs de variation potentiels tels que la température dans les bâtiments des CIA, la localisation du mâle dans la bergerie, l'indice de condition corporelle des mâles et des femelles... et répéter l'analyse.
A court terme, à partir de ces résultats, nous avons fait des recommandations pour permettre aux CIA d'améliorer la production de semence et la réussite de l'insémination. Pour la production de semence, il s'agit principalement de recommandations sur l'organisation de la collecte, notamment l'intervalle de temps entre prélèvements. Pour la réussite de l'IA, l'amélioration passe essentiellement par le choix des femelles à inséminer.
A long terme, l'application des recommandations pour la production de semence est aisée,

car les CIA possèdent en routine l'information nécessaire. En revanche, celle relative au choix des femelles à inséminer n'est pas disponible pour tous les CIA ou tous les éleveurs. Actuellement, une réflexion est en cours pour permettre l'accessibilité à cette information en routine.

Paramètres génétiques Nous avons estimé les paramètres génétiques de la production de semence sur trois des races de l'étude. Les valeurs d'héritabilités sont cohérentes entre deux de ces races. Les héritabilités sont moyennes pour les caractères de production quantitative de la semence et plus faible pour la motilité. Les héritabilités estimées dans la troisième race sont plus faibles pour les caractères de production quantitative. Ce résultat reste à confirmer en réalisant, par exemple, l'analyse d'un autre échantillon de données de cette race. Nous avons estimé les paramètres génétiques de la fertilité femelle et de la fécondance mâle sur l'ensemble des races de l'étude. Les résultats sont cohérents entre toutes les races : les héritabilités sont faibles pour la fertilité femelle (de l'ordre de 5%) et très faibles pour la fécondance mâle (<1%).
A court terme, ces résultats permettent d'identifier les caractères sur lesquels il serait intéressant d'organiser un suivi préalable à la mise en place d'une sélection.
A long terme, si une indexation sur ces caractères est envisagée ; les résultats de notre étude (recodification des facteurs, modèle) serviront de trame aux modèles d'indexation. La décision de valoriser en routine les informations des CIA doit faire l'objet d'un consensus entre l'INRA, l'Institut de l'Elevage et les CIA. Les dernières discussions entre ces trois acteurs vont dans ce sens, mais une formalisation du projet est encore à faire.

Au cours de l'étude nous avons réalisé une première estimation de la corrélation génétique entre la fertilité femelle et la production laitière. Les résultats que nous avons obtenus sont en accord avec ceux rapportés en bovin (corrélation génétique négative). Néanmoins, l'augmentation phénotypique de la réussite de l'insémination en Lacaune lait sur les 20 dernières années est contradictoire avec l'évolution attendue par nos résultats. Cette corrélation n'ayant jamais été estimée dans cette espèce, il n'est pas possible de confronter nos résultats avec de précédentes études. C'est pourquoi, il conviendrait de confirmer ce résultat par l'analyse d'autres données ovines.

Méthodes Nous avons montré qu'un modèle "character process" s'ajustait mieux aux données de production de semence qu'un modèle à répétabilité simple. Ce modèle permet de mieux contrôler la part de variance inexpliquée et fournit de meilleures estimations des paramètres génétiques. Nous avons montré les limites de l'application du modèle en multicaractères et nous avons proposé une simplification de ce dernier pour faciliter sa convergence (un seul effet environnemental en plus de la résiduelle). Cette simplification reste à tester.
A long terme, nous souhaitions que ce modèle soit appliqué à d'autres données. Furstoss et al. (2008, in press) ont utilisé notre approche pour étudier les données de production de semence des boucs et ont obtenu des résultats similaires aux nôtres. Les données de production de semence d'une expérimentation en lapin, devraient être également analysées avec la même méthode.

Nous souhaitions, pour l'étude de la réussite de l'insémination, utiliser un modèle d'analyse conjointe de la fécondance mâle et de la fertilité femelle. Dans un premier temps,

nous avons réalisé l'analyse conjointe à l'aide d'un modèle additif. Ce dernier suppose, classiquement, l'additivité entre les facteurs génétiques et environnementaux des individus du couple. Dans un deuxième temps, nous avons proposé une autre modélisation de la réussite de l'insémination plus en accord avec les processus biologiques sous-jacents de la reproduction : le modèle produit conjoint. Ce modèle considère que la probabilité de réussite de l'insémination est le produit des probabilités de réussite de la fécondance mâle et de la fertitié femelle. Nous avons montré la faisabilité de ce modèle sur quelques données simulées et nous avons réalisé une première application à des données réelles. Ceci nous a permis de mettre en évidence la principale limite du modèle qui est de ne pas converger si la variabilité d'un des deux phénotypes non observés est trop faible. Enfin, nous avons calculé le progrès génétique attendu par ce modèle sous l'hypothèse d'indépendance génétique entre les caractères.

A court terme, nous souhaitons mettre en place une méthode d'estimation des paramètres plus rapide que l'approche actuelle, ce qui facilitera les prochaines études sur ce modèle. Nous voulons également identifier le critère de sélection le plus pertinent (la somme des valeurs génétiques des différents caractères, leur produit ?) en fonction du progrès génétique souhaité que les caractères soient ou non indépendants.

Des collaborations sont en cours pour appliquer le modèle produit sur les données de réussite de l'insémination de bovins laitiers (SGQA Jouy en Josas, INIA Madrid).

A long terme, nous souhaitons mettre en œuvre ce modèle sur des variables continues (effet direct et maternelle sur la croissance du jeune). Enfin, nous voulons généraliser le modèle au cas de dépendance entre les phénotypes non observés.

REFERENCES

Abdel-Azim G. A. et Berger P. J. (1999) Properties of threshold model predictions. *J. Anim Sci.* 77, 582-590.

Abecia J. A., Valaresa J. A., Forcada F., Palacin I., Martin S., *et al.* (2007) The effect of melatonin on the reproductive performance of three sheep breeds in Spain. *Small Rumin. Res.* 69, 10-16.

Ali T. E. et Schaeffer L. R. (1987) Accounting for covariances among test day milk yields in dairy cow. *Can. J. Anim. Sci.* 67, 637-644.

Al-Shorepy S. A. et Notter D. R. (1997) Response to selection for fertility in a fall-lambing sheep flock. *J. Anim. Sci.* 75, 2033-2040.

Analla M., Jimenez-Gamero I., Munoz-Serrano A., Serradilla J. M. et Falagan A. (1996) Estimation of genetic parameters for milk yield and fat and protein contents of milk from murciano-granadina goats. *J. Dairy Sci.* 79, 1895-8.

Andersen-Ranberg I. M., Heringstad B., Gianola D., Chang Y. M. et Klemetsdal G. (2005a) Comparison between bivariate models for 56-day nonreturn and interval from calving to first insemination in Norwegian red. *J. Dairy Sci.* 88, 2190-2198.

Andersen-Ranberg I. M., Klemetsdal G., Heringstad B. et Steine T. (2005b) Heritabilities, genetic correlations, and genetic change for female fertility and protein yield in Norwegian Dairy Cattle. *J. Dairy Sci.* 88, 348-355.

Anel L., Alvarez M., Martinez-Pastor F., Garcia-Macias V., Anel E., *et al.* (2006) Improvement strategies in ovine artificial insemination. *Reprod. Dom. Anim.* 41, 30-42.

Anel L., Kaabi M., Abroug B., Alvarez M., Anel E., *et al.* (2005) Factors influencing the success of vaginal and laparoscopic artificial insemination in churra ewes: a field assay. *Theriogenology* 63, 1235-1247.

Arranz J. M., Lagriffoul G., Guerin Y. et chemineau P. (1995) Control of sperm production in rams by light and melatonin treatments. *Rencontres Recherches Ruminants* 2, 425-428.

Averill T. A., Rekaya R. et Weigel K. (2004) Genetic analysis of male and female fertility using longitudinal binary data. *J. Dairy Sci.* 87, 3947-3952.

Averill T. A., Rekaya R. et Weigel K. (2006) Random regression models for male and female fertility evaluation using longitudinal binary data. *J. Dairy Sci.* 89, 3681-3689.

Baelden M., Astruc J. M., Poivey J. P., Robert-Granié C., Bodin L., *et al.* (2005) Study of the genetic relation between milk yield and litter size in dairy sheep. *Rencontres Recherches Ruminants* 12, 153-156.

Barbat A., Druet T., Bonaiti B., Guillaume F., Colleau J. J., *et al.* (2005) Overview of phenotypic fertility results after artificial insemination in the three main french dairy cattle breeds. *Rencontres Recherches Ruminants* 12, 137-140.

Baril G., Chemineau P., Cognié Y., Guerin Y. et Leboeuf B. (1993) Manuel de formation pour l'insémination artificielle chez les ovins et les caprins. FAO, Rome, Italy.

Barillet F. (1997) Genetics of milk production. in *The genetics of sheep*, L. P. a. A. Ruvinsky.

