



HAL
open science

Évaluation des paramètres reproducteurs de brebis Romanes expérimentalement sélectionnées sur leur résistance aux strongles gastro-intestinaux, et corrélation à la résistance ou sensibilité génétique aux strongles gastro-intestinaux

Annabelle Drougard

► **To cite this version:**

Annabelle Drougard. Évaluation des paramètres reproducteurs de brebis Romanes expérimentalement sélectionnées sur leur résistance aux strongles gastro-intestinaux, et corrélation à la résistance ou sensibilité génétique aux strongles gastro-intestinaux. Médecine vétérinaire et santé animale. 2021. dumas-04530400

HAL Id: dumas-04530400

<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04530400v1>

Submitted on 3 Apr 2024

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

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

**EVALUATION DES PARAMETRES REPRODUCTEURS
DE BREBIS ROMANES EXPERIMENTALEMENT
SELECTIONNEES SUR LEUR RESISTANCE AUX
STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX, ET
CORRELATION A LA RESISTANCE OU SENSIBILITE
GENETIQUE AUX STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX**

THESE

pour obtenir le titre de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

DROUGARD Annabelle

Née le 17/01/1996 à ORTHEZ (64)

Directeur de thèse : M. Philippe JACQUIET

JURY

PRESIDENT :

M. Gilles MEYER

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Philippe JACQUIET

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

M. Xavier NOUVEL

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITES :

Mme Carole MORENO-ROMIEUX

Directrice de Recherche à l'INRAE

M. Frédéric DOUHARD

Chargé de Recherche à l'INRAE

**EVALUATION DES PARAMETRES REPRODUCTEURS
DE BREBIS ROMANES EXPERIMENTALEMENT
SELECTIONNEES SUR LEUR RESISTANCE AUX
STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX, ET
CORRELATION A LA RESISTANCE OU SENSIBILITE
GENETIQUE AUX STRONGLES GASTRO-INTESTINAUX**

THESE

pour obtenir le titre de
DOCTEUR VETERINAIRE

DIPLOME D'ETAT

*présentée et soutenue publiquement
devant l'Université Paul-Sabatier de Toulouse*

par

DROUGARD Annabelle

Née le 17/01/1996 à ORTHEZ (64)

Directeur de thèse : M. Philippe JACQUIET

JURY

PRESIDENT :

M. Gilles MEYER

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

ASSESEURS :

M. Philippe JACQUIET

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

M. Xavier NOUVEL

Maître de Conférences à l'Ecole Nationale Vétérinaire de TOULOUSE

MEMBRES INVITES :

Mme Carole MORENO-ROMIEUX

Directrice de Recherche à l'INRAE

M. Frédéric DOUHARD

Chargé de Recherche à l'INRAE

**Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation
ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE DE TOULOUSE**

Liste des directeurs/assesseurs de thèse de doctorat vétérinaire

Directeur : Professeur Pierre SANS

PROFESSEURS CLASSE EXCEPTIONNELLE

- M. **BERTAGNOLI Stéphane**, *Pathologie infectieuse*
- M. **BOUSQUET-MELOU Alain**, *Pharmacologie, thérapeutique*
- M. **BRUGERE Hubert**, *Hygiène et industrie des aliments d'origine animale*
- Mme **CHASTANT-MAILLARD Sylvie**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **CONCORDET Didier**, *Mathématiques, statistiques, modélisation*
- M. **DELVERDIER Maxence**, *Anatomie pathologique*
- M. **ENJALBERT Francis**, *Alimentation*
- Mme **GAYRARD-TROY Véronique**, *Physiologie de la reproduction, endocrinologie*
- Mme **HAGEN-PICARD Nicole**, *Pathologie de la reproduction*
- M. **MEYER Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **SCHELCHER François**, *Pathologie médicale du bétail et des animaux de basse-cour*
- Mme **TRUMEL Catherine**, *Biologie médicale animale et comparée*