Barillet F. (2007) Genetic improvement for dairy production in sheep and goats. *Small Rumin. Res.* 70, 60-75.

Barillet F. et Boichard D. (1987) Studies on dairy production of milking ewes. I. Estimates of genetic parameters for total milk composition and yield. *Gen. Sel. Evol.* 19, 459-474.

Barillet F., Marie C., Jacquin M., Lagriffoul G. et Astruc J. M. (2001) The french Lacaune dairy sheep breed: use in france and abroad in the last 40 years. *Livest. Prod. sci.* 71, 17-29.

Basso B., Fritz S., Druet T., Guillaume F., Rossignil M. N., *et al.*, (2005) Estimation of genetic parameters and genome scan for QTL influencing male fertility, semen production and semen quality traits of dairy bulls. *Rencontres Recherches Ruminants* 12, 145-148.

Bijma P., Muir W. M., Ellen E. D., Wolf J. B. et van Arendonk J. A. M. (2007a) Multilevel selection 2: estimating the genetic parameters determining inheritance and response to selection. *Genetics* 175, 289-299.

Bijma P., Muir W. M., Johan A. M. et van Arendonk J. A. M. (2007b) Multilevel selection 1: quantitative genetics of inheritance and response to selection. *Genetics* 175, 277-288.

Blockey M. A., Straw W. M. et Jones L. P. (1978) Heritability of serving capacity and scrotal circumference in beef bulls. *J. Anim. Sci.* 47(suppl.1), 252-254.

Bodin L., Drion P. V., Remy B., Brice G., Cognié Y., *et al.* (1997) Anti-PMSG antibody levels in sheep subjected annually to oestrus synchronisation. *Reprod. Nutr. Dev.* 37, 351-360.

Bodin L., Elsen J. M., Hanocq E., François D., Lajous D., *et al.* (1999) Génétique de la reproduction chez les ruminants. *INRA Prod. Anim.* 12, 87-100.

Boichard D., Barbat A. et Briend M., (2002) Evaluation génétique des caractères de fertilité femelle chez les bovins laitiers. *Association pour l'étude de la reproduction animale, journée reproduction, génétique et performances*, 5-9.

Boichard D. et Manfredi E. (1994) Genetic analysis of conception rate in French Holstein cattle. *Acta Agriculturae Scandinavica.Section A, Animal Science* 44, 138-145.

Boland M. P., Al-Kamali A. A., Crosby T. F., Haynes N. B., Howles C. M., *et al.* (1985) The influence of breed, season and photoperiod on semen characteristics, testicular size, libido and plasma hormone concentrations in rams. *Anim. Reprod. Sci.* 9, 241-252.

Bonnes G., Desclaude J., Drogoul C., Gadoud R., Jussiau R., *et al.* (1988) reproduction des mammifères d'élevage. Editions Foucher.

Bouyer J., Hémon D., Cordier S., Derriennic F., Stücker I., *et al.* (1995) Epidémiologie, principes et méthodes quantitatives, INSERM.

Brandt H. et Grandjot G., (1998) Genetic and environmental effects of male fertility of AI-boars. *6th world congress on genetics applied to livestock production* 23, 527-530.

Briois M., Belloc J. P., Guerin Y. et Colas G., (1988) L'insémination artificielle dans le rayon de Roquefort. *3rd World Congress on Sheep and Beef Cattle Breeding* 1, 183-185.

Briois M. et Guerin Y., (1995) Essais de diminution du nombre de spermatozoïdes par dose conduits au centre d'insémination artificielle ovine de la confédération de Roquefort. *Rencontres Recherches Ruminants* 2, 421-424.

Brito L. F., Silva A. E., Rodrigues L. H., Vieira F. V., Deragon L. A., *et al.* (2002) Effects of environmental factors, age and genotype on sperm production and semen quality in Bos indicus and Bos taurus AI bulls in Brazil. *Anim. Reprod. Sci.* 70, 181-190.

Brown B. W. (1994) A review of nutritional influences on reproduction in boars, bulls and rams. *Reprod. Nutr. Dev.* 34, 89-114.

Bunge R., Thomas D. L. et Stookey J. M. (1990) Factors affecting productivity of rambouillet ewes mated to ram lambs. *J. Anim. Sci.* 68, 2253-2262.

Butler W. R. (1998) Review: effect of protein nutrition on ovarian and uterine physiology in dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 81, 2533-2539.

Carvalheira J., Pollak E. J., Quaas R. L. et Blake R. W. (2002) An autoregressive repeatability animal model for test-day records in multiple lactations. *J. Dairy Sci.* 85, 2040-2045.

Carvalheira J. G., Blake R. W., Pollak E. J., Quaas R. L. et Duran-Castro C. V. (1998) Application of an autoregressive process to estimate genetic parameters and breeding values for daily milk yield in a tropical herd of Lucerna cattle and in United States Holstein herds. *J. Dairy Sci.* 81, 2738-2751.

Chang Y. M., Andersen-Ranberg I. M., Heringstad B., Gianola D. et Klemetsdal G. (2006) Bivariate analysis of number of services to conception and days open in norwegian red using a censored treshold-linear model. *J. Dairy Sci.* 89, 772-778.

Chemineau P., Cagnie Y., Guerin Y., Orgeur P. et Vallet J. C. (1991) Training manual on artificial insemination in sheep and goats. in *FAO Animal Production and Health. Paper n° 83*, R. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Italy,. pp. 222.

Chemineau P., Guerin Y., Delgadillo J. A., Leboeuf B., Briois M., *et al.*, (1989) Traitements photoperiodiques pour l'augmentation de la production spermatique. Mise en oeuvre pratique dans les centres d'insemination artificielle. *40th annual meeting of the EAAP*, Dublin, Ireland, 27-31 August 1989

Chemineau P., Malpaux B., Pelletiet J., Leboeuf B., Delgadillo J. A., *et al.* (1996) Emploi des implants de mélatonine et des traitements photopériodiques pour maîtriser la reproduction saisonnière chez les ovins et les caprins. *INRA prod. anim.* 9, 45-60.

Chemineau P., Pelletier J., Guerin Y., Colas G., Ravault J. P., *et al.* (1988) Photoperiodic and melatonin treatments for the control of seasonal reproduction in sheep and goats. *Reprod. Nutr. Dev.* 28, 409-422.

Cheng F. P., Wu J. T., Chan J. P., Wang J. S., Fung H. P., *et al.* (2004) The effect of different extenders on post-thaw sperm survival, acrosomal integrity and longevity in cryopreserved semen of Formosan Sika deer and Formosan Sambar deer. *Theriogenology* 61, 1605-1616.

Clarke S. E. et Hohenboken W. D. (1983) Estimation of repeatability, heritability and breed differences for lamb production. *J. Anim. Sci.* 56, 309-315.

Clement V., 1999 Estimation des paramètres génétiques des petits ruminants en milieu d'élevage traditionnel au Sénégal. Importance de la structure des données et du choix du modèle d'analyse, pp. 117. Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris.

Cognie Y., Bodin L. et Terqui M. (1984) The control of the time of ovulation in relation to the use of artificial insemination. *Insemination artificielle et amelioration genetique: bilan et perspectives critiques.* Toulouse-Auzeville, France, 23-24 novembre 1983.

Colas G. (1981) Variation saisonnière de la qualité du sperme chez le bélier Ile-de-France. II - Fécondance: relation avec les critères qualitatifs observés in vitro. *Reprod. Nutr. Dev.* 21, 399-407.

Colas G., Guerin Y., Clanet V. et Solari A. (1985) Influence of the photoperiod on the production and fecundity of spermatozoa in the adult Ile-de-France ram. *Reprod. Nutr. Dev.* 25, 101-111.

Colas G., Lefebvre J. et Guerin Y. (1988) recherche d'une prévision précoce de l'amplitude des variations saisonières du diamètre testiculaire et du pourcentage de spermatozoïdes anormaux chez le bélier Ile-de-france. 1. animaux nés en février. *Reprod. Nutr. Dev.* 28, 589-601.

Colas G., Lefebvre J. et Guerin Y. (1990) [Father-male offspring transmission of seasonal variations in testicular diameter and percentage of abnormal sperm in the Ile-de-France ram. 1. Male offspring born in February]. *Reprod. Nutr. Dev.* 30, 589-603.

Colas G., Thimonier J., Courot M. et Ortavant R. (1973) Fertilite, prolificite et fecondite pendant la saison sexuelle des brebis inseminees artificiellement apres traitement a l'acetate de fluorogestone. *Ann. Zootech.*22, 441-451.

Colenbrander B., Gadella B. M. et Stout T. A. (2003) The predictive value of semen analysis in the evaluation of stallion fertility. *Reprod Domest. Anim.* 38, 305-311.

Corbet N. J., Shepherd R. K., burrow H. M., Prayaga K. C., Van der Westhuizen J., *et al.* (2006) Evaluation of Bonsmara and Belmont red cattle breeds in south africa. 2. Genetic parameters for growth and fertility. *Aust. J. Exp. Agric.* 46, 213-223.