PROFESSEURS 1^{ère} CLASSE

- M. **BAILLY Jean-Denis**, *Hygiène et industrie des aliments*
- Mme **BOURGES-ABELLA Nathalie**, *Histologie, anatomie pathologique*
- Mme **CADIERGUES Marie-Christine**, *Dermatologie vétérinaire*
- M. **DUCOS Alain**, *Zootéchnie*
- M. **FOUCRAS Gilles**, *Pathologie des ruminants*
- M. **GUERIN Jean-Luc**, *Aviculture et pathologie aviaire*
- M. **JACQUIET Philippe**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
- Mme **LACROUX Caroline**, *Anatomie pathologique, animaux d'élevage*
- Mme **LETRON-RAYMOND Isabelle**, *Anatomie pathologique*
- M. **LEFEBVRE Hervé**, *Physiologie et thérapeutique*
- M. **MAILLARD Renaud**, *Pathologie des ruminants*

PROFESSEURS 2^{ème} CLASSE

- Mme **BOULLIER Séverine**, *Immunologie générale et médicale*
M. **CORBIERE Fabien**, *Pathologie des ruminants*
Mme **DIQUELOU Armelle**, *Pathologie médicale des équidés et des carnivores*
M. **GUERRE Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
Mme **MEYNADIER Annabelle**, *Alimentation animale*
M. **MOGICATO Giovanni**, *Anatomie, imagerie médicale*
Mme **PAUL Mathilde**, *Epidémiologie, gestion de la santé des élevages avicoles*
M. **RABOISSON Didier**, *Médecine de population et économie de la santé animale*

MAITRES DE CONFERENCES HORS CLASSE

- M. **BERGONIER Dominique**, *Pathologie de la reproduction*
Mme **BIBBAL Delphine**, *Hygiène et industrie des denrées alimentaires d'origine animale*
Mme **CAMUS Christelle**, *Biologie cellulaire et moléculaire*
M. **JAEG Jean-Philippe**, *Pharmacie et toxicologie*
M. **LYAZRHI Faouzi**, *Statistiques biologiques et mathématiques*
M. **MATHON Didier**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **PALIERNE Sophie**, *Chirurgie des animaux de compagnie*
Mme **PRIYMENKO Nathalie**, *Alimentation*
M. **VOLMER Romain**, *Microbiologie et infectiologie*

MAITRES DE CONFERENCES CLASSE NORMALE

- M. **ASIMUS Erik**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **BRET Lydie**, *Physique et chimie biologiques et médicales*
Mme **BOUHSIRA Emilie**, *Parasitologie, maladies parasitaires*
M. **CARTIAUX Benjamin**, *Anatomie, imagerie médicale*
M. **CONCHOU Fabrice**, *Imagerie médicale*
Mme **DANIELS Hélène**, *Immunologie, bactériologie, pathologie infectieuse*
Mme **DAVID Laure**, *Hygiène et industrie des aliments*
M. **DIDIMO IMAZAKI Pedro**, *Hygiène et industrie des aliments*
M. **DOUET Jean-Yves**, *Ophthalmologie vétérinaire et comparée*
Mme **FERRAN Aude**, *Physiologie*
Mme **GRANAT Fanny**, *Biologie médicale animale*
Mme **JOURDAN Géraldine**, *Anesthésie, analgésie*
M. **JOUSSERAND Nicolas**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
Mme **LALLEMAND Elodie**, *Chirurgie des équidés*
Mme **LAVOUE Rachel**, *Médecine Interne*
M. **LE LOC'H Guillaume**, *Médecine zoologique et santé de la faune sauvage*
M. **LIENARD Emmanuel**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
Mme **MEYNAUD-COLLARD Patricia**, *Pathologie chirurgicale*
Mme **MILA Hanna**, *Elevage des carnivores domestiques*

- M. **NOUVEL Laurent**, *Pathologie de la reproduction*
M. **VERGNE Timothée**, *Santé publique vétérinaire, maladies animales règlementées*
Mme **WASET-SZKUTA Agnès**, *Production et pathologie porcine*

INGENIEURS DE RECHERCHE

- M. **AUMANN Marcel**, *Urgences, soins intensifs*
M. **AUVRAY Frédéric**, *Santé digestive, pathogénie et commensalisme des entérobactéries*
M. **CASSARD Hervé**, *Pathologie des ruminants*
M. **CROVILLE Guillaume**, *Virologie et génomique cliniques*
Mme **DEBREUQUE Maud**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
Mme **DIDIER Caroline**, *Anesthésie, analgésie*
Mme **DUPOUY GUIRAUTE Véronique**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
Mme **GAILLARD Elodie**, *Urgences, soins intensifs*
Mme **GEFFRE Anne**, *Biologie médicale animale et comparée*
Mme **GRISEZ Christelle**, *Parasitologie et maladies parasitaires*
Mme **JEUNESSE Elisabeth**, *Bonnes pratiques de laboratoire*
Mme **PRESSANTI Charline**, *Dermatologie vétérinaire*
M. **RAMON PORTUGAL Félipe**, *Innovations thérapeutiques et résistances*
M. **REYNOLDS Brice**, *Médecine interne des animaux de compagnie*
Mme **ROUCH BUCK Pétra**, *Médecine préventive*

Remerciements

A Monsieur le Professeur Gilles Meyer

Professeur de classe exceptionnelle à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Pathologie des ruminants

Qui nous a fait l'honneur d'accepter la présidence de mon jury de thèse,

Hommages respectueux.

A Monsieur le Docteur Laurent-Xavier Nouvel

Maitre de conférences de classe normale à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Pathologie de la reproduction

Qui a aimablement accepté de faire partie de mon jury de thèse,

Sincères remerciements.

A Monsieur le professeur Philippe Jacquet

Professeur de première classe à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse

Parasitologie et maladies parasitaires

Qui m'a guidée et conseillée tout au long de l'élaboration de cette thèse,

Pour son soutien, sa disponibilité, ses conseils,

*Veillez trouver ici l'expression de
Ma vive gratitude et mes sincères remerciements.*

A Carole Moreno-Romieux

Directrice de recherche à l'Institut National de Recherche Agronomique

UMR GenPhySE

Qui m'a confiée ce sujet, guidée et conseillée tout au long de l'élaboration de cette thèse,

Pour sa disponibilité, ses conseils, et sa confiance,

*En témoignage de ma reconnaissance,
Sincères remerciements.*

A Frédéric Douhard

Chargé de recherche en génétique animale à l'Institut National de Recherche Agronomique

UMR GenPhySE

Pour son aide, sa disponibilité, sa gentillesse et son soutien tout au long de l'élaboration de cette thèse,

*En témoignage de ma reconnaissance,
Sincères remerciements.*

Table des matières

Liste des figures.....	12
Liste des tableaux.....	13
Liste des abréviations.....	15
INTRODUCTION.....	16
PARTIE 1 : SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE.....	18
1- L’infestation à <i>Haemonchus contortus</i> chez les ovins au pâturage.....	18
1.1. Etat des lieux de la prévalence et l’importance de l’infestation à <i>Haemonchus contortus</i>	18
1.2. Caractéristiques biologiques d’ <i>Haemonchus contortus</i>	19
1.3. Pathogénie de l’infestation par <i>Haemonchus contortus</i>	22
1.4. Problématiques actuelles liées à la gestion de l’infestation par <i>Haemonchus contortus</i> en élevage.....	23
2- La sélection génétique des ovins sur la résistance aux strongles gastro-intestinaux.....	26
2.1. Les apports de la génomique dans l’identification de la résistance génétique des ovins aux SGI.....	26
2.2. Mécanismes de la résistance génétique aux SGI chez les ovins.....	28
2.3. Corrélation entre données expérimentales et applications terrain.....	29
3- La reproduction de la brebis.....	31
3.1. Caractéristiques physiologiques du cycle œstral et de la gestation chez la brebis.....	31
3.2. Maîtrise de la reproduction de la brebis.....	32
3.2.1. Induction et synchronisation des chaleurs.....	32
3.2.2. Facteurs de variation de la réussite à la fécondation (fertilité) et de la taille des portées (prolificité).....	33
3.2.3. Evaluation des paramètres reproducteurs en pratique en élevage ovin.....	34
3.3. Bases génétiques de la reproduction de la brebis et applications terrain.....	35
3.3.1. Gènes majeurs impliqués dans la reproduction chez les ovins.....	35
3.3.2. Héritabilité des caractères reproducteurs.....	36
3.3.3. Application de la génétique à la reproduction des ovins.....	37
4- Présentation de la brebis Romane – anciennement INRA 401.....	38
4.1. Historique de la brebis Romane.....	38