Correa J. R., Pace M. M. et Zavos P. M. (1997) Relationships among frozen-thawed sperm characteristics assessed via the routine semen analysis, sperm functional tests and fertility of bulls in an artificial insemination program. *Theriogenology* 48, 721-731.

Cox D. R. et Wermuth N. (1991) A simple approximation for bivariate and trivariate normal integrals. *Int. Stat. Rev.* 59, 263-269.

D'Alessandro A. G., Martemucci A. G., Colonna M. A. et Bellitti A. (2001) Post-thaw survival of ram spermatozoa and fertility after insemination as affected by prefreezing sperm concentration and extender composition. *Theriogenology* 55, 1159-70.

David I. (2006) Rapports par centre de l'étude de la production de semence et de la réussite de l'insémination artificielle. Rapport interne. *INRA-SAGA*

David I., Bodin L., Lagriffoul G., Leymarie C., Manfredi E., *et al.*, (2007a) Joint Genetic Analysis of Male and Female Fertility after AI in Sheep. *58th Annual Meeting EAAP*. Dublin, Ireland, 26-29 August 2007

David I., Bodin L., Lagriffoul G., Leymarie C., Manfredi E., *et al.* (2007b) Genetic Analysis of Male and Female Fertility after AI in Sheep: Comparison of Single Trait and Joint Models. *J. Dairy Sci.* 90, 3917-3923.

David I., Bodin L., Lagriffoul G., Manfredi E. et Robert-Granié C., (2006) Genetic parameters of ram semen traits using an animal model accounting for serial correlations. *8th World Congress Genetic Applied Livestock Production*. 13-18 August 2006, Belo-Horizonte, Brazil

David I., Bodin L., Lagriffoul G., Manfredi E. et Robert-Granié C. (2007c) Character process model for semen volume in AI rams: evaluation of correlation structures for long and short-term environmental effects. *Genet. Sel. Evol.* 39, 55-72.

David I., Druart X., Lagriffoul G., Manfredi E., Robert-Granié C., *et al.* (2007d) Genetic and environmental factors affecting semen traits in Lacaune and Manech tête rousse AI rams. *Genet. Sel. Evol.* 39, 405-419.

Davis R. O. et Katzd F. (1989) Computer-aided sperm analysis (CASA): image digitization and processing. *Biomater. artif. cells artif. organs* 17, 93-116.

Dawson K. S., Gennings C. et Carter W. H. (1997) Two graphical techniques useful in detecting correlation structure in repeated measures data. *Am. stat.* 51, 275-283.

del P. Schneider M., Strandberg E., Ducrocq V. et Roth A. (2006) Genetic evaluation of the interval from first to last insemination with survival analysis and linear models. *J. Dairy Sci.* 89, 4903-4906.

Dematawewa C. M. et Berger P. J. (1998) Genetic and phenotypic parameters for 305-day yield, fertility, and survival in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 81, 2700-2709.

Dempster A. P., Laird N. M. et Rubin D. B. (1977) Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J. R. Statist. Soc. B* 39, 1-38.

Dempster E. R. et Lerner I. M. (1950) Heritability of threshold characters. *Genetics* 35, 212-236.

Diggle P. J. (1988) An approach to the analysis of repeated measurements. *Biometrics* 44, 959-971.

Diggle P. J., Liang K. Y. et zeger S. L. (1994) Analysis of longitudinal data. oxford university press, oxford.

Donoghue K. A., Rekaya R., Bertrand J. K. et Misztal I. (2004a) Genetic evaluation of calving to first insemination using natural and artificial insemination mating data. *J. Anim. Sci.* 82, 362-367.

Donoghue K. A., Rekaya R., Bertrand J. K. et Misztal I. (2004b) Threshold-linear analysis of measures of fertility in artificial insemination data and days to calving in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 82, 987-93.

Donovan A., hanrahan J. P., Kummen E., Duffy P. et Boland M. P. (2004) Fertility in the ewe following cervical insemination with fresh or frozen-thawed semen at a natural or synchronised oestrus. *Anim. Rep. Sci.* 84, 359-368.

Druet T., Jaffrezic F., Boichard D. et Ducrocq V. (2003) Modeling lactation curves and estimation of genetic parameters for first lactation test-day records of french Holstein cows. *J. Dairy Sci.* 86, 2480-2490.

Ducrocq V., (1994) Approches algorithmiques de modèle animal. *Séminaire modèle animal, INRA*, 13-24.

Duval P., Belloc J. P., Albaret M., Girou P. et Barillet F., (1995) Study of factors affecting variation in sexual function of Lacaune dairy rams and fertility of inseminated ewes. *Rencontres Recherches Ruminants* 2, 429-434.

El Amiri B., Karen A., cognié Y., sousa N. M., Hornick J. L., *et al.* (2003) Diagnostic et suivi de gestation chez la brebis: réalités et perspectives. *INRA Prod. Anim.* 16, 79-90.

El-Saied U. M., Carriedo J. A., de la Fuente L. F. et San Primitivo F. (1999) Genetic parameters of lactation cell counts and milk and protein yields in dairy ewes. *J. Dairy Sci.* 82, 639-44.

Evans G. et Maxwell W. M. C. (1987) Salamon's artificial insemination of sheep and goats, (éds). Butterworth, Londres. 194 p.

Evenson D. et Jost L. (2000) sperm chromatine structure assay is useful for fertility assessment. *Methods Cell Sci.* 22, 169-189.

Everett R. W., Bean B. et Foote R. H. (1978) Sources of variation of semen output. *J. Dairy Sci.* 61, 90-5.

Farrell P. B., Presicce G. A., Brockett C. C. et Foote R. H. (1998) Quantification of bull sperm characteristics measured by CASA and the relationship to fertility. *Theriogenology* 49, 871-879.

Fernandez-Abella D., Preve M. O. et Villegas N. (2003) Insemination time and dilution rate of cooled and chilled ram semen affects fertility. *Theriogenology* 60, 21-26.

Findlater R. C., Haresign W., Curnock R. M. et Beck N. F. G. (1991) Evaluation of intrauterine insemination of sheep with frozen semen: effects of time of insemination and semen dose on conception rates. *Anim. Prod.* 53, 89-96.

Foote R. H. (2003) Fertility estimation: a review of past experience and future prospects. *Anim. Reprod. Sci.* 75, 119-139.

Forgaty N. M., dickerson G. E. et Young L. D. (1985) Lamb production and its components in pure breeds and composite lines. III. Genetic parameters. *J. Anim. Sci.* 60, 40-57.

Foulley J. L. (1992) Prediction of selection response for threshold dichotomous traits. *Genetics* 132, 1187-1194.

Foulley J. L. et Manfredi E. (1991) Approches statistiques de l'évaluation génétique des reproducteurs pour des caractères binaire à seuil. *Genet. Sel. Evol.* 23, 309-338.

Froman D. P., Pizzari T., Feltmann A. J., Castillo-Juarez H. et Birkhead T. R. (2002) Sperm mobility: mechanisms of fertilizing efficiency, genetic variation and phenotypic relationship with male status in the domestic fowl, Gallus gallus domesticus. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269, 607-612.

Fuerst-Waltl B., Schwarzenbacher H., Perner C. et Sölkner J. (2006) Effects of age and environmental factors on semen production and semen quality of Austrian Simmental bulls. *Anim. Reprod. Sci.* 95, 27-37.

Gabina D. (1990) Les nouvelles techniques de reproduction et les programmes de sélection chez les ovins laitiers. *Options méditerranéennes Sér. A* 12, 49-55.

Gabriel K.R. (1962). Ante-dependence analysis of an ordered set of variables. *Ann. Math. Stat.* 33, 201–212.

Gadea J. (2005) Sperm factors related to in vitro and in vivo porcine fertility. *Theriogenology* 63, 431-444.

Garcia-Ispierto I. (2007) Factors affecting the fertility of high producing dairy herds in northeastern Spain. *Theriogenology* 67, 632-638.

Garcia-Tomas M., Sanchez J., Rafel O., Ramon J. et Piles M. (2005) Variability, repeatability and phenotypic relationships of several characteristics of production and semen quality in rabbit. *Anim. Reprod. Sci.* 93, 88-100.

Gelman A. et Rubin D. B. (1992) Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Stat. Sci.* 7, 457-472.

Gianola D. (1982) Theory and analysis of threshold characters. *J. Anim. Sci.* 54, 1079-1096.

Gianola D. et Foulley J. L. (1983) sire evaluation for ordered categorical data with a treshold model. *Gen. Sel. Evol.* 15, 201-224.

Gianola D. et Sorensen D. (2004) Quantitative genetic models for describing simultaneous and recursive relationships between phenotypes. *Genetics* 167, 1407-24.

Gil J., Lundeheim N., Soderquist L. et Rodriguez-Martinez H. (2003a) Influence of extender, temperature, and addition of glycerol on post-thaw sperm parameters in ram semen. *Theriogenology* 59, 1241-55.

Gil J., Rodriguez-Irazoqui M., Lundeheim N., Soderquist L. et Rodriguez-Martinez H. (2003b) Fertility of ram semen frozen in Bioexcell and used for cervical artificial insemination. *Theriogenology* 59, 1157-70.

Gil J., Soderquist L. et Rodriguez-Martinez H. (2000) Influence of centrifugation and different extenders on post-thaw sperm quality of ram semen. *Theriogenology* 54, 93-108.

Gilmour A. R., Anderson R. D. et Rae A. C. (1985) The analysis of binomial data by a generalized linear mixed model. *Biometrika* 72, 593-599.

Gilmour A. R., Gogel B. J., Cullis B. R., Welham S. J. et Thompson R. (2002) ASReml User Guide Release 1.0. V. I.

Gilmour A. R. et Thompson R., (2006) Statistical models for multidimensional (longitudinal/spatial) data. *8th World Congress Genetic Applied Livestock Production*. 13-18 August 2006, Belo-Horizonte, Brazil

Gonzalez-Recio O. et Alenda R. (2005) Genetic parameters for female fertility traits and a fertility index in spanish dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 88, 3282-3289.

Gonzalez-Recio O., Alenda R., Chang Y. M., Weigel K. et Gianola D. (2006) Selection for female fertility using censored fertility traits and investigation of the relationship with milk production. *J. Dairy Sci.* 89, 4438-4444.

Gonzalez-Recio O., Chang Y. M., Gianola D. et Weigel K. A. (2005) Number of inseminations to conception in Holstein cows using censored records and time-dependent covariates. *J. Dairy Sci.* 88, 3655-3662.

Gootwine E. et Pollott G. E. (2000) factors affecting milk production in improved awassi dairy ewes. *Anim. Sci.* 71, 607-615.

Grimard B., Freret S., Chevallier A., Pinto A., Ponsart C., *et al.* (2006) Genetic and environmental factors influencing first service conception rate and late embryonic/foetal mortality in low fertility dairy herds. *Anim. Reprod. Sci.* 91, 31-44.

Guérin Y., Locatelli Y., Comizolli P., Mauget R., Mermillod P., *et al.* (2003) Conservation et utilisation du sperme epididymaire d'ovins et de cervidés en insémination artificielle et fécondation in vitro. *Les actes du BRG* 4, 173-183.

Gundogan M. et Demirci E. (2003) Monthly changes in some reproductive parameters and in testosterone and thyroxine values of rams throughout one year under continental climate conditions. *Dtsch. Tierarztl. Wochenschr.* 110, 450-453.

Hahn J., Foote R. H. et Seidel G. E., Jr. (1969) Testicular growth and related sperm output in dairy bulls. *J. Anim. Sci.* 29, 41-47.

Hardin D. R., Chenoweth P. J., Friend T. H. et Randel R. D. (1981) Seasonal variation in seminal parameters and libido of angus and brahman bulls. *J. Anim. Sci.* 53(Suppl. 1), 27-29.

Harville D. et Mee R. (1984) A mixed-model procedure for analyzing ordered categorical data. *Biometrics* 40, 393-408.

Harville D. A. (1977) maximum likelihood approaches to variance component estimation and to related problem. *J. amer. Stat. Assoc.* 72, 320-338.

Hayes J. F., Cue R. I. et Monardes H. G. (1992) Estimates of repeatability of reproductive measures in Canadian Holstein. *J. Dairy Sci.* 75, 1701-1706.

Henderson C. R., (1973) Sire evaluation and genetic trend. *Symposium of Animal Breeding and Genetics in honor of Dr J.L. Lush*, 10-41.

Henderson C. R., Jr. (1963) Selection index and expected genetic advance. in *Roc. Statistical Genet. and Plant Breeding*, N.-N. P. 982, 141-163.

Henderson C. R., Jr. (1982) Analysis of covariance in the mixed model: higher-level, nonhomogeneous, and random regressions. *Biometrics* 38, 623-640.

Hoeschele I. et Tier B. (1995) Estimation of variance components of threshold characters by marginal posterior modes and means via gibbs sampling. *Genet. Sel. Evol.* 27, 519-540.

Hulet C. V., Foote W. C. et Blackwell R. L. (1965) Relationship of semen quality and fertility in the ram to fecundity in the ewe. 9, 311-315.

Humblot P., (1999) Utilisation de l'insémination artificielle et du transfert embryonnaire en france, leur impact sur la limitation des problèmes sanitaires. *Biotechnologies de la reproduction animale et sécurité sanitaire des aliments*.

Humblot P., Bianchi M., Mechekour F., Nibart M. et Thibier M. (1986) Effets respectifs du taureau sur les taux de non fécondation et de mortalité embryonnaire précoce après superovulation. *EL et Ins* 211, 15-25.

Humblot P. et Ducrocq V. (1996) [Genetic determinism of sperm production in bulls]. *Contracept. Fertil. Sex.* 24, 617-623.

ICAR, 2007 Recording Guidelines, pp. 505, edited by ICAR.

Iljinskaja T. P. (1966) Change in the testes of bulls of different ages. *veterinariya* 43, 67.

Interbull, 2007 Routine genetic evaluation for dairy production traits.

Jaffrezic F. et Pletcher S. D. (2000) Statistical models for estimating the genetic basis of repeated measures and other function-valued traits. *Genetics* 156, 913-922.

Jaffrezic F., Thompson R. et Pletcher S. D. (2004a) Multivariate character process models for the analysis of two or more correlated function-valued traits. *Genetics* 168, 477-487.

Jaffrezic F., Venot E., Laloe D., Vinet A. et Renand G. (2004b) Use of structured antedependence models for the genetic analysis of growth curves. *J. Anim. Sci.* 82, 3465-3473.

Jagusiak W. (2005) Fertility measures in Polish black-and-white cattle. 1. genetic parameters of heifer fertility traits. *J. Anim. Feed Sci.* 14, 423-433.

Jagusiak W. (2006) Fertility measures in Polish black-and-white cattle. 4. Phenotypic and genetic correlations between fertility measures and type traits. *J. Anim. Feed Sci.* 15, 555-567.

Jamrozik J. L., Schaeffer L. R. et Dekkers J. C. (1997) Genetic evaluation of dairy cattle using test day yields and random regression model. *J. Dairy Sci.* 80, 1217-1226.

Januskauskas A., Johannisson A. et Rodriguez-Martinez H. (2003) Subtle membrane changes in cryopreserved bull semen in relation with sperm viability, chromatin structure, and field fertility. *Theriogenology* 60, 743-758.

Jennings J. J. et McWeeney J. (1976) Effect of frequent ejaculation on semen characteristics in rams. *Vet. Rec.* 98, 230-233.

Jensen J. (2001) Genetic evaluation of dairy cattle using test-day models. *J. Dairy Sci.* 84, 2803-2812.

Jouannet P., Wang C., Eustache F., Kold-Jensen T. et Auger J. (2001) Semen quality and male reproductive health: the controversy about human sperm concentration decline. *Apmis* 109, 333-344.

Kaabi M., Alvarez M., anel E., Chamorro C. A., boixo J. C., *et al.* (2006) Influence of breed and age on morphometry and depth of inseminating catheter penetration in the ewe cervix: a post mortem study. *Theriogenology* 66, 1876-1883.

Kadarmideen H. N., Thompson R., Coffey M. P. et Kossaibati M. A. (2003) Genetic parameters and evaluations from single- and multiple-trait analysis of dairy cow fertility and milk production. *Liv. Prod. Sci.* 81, 183-195.

Kadarmideen H. N., Thompson R. et Simm G. (2000) Linear and threshold model genetic parameters for disease, fertility and milk production in dairy cattle. *Anim. Sci.* 71, 411-419.

Kendall N. R., McMullen S., Green A. et Rodway R. G. (2000) The effect of a zinc, cobalt and selenium soluble glass bolus on trace element status and semen quality of ram lambs. *Anim. Reprod. Sci.* 62, 277-283.

Kettunen A., Mäntysaari E. A., Strandén I., Pösö J. et Lidauer M., (1998) Estimation of genetic parameters for first lactation test day milk production using random regression models. *6th World Congress Genetic Applied Livestock Production* 23, 307-310.

Kirkpatrick M. et Heckman N. (1989) A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinitedimensional characters. *J. Math. Biol.* 27, 429-450.

Kirkpatrick M., Lofsvold D. et Bulmer M. (1990) analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics* 124, 979-993.

Koerhuis A. N. M. et Thompson R. (1997) Models to estimate maternal effects for juvenil body weight in broiler chickens. *Gen. Sel. Evol.* 29, 225-249.

Kumar N., Verma R. P., Singh L. P., Varshney V. P. et Dass R. S. (2006) Effect of different levels and sources of zinc supplementation on quantitative and qualitative semen attributes and serum testosterone level in crossbred cattle (Bos indicus x Bos taurus) bulls. *Reprod. Nutr. Dev.* 46, 663-675.