4.2.	Caractéristiques, qualités et aptitudes de la brebis Romane.....	39
4.3.	Sélection et perspectives pour la brebis Romane.....	40
PARTIE 2 : MATERIEL ET METHODES.....		41
1-	Obtention des lignées divergentes.....	41
2-	Conduite de la reproduction des brebis issues des lignées divergentes.....	45
3-	Analyses statistiques.....	48
3.1.	Construction des fichiers d'analyse.....	48
3.2.	Etude descriptive.....	49
3.3.	Etude statistique de la taille des portées.....	50
3.3.1.	Modèle linéaire (lm).....	50
3.3.2.	Modèle linéaire mixte (lme).....	50
3.4.	Etude statistique de la réussite à la reproduction.....	51
PARTIE 3 : RESULTATS.....		53
1-	Etude de la taille des portées en première mise bas.....	53
1.1.	Etude descriptive.....	53
1.2.	Etude statistique avec modèle linéaire.....	55
2-	Etude de la taille des portées en deuxième mise bas.....	59
2.1.	Etude descriptive.....	59
2.2.	Etude statistique avec modèle linéaire.....	61
3-	Etude de la taille des portées selon le rang de mise bas.....	64
3.1.	Etude descriptive de la taille des portées des multipares.....	64
3.2.	Etude statistique avec modèle linéaire mixte.....	67
4-	Etude de la réussite à la première mise à la reproduction.....	72
4.1.	Etude descriptive.....	72
4.2.	Etude statistique avec modèle linéaire généralisé.....	73
5-	Etude de la réussite à la deuxième mise à la reproduction.....	77
5.1.	Etude descriptive.....	77
5.2.	Etude statistique avec modèle linéaire généralisé.....	78

PARTIE 4 : DISCUSSION.....	81
1- Taille des portées des lignées divergentes.....	81
1.1. Première mise bas.....	81
1.2. Deuxième mise bas.....	85
1.3. Tout rang de mise bas confondu, et multipares uniquement.....	87
2- Réussite à la mise à la reproduction des lignées divergentes.....	89
2.1. Première mise à la reproduction.....	89
2.2. Deuxième mise à la reproduction.....	90
3- Spécificités des lignées divergentes étudiées et perspectives futures à la lumière des données de la littérature.....	92
3.1. Spécificités en lien avec le mode de sélection et le patrimoine génétique des brebis des lignées divergentes.....	92
3.2. Spécificités en lien avec la conduite des brebis des lignées divergentes.....	93
3.3. Données de la littérature concernant l'allocation préférentielle des ressources chez des individus sélectionnés sur une performance spécifique.....	94
3.3.1. Données sur des lignées ovines sélectionnées pour leur résistance au parasitisme gastro-intestinal.....	94
3.3.2. Données sur des lignées sélectionnées pour d'autres paramètres.....	97
3.3.3. Données sur l'allocation de ressources élargies à d'autres espèces et fonctions.....	100
CONCLUSION.....	104
BIBLIOGRAPHIE.....	105

Liste des figures

Figure 1 : cycle biologique d' <i>Haemonchus contortus</i> , adapté de Dakkar, Dorchies, et Audoin 1984 ; Ashad et al. 2011 ; et Mage 2019.....	21
Figure 2 : variations hormonales au cours du cycle sexuel de la brebis (Castonguay 2018).....	32
Figure 3 : création des lignées divergentes, d'après Sallé et al., 2020.....	43
Figure 4 : protocole de phénotypage des individus pour la résistance aux SGI.....	44
Figure 5 : distributions de l'index génétique de résistance au parasitisme des brebis des générations G0, G1 et G2 mises à la reproduction, selon leur lignée (R : résistante ; S : sensible) (n=253).....	45
Figure 6 : frise chronologique de l'ensemble des mises à la reproduction (en noir) et mises bas enregistrées (en vert) effectuées sur les brebis issues des lignées divergentes.....	47
Figure 7 : étapes de construction des fichiers ayant permis l'étude descriptive et statistique de la fertilité et la prolificité des brebis des lignées divergentes.....	49
Figure 8 : répartition des portées en première mise bas selon leur taille et la lignée.....	53
Figure 9 : répartition des portées en première mise bas selon leur taille, la lignée et la génération de la mère.....	53
Figure 10 : moyennes ajustées à chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération) sur la prolificité en première mise bas et barres d'erreur correspondant à l'intervalle de confiance à 95%.....	58
Figure 11 : répartition des portées en deuxième mise bas selon leur taille et la lignée.....	59
Figure 12 : répartition des portées en deuxième mise bas selon leur taille, la lignée, et la génération de la mère.....	59
Figure 13 : moyennes ajustées à chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération) sur la prolificité en deuxième mise bas et barres d'erreur correspondant à l'intervalle de confiance à 95%.....	63
Figure 14 : répartition des portées des multipares selon leur taille et la lignée.....	64
Figure 15 : répartition des portées des multipares selon leur taille, la lignée et la génération de la mère.....	65
Figure 16 : répartition des portées des multipares selon leur taille, la campagne-saison et la lignée de la mère.....	65
Figure 17 : moyennes ajustées à chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération) sur la taille des portées des multipares et barres d'erreur correspondant à l'intervalle de confiance à 95%.....	71

Liste des tableaux

Tableau 1 : liste de quelques molécules strongylicides recommandées pour lutter contre Haemonchus contortus chez les ovins. Tiré du cours du Pr. Jacquet, 2020, et de Getachew, Dorchies, et Jacquet 2007, adapté de Bowman 1999.....	25
Tableau 2 : quelques QTL identifiés comme jouant un rôle dans la résistance aux SGI chez les ovins (adapté de Zvinorova et al. 2016).....	27
Tableau 3 : taille de portée moyenne en première mise bas selon la génération et la lignée au sein de chaque génération.....	55
Tableau 4 : résultats des analyses de variance de type 3 réalisés sur les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en première mise bas.....	57
Tableau 5 : résultats des effets obtenus dans les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en première mise bas.....	57
Tableau 6 : taille de portée moyenne en deuxième mise bas selon la génération et la lignée au sein de chaque génération.....	60
Tableau 7 : résultats des analyses de variance de type 3 réalisés sur les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en deuxième mise bas.....	62
Tableau 8 : résultats des effets obtenus dans les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en deuxième mise bas.....	63
Tableau 9 : moyennes et écart-type de taille de portée des multipares suivant la campagne-saison.....	66
Tableau 10 : taille de portée moyenne et résultats des comparaisons (test de Student) des tailles de portées des multipares selon la génération et la lignée intra génération.....	67
Tableaux 11a et 11b : présentation synthétique des résultats des modèles, des analyses de variance et calcul des moyennes ajustées pour chacun des niveaux de facteur testés sur la taille des portées tout rang de mise bas confondu.....	69
Tableau 12a et 12b : présentation synthétique des résultats des modèles, des analyses de variance et calcul des moyennes ajustées pour chacun des niveaux de facteur testés sur la taille des portées des multipares.....	70
Tableau 13 : résultats de la première mise à la reproduction et du test de proportions correspondant.....	73
Tableau 14 : présentation des résultats d'analyse de variance (ANOVA, test du chi2) sur les modèles glm testés sur la réussite en première mise à la reproduction.....	75
Tableau 15 : résultats des modèles glm testés sur la réussite en première mise à la reproduction.....	75
Tableau 16 : prédictions du modèle glm sur la réussite en première mise à la reproduction...	76

Tableau 17 : résultats de la deuxième mise à la reproduction et du test de proportions correspondant.....	78
Tableau 18 : présentation des résultats d'analyse de variance (ANOVA, test du chi2) sur les modèles glm testés sur la réussite en deuxième mise à la reproduction.....	79

Liste des abréviations

ANOVA : analyse de la variance (Analysis Of Variance)