Kunavongkrit A., Suriyasomboon A., Lundeheim N., Heard T. W. et Einarsson S. (2005) Management and sperm production of boars under differing environmental conditions. *Theriogenology* 63, 657-667.

Langford G. A., Shrestha J. N. B. et Marcus G. J. (1989) Repeatability of scrotal size and semen quality measurements in rams in a short-day light regime. *Anim. Reprod. Sci.* 19, 19-27.

Larsson B. et Rodriguez-Martinez H. (2000) Can we use in vitro fertilization tests to predict semen fertility? *Anim. Reprod. Sci.* 60, 327-336.

Legarra A. et Robert C., (2006) Computation of recursive models and an example on fertility traits. *8th World Congress Genetic Applied Livestock Production* Belo Horizonte, Brazil, 13-18 August 2006

Lesaffre E., Todem D. et Verbeke G. (2000) Flexible modelling of the covariance matrix in a linear random effects model. *Biometrical J.* 42, 807-822.

Leymarie C., 2005 Etude de la fertilité des ovins après insémination artificielle : mise en place d'une base de données et analyse préliminaire de la fertilité des lots., pp. 39. Enita Clermont.

Liang K. Y. et zeger S. L. (1986) Longitudinal data analysis using generalized linear models. *Biometrika* 73, 13-22.

Lincoln G. A. et Short R. V. (1980) Seasonal breeding:nature's contraceptive. *Recent Prog. Horm. Res.* 36, 1-51.

Linford E., Glover F. A., Bishop C. et Stewart D. L. (1976) The relationship between semen evaluation methods and fertility in the bull. *J. Reprod. Fertil.* 47, 283-291.

Lopez de Maturana E., Legarra A., Varona L. et Ugarte E. (2007) Analysis of fertility and dystocia in Holsteins using recursive models to handle censored and categorical data. *J. Dairy Sci.* 90, 2012-2024.

Lucy M. C. (2001) Reproductive loss in high-producing dairy cattle: where will it end? *J. Dairy Sci.* 84, 1277-1293.

Luo M. F., Boettcher P. J. et Schaeffer L. R. (2001) Bayesian inference for categorical traits with an application to variance component estimation. *J. Dairy Sci.* 84, 694-704.

Mackey D. R., Gordon A. W., McCoy M. A., Verner M. et Mayne C. S. (2007) Associations between genetic merit for milk production and animal parameters and the fertility performance of dairy cows. *Animal* 1, 29.

Magistrini M. (1999) La qualité des spermatozoïdes et du plasma séminal: quelles sont les fonctions explorables? *INRA Prod. Anim.* 12, 350-352.

Magnussen S. et Kremer A. (1995) The beta-binomial model for estimating heritabilities of binary traits. *T.A.G.* 91, 544-552.

Malo A. F., Garde J. J., Soler A. J., Garcia A. J., Gomendio M., *et al.* (2004) Male Fertility in Natural Populations of Red Deer Is Determined by Sperm Velocity and the Proportion of Normal Spermatozoa. *Biol. Reprod.* 72, 822–829.

Manfredi E., Leboeuf B., Bodin L., Boue P. et Humblot P., (1998) Source de variation génétiques et non génétiques des caractéristiques de production de semence chez le bouc. *Rencontres Recherches Ruminants* 5, 37-39.

Maria G. A., Boldman K. G. et Van Vleck L. D. (1992) Estimates of variances due to direct and maternal effects for growth traits of Romanov sheep. *J. Anim. Sci.* 71, 845-849.

Mathevon M., Buhr M. M. et Dekkers J. C. (1998) Environmental, management, and genetic factors affecting semen production in Holstein bulls. *J. Dairy Sci.* 81, 3321-3330.

Matos C. A., Thomas D. L., Gianola D., Perez-Enciso M. et Young L. D. (1997a) Genetic analysis of discrete reproductive traits in sheep using linear and nonlinear models: I. Estimation of genetic parameters. *J. Anim. Sci.* 75, 76-87.

Matos C. A., Thomas D. L., Gianola D., Perez-Enciso M. et Young L. D. (1997b) Genetic analysis of discrete reproductive traits in sheep using linear and nonlinear models: II. Goodness of fit and predictive ability. *J. Anim. Sci.* 75, 88-94.

Maxwell W. M. C. et Salamon S. (1993) Liquid storage of ram semen: a review. *Reprod. Fertil. Dev.* 5, 613-638.

Meijering A. et Gianola D. (1985) Linear versus nonlinear methods of sire evaluation for categorical traits: A simulation study. *Genet. Sel. Evol.* 17, 115-131.

Melendez P. et Pinedo P. (2007) The association between reproductive performance and milk yield in Chilean holstein cattle. *J. Dairy Sci.* 90, 184-192.

Meyer K. (1995) Estimates of genetic parameters for mature weight of australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. *Livest. Prod. Sci.* 44, 125-137.

Meyer K. (1998) Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. *Genet. Sel. Evol.* 30, 221-240.

Meyer K. (2000) Random regressions to model phenotypic variation in monthly weights of Australian beef cows. *Livest. Prod. Sci.* 65, 19-38.

Minick Bormann J., Totir L. R., Kachman S. D., Fernando L. R. et Wilson D. E. (2006) Pregnancy rate and first-service conception rate in angus heifers. *J. Anim. Sci.* 84, 2022-2025.

Misztal I., Gianola D. et Foulley J. L. (1989) Computing aspects of a nonlinear method of sire evaluation for categorical data. *J. Dairy Sci.* 72, 1557-1568.

Misztal T., Romanowicz K. et Barcikowski B. (2002) Melatonin-a modulator of the GnRH/LH axis in sheep. *Reprod. Biology* 2, 267-275.

Moreno C., Sorensen D., Garcia-cortes L. A., Varona L. et Altarriba J. (1997) On biased inferences about variance components in the binary threshold model. *Gen. sel. Evol.* 29, 145-160.

Morrell C. H. (1998) Likelihood ratio testing of variance components in the linear mixed-effects model using restricted maximum likelihood. *Biometrics* 54, 1560-1568.

Nadarajah K., Burnside E. B. et Schaeffer L. R. (1988) Genetic parameters for fertility of dairy bulls. *J. Dairy Sci.* 71, 2730-2734.

Niare T. M., 1984 Relations mesures testiculaires-qualité semence : effet "direct" du mâle sur la fertilité (ovins), pp. 67. ENSAT, toulouse.

Nishida A., Aziz M. A., Nishida S. et Suzuki K. (2006) Modelling number of services per conception of Japanese Black cattle by random regression. *J. Anim. Breed. Genet.* 123, 56-63.

Nunez-anton V. et Zimmerman D. L. (2000) Modeling non-stationary longitudinal data. *Biometrics* 56, 699-705.

Ollero M., Muino-Blanco T., Lopez-Perez M. J. et Cebrian-Perez J. A. (1996) Viability of ram spermatozoa in relation to the abstinence period and successive ejaculations. *Int. J. Androl.* 19, 287-292.

Patterson H. D. et Thompson R. (1971) Recovery of interblock information when block sizes are unequal. *Biometrika* 58, 545-554.

Pelpeko E. W. et Clegg T. (1965) Studies of mating behaviour and some factors influencing the sexual response in the male sheep Ovis aries. *Anim. Behav.* 13, 249-257.

Perret G. et Lagriffoul G., (2005) Compte rendu annuel sur l'insémination artificielle ovine, pp. 31, edited by I. d. l'élevage-ANIO. Institut de l'élevage-ANIO.

Perret G. et Lagriffoul G. (2006) Compte rendu annuel sur l'insémination artificielle ovine, pp. 31, edited by I. d. l'élevage-ANIO. Institut de l'élevage-ANIO.

Piles M., Rafel O., Ramon J. et Varona L. (2005) Genetic parameters of fertility in two lines of rabbits with different reproductive potential. *J. Anim. Sci.* 83, 340-343.

Pletcher S. D. et Geyer C. J. (1999) The genetic analysis of age-dependent traits: modeling the character process. *Genetics* 153, 825-835.

Pollott G. E. et Gootwine E. (2004) Reproductive performance and milk production of Assaf sheep in an intensive management system. *J. Dairy Sci.* 87, 3690-703.

Ponsart C., Gérard O. et Caplin S. (2004) L'insémination: historique, état des lieux chez l'animal. *Gyn. Obs. Fert.* 32, 880-886.

Prado V., Orihuela A., Lozano S. et Perez-Leon I. (2002) Management of the female stimulus during semen collection and its association with libido re-establishment and semen characteristics of goats. *J. Anim. Sci.* 80, 1520-1523.

Price E. O., Erhard H., Borgwardt R. et Dally M. R. (1992) Measures of libido and their relation to serving capacity in the ram. *J. Anim. Sci.* 70, 3376-3380.

Pryce J. E. et Harris B. L. (2006) Genetics of Body Condition Score in New Zealand Dairy Cows. *J. Dairy Sci.* 89, 4424-4432.

Purvis I., 1985 Genetic relationships between male and female reproductive traits, *university*. New England, Armidale, Australia.

Rae M. T., Kyle C. E., Miller D. W., Hammond A. J., Brooks A. N., *et al.* (2002) The effects of undernutrition, in utero, on reproductive function in adult male and female sheep. *Anim. Reprod. Sci.* 72, 63-71.

Ramirez-Valverde R., Misztal I. et Bertrand J. K. (2001) Comparison of threshold vs linear and animal vs sire models for predicting direct and maternal genetic effects on calving difficulty in beef cattle. *J. Anim. Sci.* 79, 333-338.

Ranberg I. M. A., Heringstad B., Klemetsdal G., Svendsen M. et Steine T. (2003) Heifer fertility in Norwegian dairy cattle: variance components and genetic change. *J. Dairy Sci.* 86, 2706-2714.

Rege J. E., Toe F., Mukasa-Mugerwa E., Tembely S., Anindo D., *et al.* (2000) Reproductive characteristics of Ethiopian highland sheep. II. Genetic parameters of semen characteristics and their relationships with testicular measurements in ram lambs. *Small Rumin. Res.* 37, 173-187.

Robert-Granie C., Foulley J. L., Maza E. et Rupp R. (2004) Statistical analysis of somatic cell scores via mixed model methodology for longitudinal data. *Anim. Res.* 53, 259-273.

Robert-Granié C., Heude B. et Foulley J. L. (2002) Modelling the growth curve of Maine-Anjou beef cattle using heteroskedastic random coefficients models. *Genet. Sel. Evol.* 34, 423-445.

Robinson D. L. (1996) Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus cattle. *Livest. Prod. Sci.* 45, 1-11.

Robinson J. A. B. et Buhr M. M. (2005) Impact of genetic selection on management of boar replacement. *Theriogenology* 63, 668-678.

Roche J. R. (2007) Associations among body condition score, body weight, and reproductive performance in seasonal-calving dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 90, 376-391.

Rodriguez-Martinez H. (2003) Laboratory semen assessment and prediction of fertility: still utopia? *Reprod. Domest. Anim.* 38, 312-318.

Rosa H. J., Juniper D. T. et Bryant M. J. (2000) Effects of recent sexual experience and melatonin treatment of rams on plasma testosterone concentration, sexual behaviour and ability to induce ovulation in seasonally anoestrous ewes. *J Reprod Fertil* 120, 169-176.

Saacke R. G. et White J. M., (1972) Semen quality tests and their relationships to fertility. *4th Technical conference on artificial insemination and reproduction*, 22-27.

Salamon S. et Maxwell W. M. C. (1995) Frozen storage of ram semen I. Processing, freezing, thawing and fertility after cervical insemination. *Anim. Reprod. Sci.* 37, 185-249.

Salamon S. et Maxwell W. M. C. (2000) Storage of ram semen. *Anim. Reprod. Sci.* 62, 77-111.

Salhab S. A., Zarkawi M., Wardeh M. F., Al-Masri M. R. et Kassem R. (2003) Characterization and evaluation of semen in growing Awassi ram lambs. *Trop. Anim. Health Prod.* 35, 455-463.

Salvador I. V.-d.-C., MP; Bernacer, J; Gomez, EA; Silvestre, MA (2005) Factors affecting pregnancy rate in artificial insemination with frozen semen during non-breeding season in Murciano-Granadina goats: A field assay. *Reprod. Domest. Anim.* 40, 526-529.

SAS® (1999) SAS Institute Inc., SAS/STAT Software. version8.

Sawalha R. M., Keown J. F., Kachman S. D. et Van Vleck L. D. (2005a) Evaluation of autoregressive covariance structures for test-day records of Holstein cows: estimates of parameters. *J. Dairy Sci.* 88, 2632-3642.

Sawalha R. M., Keown J. F., Kachman S. D. et Van Vleck L. D. (2005b) Genetic evaluation of dairy cattle with test-day models with autoregressive covariance structures and with a 305-d model. *J. Dairy Sci.* 88, 3346-3353.

Schaeffer L. R. et Dekkers J. C. M., (1994) Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. *5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*.18, 443. Guelph, Ontario, Canada

Serrano M., Diaz C. et Carabano M. J., (2006) Modelling sperm motility of holstein bulls using random regression methodology. *8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*. Belo Horizonte, Brazil 13-18 August 2006

Smital J., Wolf J. et De Sousa L. L. (2005) Estimation of genetic parameters of semen characteristics and reproductive traits in AI boars. *Anim. Reprod. Sci.* 86, 119-130.

Snowder G. D., Stellflug J. N. et Van Vleck L. D. (2002) Heritability and repeatability of sexual performance scores of rams. *J. Anim. Sci.* 80, 1508-1511.

Sorensen D., Andersen S., Gianola D. et Korsgaard I. (1995) Bayesian inference in threshold models using Gibbs sampling. *Gen. Sel. Evol.* 27, 229-249.

Spangler M. L., Sapp R. L., Rekaya R. et Bertrand J. K. (2006) Success at first insemination in Australian Angus cattle: analysis of uncertain binary responses. *J. Anim. Sci.* 84, 20-24.

Speirs A. L., Lopata A., Grnow M. J., Kellow G. N. et Johnston W. I. H. (1983) Analysis of the benefits and risks of multiple embryo transfer. *Fertility and Sterility* 39, 468-471.

Stalhammar E. M., Janson L. et Philipsson J. (1994) Genetic studies on fertility in AI bulls. II. environmental and genetic effects on non-return rates of young bulls. *Anim. Reprod. Sci.* 34, 193-207.

Stellflug J. N. et Berardinelli J. G. (2002) Ram mating behavior after long-term selection for reproductive rate in Rambouillet ewes. *J. Anim. Sci.* 80, 2588-2593.

Sweeney T., Fox J., Robertson L., Kelly G., Duffy P., *et al.* (2007) Postnatal exposure to octylphenol decreases semen quality in the adult ram. *Theriogenology* 67, 1068.

Tempelman R. J. (1998) Generalized linear mixed models in dairy cattle breeding. *J. Dairy Sci.* 81, 1428-1444.

VanRaden P. M., Sanders A. H., Tooker M. E., Miller R. H., Norman H. D., *et al.* (2004) Development of a national genetic evaluation for cow fertility. *J. Dairy Sci.* 87, 2285-2292.

Varona L., Misztal I. et Bertrand J. K. (1999a) Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: I. Variance component estimation. *J. Dairy Sci.* 77, 1994-2002.

Varona L., Misztal I. et Bertrand J. K. (1999b) Threshold-linear versus linear-linear analysis of birth weight and calving ease using an animal model: II. Comparison of models. *J. Dairy Sci.* 77, 2003-2007.

Varona L. et Noguera J. L. (2001) Variance components of fertility in Spanish Landrace pigs. *Livest. Prod. Sci.* 67, 217-221.

Verbeke G., Lesaffre E. et Brant L. J. (1998) The detection of residual serial correlation in linear mixed models. *Stat. Med.* 17, 1391-1402.

Verbeke G. et Molenberghs G. (1997) Linear mixed models for longitudinal data, Hardcover.

Vulcano G. J., Moses D. F., Valcarcel A. et De las Heras M. A. (1998) a lineal equation for the classification of progressive and hyperactive spermatozoa. *Mathematical biosciences* 149, 77-93.

Wall E., Brotherstone S., Woolliams J. A., Banos G. et Coffey M. P. (2003) Genetic evaluation of fertility using direct and correlated traits. *J. Dairy Sci.* 86, 4093-4102.

Weigel K. A. et Rekaya R. (2000) Genetic parameters for reproductive traits of Holstein cattle in California and Minnesota. *J. Dairy Sci.* 83, 1072-1080.

Weller J. I., Misztal I. et Gianola D. (1988) Genetic analysis of dystocia and calf mortality in israeli-holstein by treshold and linear model. *J. Dairy Sci.* 71, 2491-2501.

Weller J. I. et Ron M. (1992) Genetic-Analysis of Fertility Traits in Israeli Holsteins by Linear and Threshold Models. *J. Dairy Sci.* 75, 2541-2548.

Wilham R. L. (1963) The covariance between relatives for characters composed of components contributes by related individuals. *Biometrics* 19, 18-27.

Willett E. L. et Ohms J. I. (1957) Measurement of testicular size and its relation to production of spermatozoa by bulls. *J. Dairy Sci.* 40, 1559-1569.

Wilmink J. B. M. (1987) Adjustement of test-day milk, fat, and protein yields for age season and stage of lactation. *Livest. Prod. Sci.* 16, 335-348.

Wright S. (1934) An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. *Genetics* 19, 506-536.

Zhang B. R., Larsson B., Lundeheim N., Haard M. G. et Rodriguez-Martinez H. (1999a) Prediction of bull fertility by combined in vitro assessments of frozen-thawed semen from young dairy bulls entering an AI-programme. *Int. J. Androl.* 22, 253-260.

Zhang S. C., Wang H. Y. et Wang J. D. (1999b) Analysis of change in sperm quality of Chinese fertile men during 1981-1996. *Shengzhi Yu Biyun* 10, 33-39.

Zhou H. et Weinberg C. R. (1996) Modeling conception as an aggregated bernouilli outcome with latent variables via the EM algorithm. *Biometrics* 52, 945-954.

ANNEXES

annexe1

TAB. 4.5 – Informations disponibles aprés centralisation des données

Collecte	Préparation, déroulement IA	Carrière femelle	parentés
Identifiant du bélier*	Date insémination*	Date de mise bas*	Pére
Date de collecte*	Identifiant femelle*	Mode de reproduction	Mére
Type de collecte (paternité / mélange)	Identifiant du mâle d'insémination*	Production de Lait	Date de naissance
Nb. Sauts	n° d'élevage de la femelle	Nombre d'agneaux	Race*
Heure de collecte	Heure de retrait d'éponge	Durée de lactation	
Volume	Heure d'insémination		
Concentration	Inséminateur		
Motilité	Opérateur de pose éponge		
Concentration paillette	Opérateur retrait éponge		
	Dose de PMSG		
	N° de lot d'insémination		
	Type d'éponge		

annexe 2

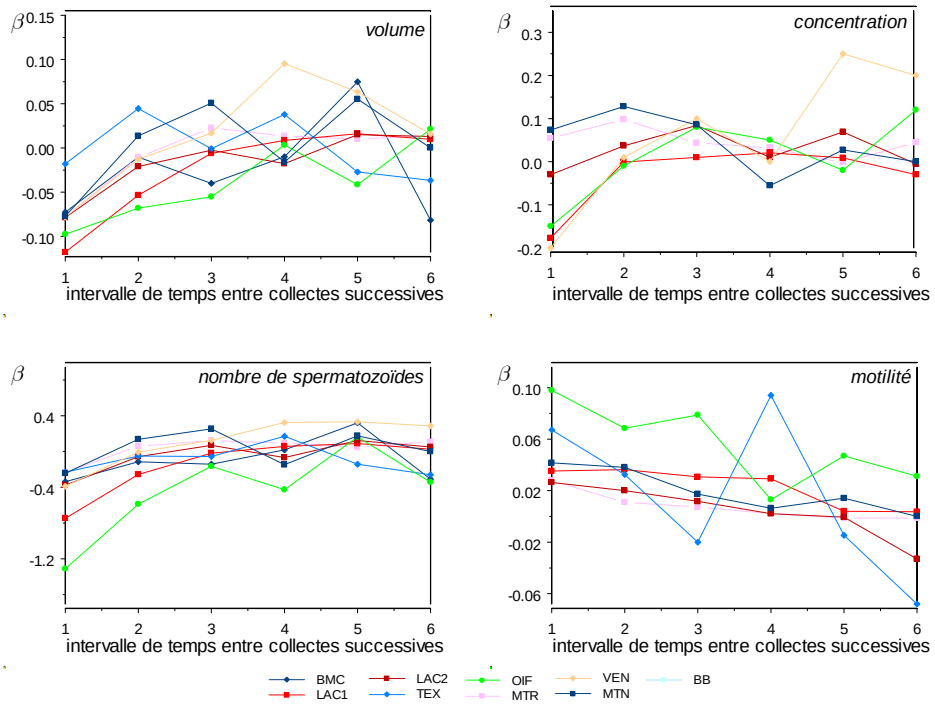


FIG. 4.7 – Effet de l'intervalle de temps entre collecte pour les béliers adultes

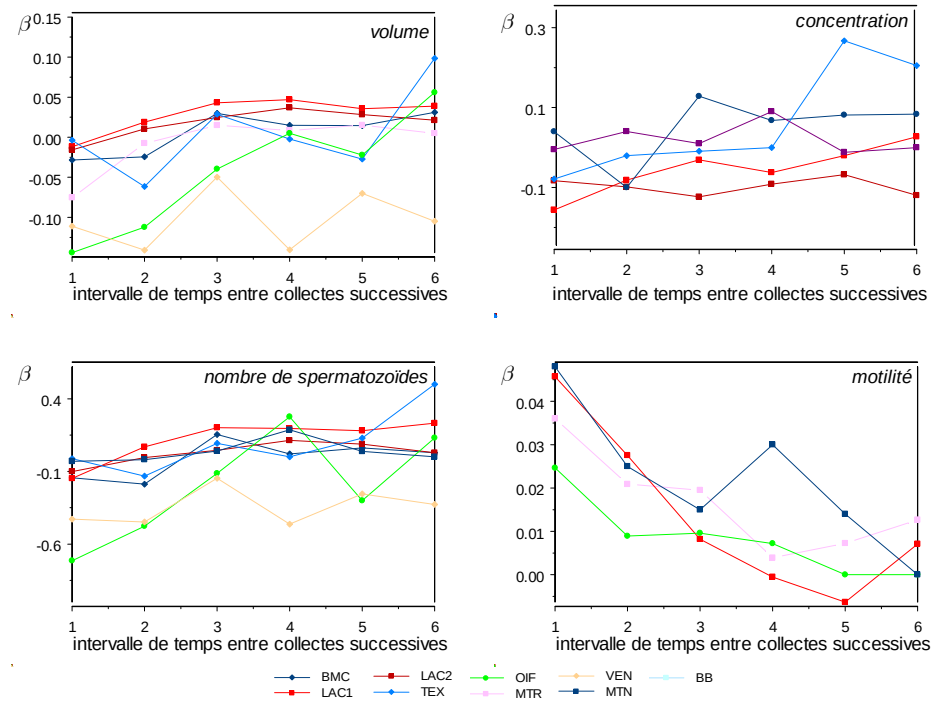


FIG. 4.8 – Effet de l'intervalle de temps entre collecte pour les jeunes béliers

FORMATIONS SUIVIES

- **Initiation au logiciel Endnote** (2005),*INRA*, 9-10 février 2005, Castanet-Tolosan
- **Préparation à l'insertion professionnelle, première année** (2005),*(*ABIES),7-8 Mars 2005, INAPG
- **Introduction à l'analyse bayésienne et à MCMC** (2005),*INRA-SAGA, A. Blasco*, 9,10,23 et 24 Mars 2005, Castanet-Tolosan
- **Séminaire du département de génétique animale "MCMC"** (2005),*INRA DGA*,30 Mai-2 avril 2005, La Londe-les-Maures
- **Séminaire des thésards du département de génétique animale** (2005),*INRA DGA*, 19-20 Mai 2005, Castanet-Tolosan
- **Option théorie de la sélection et évaluation génétique des reproducteurs du Master STV** (2005), *INAPG*, 25 Octobre-24 Novembre 2005 (29 h), INAPG-INRA Jouy-en-Josas

- **PERL5** (2006), *INRA*, 6-7 Février 2006, Castanet-Tolosan
- **Journées ABIES** (2006),*(*ABIES), 8-9 Mars 2006, INAPG
- **Séminaire des thésards du département de génétique animale** (2006),*INRA DGA*, 30-31 Mai 2006, Limoges
- **Anglais extensif** (2006),*INRA*, sept-dec 2006 (16H30), Castanet-Tolosan

- **Préparation à l'insertion professionnelle, troisième année** (2007), *ABIES*, 2-4 avril 2007, INAPG
- **Séminaire des thésards du département de génétique animale** (2007),*INRA DGA*, 25-26 Avril 2007, Jouy-en-Josas
- **Computational techniques in animal breeding** (2006), *INRA, I. Misztal*, 1-9 Juin 2006, Castanet-Tolosan
- **Nouveau chapitre de la thèse** (2007), *ABG*, Printemps 2007, INAPG
- **Ecole chercheurs : Génomique des caractères complexes** (2007), *INRA*, 20-25 mai 2007, La Colle sur Loup, France.

PUBLICATIONS SCIENTIFIQUES

- David I., Bodin L., Lagriffoul G., Manfredi E. et Robert-Granié C. (2007) Character process model for semen volume in AI rams : evaluation of correlation structures for long and short-term environmental effects. *Genet. Sel. Evol.* 39, 55-72.
- David I., Druart X., Lagriffoul G., Manfredi E., Robert-Granié C. et Bodin L. (2007) Genetic and environmental factors affecting semen traits in Lacaune and Manech tête rousse AI rams. *Genet. Sel. Evol.* 39, 405-419.
- David I., Bodin L., Lagriffoul G., Leymarie C., Manfredi E., et Robert-Granié C. (2007) Genetic Analysis of Male and Female Fertility after AI in Sheep : Comparison of Single Trait and Joint Models. *J. Dairy Sci.* 90, 3917-3923.
- David I., Robert-Granié C., Manfredi E., Lagriffoul G. et Bodin L. (2007) Environmental and genetic variation factors of artificial insemination success in French dairy sheep. *Animal*, (in press)
- David I., Bodin L., Legarra A., Manfredi E. et Robert-Granié C. (2007) Product versus additive threshold model to analyze a binary trait depending on two individuals. soumis à *J. Anim. Sci.*
- David I., Astruc, J.M., Lagriffoul G., Manfredi E., Robert-Granié C., Bodin L. (2007) Genetic correlation between female fertility and milk production in Lacaune sheep. Soumis à *J. Dairy Sci.*, accepté
- Furstoss V., David I.,Leboeuf B., Guillouet P., Bouéc P. et Bodin L. (2007) Genetic and environmental effects on characteristics of buck semen production. *Anim. Reprod. Sci.*, (in press)
- Rafat S. A., de Rochambeau H., Thebault R. G., David I., Deretz S. (2007) Divergent selection for total fleece weight in Angora rabbits : Correlated responses in wool characteristics. *Livest. Prod.*, (in press)

COMMUNICATIONS A DES CONGRES

- David I., Bodin L., Lagriffoul G., Manfredi E. et Robert-Granié C., (2006) Genetic parameters of ram semen traits using an animal model accounting for serial correlations. *8th WCGALP*,August 13th-18th 2006, Belo Horizonte, Bresil
- David I., Bodin L., Lagriffoul G., Leymarie C., Manfredi E. et Robert-Granié C. (2005) Vers une valorisation des données des centres d'insémination ovins. *Renc. Rech. Ruminants*, 12, 7-8 Décembre 2005, Paris
- David I., Leymarie C., Lagriffoul G., Manfredi E. Robert-Granié C. et Bodin L. (2007) Facteurs génétiques et environnementaux influençant la réussite de l'insémination artificielle chez les ovins. *Renc. Rech. Ruminants*, 14, 5-6 Décembre 2007, paris
- David I., Leymarie C., Lagriffoul G., Manfredi E. Robert-Granié C. et Bodin L. (2007) Environmental and genetic factors affecting male and female fertility in dairy sheep. *58th EAAP*, August 26th-29th 2007, Dublin, Ireland
- David I., Bodin L., Lagriffoul G., Leymarie C., Manfredi E. et Robert-Granié C. (2007) Joint Genetic Analysis of Male and Female Fertility after AI in Sheep. *58th EAAP*, August 26th-29th 2007, Dublin, Ireland

RAPPORTS TECHNIQUES

- David I. (2006) Rapports par centre de l'étude de la production de semence et de la réussite de l'insémination artificielle. Rapports internes. INRA-SAGA (2*6 rapports)

Résumé

Plus de 800000 inséminations artificielles ovines en semence fraîche sont réalisées chaque année en France. Pour rester performants, les centres d'insémination ovins sont intéressés par une augmentation du nombre de doses utiles à l'insémination qu'un bélier peut produire (fonction du volume, de la concentration et de la motilité du sperme) et par une amélioration de la probabilité de réussite de l'insémination. Pour répondre à ces attentes, l'objectif de l'étude était d'estimer les facteurs environnementaux et génétiques de la production de semence et de la réussite de l'insémination en utilisant les méthodologies les mieux adaptées à la structure des données et à la spécificité des caractères étudiés. Les données des six principaux CIA ovins français, qui effectuent 96% des IA françaises, ont servi aux analyses.

Les données de production de semence étaient caractérisées par le nombre de répétitions des mesures intra et inter-année pour chaque bélier. Nous avons tenu compte de ces répétitions en ajustant dans un premier temps un modèle à répétabilité simple sur les données. Dans un deuxième temps, pour tenir compte de l'évolution de la corrélation entre mesures dans le temps, nous avons appliqué un modèle "character process" comportant trois effets environnementaux aléatoires : une environnement à long terme, un à court terme et la résiduelle. Dans pratiquement tous les cas, le modèle s'ajustant le mieux aux données était le modèle "character process" de processus spatial exponentielle pour l'environnement à court terme et autoregressive d'ordre 1 pour l'environnement à long terme. Les résultats obtenus étaient cohérents entre les races de l'étude et avec la littérature. Les principaux facteurs de variation de la production de semence retenus sont la combinaison année*saison, l'âge du bélier, l'intervalle de temps entre collectes et le nombre de sauts effectués par l'animal au moment de la collecte. Les héritabilités estimées sont moyennes (0.12 à 0.33) pour le volume, la concentration et le nombre de spermatozoïdes et plus faible pour la motilité (de 0.02 à 0.14).

La réussite de l'insémination est mesurée en ovin par une variable binaire codée 1 si il y a mise-bas sur IA et 0 sinon. Elle est le résultat de la combinaison entre la fertilité de la femelle et la fécondance du mâle. Nous avons réalisé une première analyse conjointe des deux caractères en suppposant que les effets génétiques et environnementaux du mâle et de la femelle s'associaient de manière additive (modèle additif). Les résultats obtenus étaient cohérents entre races et avec la littérature. Les principaux facteurs de variation de la réussite de l'IA étaient la combinaison année*saison, l'âge de la femelle, l'intervalle de temps avec la mise bas précédente, la motilité de sperme, l'inséminateur et la combinaison élevage*année. L'héritabilité de la fertilité femelle était faible (4 à 8%), celle de la fécondance mâle était inférieure à 0.5%. Pour être plus en adéquation avec les processus biologiques sous-jacent de la reproduction, nous avons considéré une autre modélisation conjointe : le modèle produit. Ce dernier considère qu'il existe deux phénotypes binaires sous jacent indépendants, la fécondance mâle et la fertilité femelle, et qu'il n'y a réussite de l'IA que si il y a réussite pour ces deux phénotypes. La probabilité de réussite de l'IA est le produit des probabilités de réussite des deux phénotypes non observés. Nous avons testé ce modèle sur des données simulées et montré qu'il était possible d'obtenir de bonnes estimations des paramètres. En revanche, appliquer un modèle additif alors que les données proviennent d'un modèle produit fournit des estimations biaisées, notamment pour les hautes valeurs génétiques. Nous avons réalisé une première application du modèle produit sur les données réelles. Enfin, nous avons estimé la corrélation génétique entre la fertilité femelle et la production laitière. Nous avons obtenus une corrélation génétique antagoniste similaire à ce qui a été reporté en bovin (-0.23).

Abstract

GENETIC ANALYSIS AND MODELS FOR SEMEN PRODUCTION AND ARTIFICIAL INSEMINATION RESULT IN SHEEP

In sheep, more than 800,000 artificial inseminations (AI) are performed each year in France. In order to improve their efficiency, French AI centres would like to increase the number of doses produced per ram and the probability of AI success. We analyzed semen production and AI results from six AI centre members of the ANIO (association nationale des centres d'insémination ovine). Our objectives were (1) the identification of the main environmental effects affecting semen production (volume, concentration, number of spermatozoa and motility) and AI success, (2) the estimation of the corresponding genetic parameters.

Each ram in an AI centre is collected repeatedly and frequently during several breeding seasons. To take into account repeated measurements, we analyzed the semen production using two models : a simple repeatability model and a character process model with three environmental effects (long-term environmental effect, short-term environmental effect and classical measurement error). Separate analysis within breed and centre were performed. For all traits and in nearly all centres, a model with a spatial power correlation structure for the short term environmental effect and a first order autoregressive process for the long term environmental effect fitted the data the best. Results obtained for fixed effects and genetic parameters were in accordance with the literature. The main factors affecting semen production were year, season, number of ejaculations, daily variation, interval from previous to current collection and age. Heritability estimates were moderate for volume, concentration and number of spermatozoa (0.12 to 0.33) and lower for motility (0.02 to 0.14).

Each on-farm recorded insemination was matched to the corresponding ejaculate produced at the AI centre and to the corresponding outcome which is a binary response of either success at insemination (1) or failure (0). Separate analyses within breed were performed using a model which estimates jointly male and female fertility.
This model linked the AI result to a purely additive combination (on the underlying scale) of environmental and genetic effects of the two subjects (additive model). Results obtained were in accordance across breeds and with the literature. Main environmental effects were the combination year*season, age of the female, time interval between previous lambing and insemination, motility of the semen, inseminator and the combination herd*year. Heritability estimates varied from 0.001 to 0.005 for male fecundancy and from 0.040 to 0.078 for female fertility. Repeatability estimates varied from 0.007 to 0.015 for male fecundancy and from 0.104 to 0.136 for female fertility. To be more in accordance with the biology, we propose another model which supposes that the observed phenotype is the product of 2 unobserved phenotypes (male success, female success), one for each subject affecting the observation (product model). We developed an algorithm fitting the product model and showed, with simulations, that it is workable and provides good estimations of the parameters. We showed that fitting an additive model whereas data are simulated with product model gave biased genetic estimates especially for high EBV and that the product model is able to estimate separately fixed effects for each of the 2 subjects while additive model is not.

We estimated the genetic correlation between female fertility and milk yield in Lacaune breed and obtain similar antagonistic genetic correlation than in cattle (-0.23).