GMQ : Gain Moyen Quotidien

IA : Insémination Artificielle

INRA : Institut National de Recherche Agronomique

OPG : Œufs de Parasite excrétés Par Gramme de matière fécale

OS. : Organisme de Sélection

PCR : Polymerase Chain Reaction

QTL : Quantitative Trait Loci

SGI : Strongles Gastro-Intestinaux

SNP : Single Nucleotid Polymorphism

INTRODUCTION

Les nématodes gastro-intestinaux sont des parasites extrêmement répandus en élevage ovin au pâturage, dans de nombreuses régions du monde (Arsenopoulos et al. 2021). Le coût de l'infestation par les strongles gastro-intestinaux (SGI) d'un troupeau ovin est plus important que celui du piétin, de la gale, et des avortements dus à la chlamydie ou à la toxoplasmose (Nieuwhof et Bishop 2005). Il se décompose en pertes de production (81%), mesures de prévention et de traitement (19%) (Charlier et al. 2020), et est directement lié à la sévérité de l'infestation.

Par augmentation de l'activité métabolique, baisse de la disponibilité en nutriments, modifications dans la priorité à l'allocation des nutriments, changements dans les profils des cellules immunitaires et protéines, et lésions tissulaires dues à des pathologies dysimmunitaires, l'infestation contraint l'hôte à mobiliser des ressources importantes (Colditz 2008). A ces dépenses, Colditz ajoute également un coût dit génétique, qui correspondrait à la sélection de caractères défavorables à la production, dans le même temps que la sélection des individus pour leur résistance aux parasites.

Les traitements basés sur des molécules anthelminthiques ont constitué durant longtemps la méthode la plus largement répandue pour réduire les populations de parasites. Néanmoins, l'émergence et la progression de résistances aux anthelminthiques chez les SGI est devenue préoccupante, et n'épargne aucun continent (Traversa et von Samson-Himmelstjerna 2016 ; McKenna 2010 ; Domke et al. 2012 ; Papadopoulos, Gallidis, et Ptochos 2012 ; Torres-Acosta et al. 2012 ; Traversa et von Samson-Himmelstjerna 2016). Par ailleurs, les conséquences environnementales de tels traitements sont aujourd'hui pointées du doigt (J.R. Verdú et al. 2018a, J.R. Verdú et al. 2018b).

Ces enjeux ont conduit les acteurs de la filière à se tourner vers d'autres moyens de maîtrise (Torres-Acosta et Hoste 2008). Une stratégie pérenne et durable réside dans la sélection d'individus génétiquement résistants afin d'obtenir des populations moins sensibles aux SGI, moins parasitées et donc moins contaminantes à l'échelle de la pâture comme du troupeau (Moreno et al. 2017). La résistance est définie comme la capacité d'un individu hôte à contrôler ou influencer le cycle de vie du parasite. Elle se distingue donc de la tolérance, qui est la capacité de l'hôte à maintenir ses performances malgré l'infestation (Bishop et Stear 2003). Cette sélection s'appuie sur la présence naturelle d'une forte variabilité interindividuelle dans

certaines populations ovines concernant la résistance aux SGI (Mandonnet 1995 ; Gruner, Bouix, et Brunel 2004 ; Bishop et Morris 2007 ; Bishop 2012 ; Aguerre et al. 2018).

Néanmoins, cette sélection ne doit pas se faire au détriment des caractères de production des animaux : d'une part la résistance exprimée ne doit pas représenter une dépense d'énergie défavorable aux caractères de production. D'autre part, l'expression du phénotype de résistance peut dépendre de facteurs notamment liés à l'alimentation (Mandonnet 1995) ou à un stress environnemental (Sallé et al. 2020). La reproduction notamment, met en œuvre des processus très énergétiques (Denryter et al. 2021), et des mécanismes immunologiques susceptibles de modifier la réaction de l'hôte au parasite. Le phénomène de « périparturient rise », bien décrit dans la littérature, en est une conséquence (Gibbs 1986). Enfin, la sélection génétique pour la résistance aux strongles ne doit pas être concomitante avec celle de caractères délétères. Il est nécessaire d'établir un compromis, en fonction des ressources disponibles, de l'environnement global, et des objectifs fixés pour la population donnée.

Cette thèse rapporte le travail de sélection mené par l'INRAe sur des brebis de race Romane (anciennement INRA 401) dans le cadre d'un projet étudiant le principe d'allocation des ressources au sein de l'organisme. Ces brebis ont été sélectionnées sur leur résistance génétique aux strongles gastro-intestinaux, sur la base de la résistance au nématode *Haemonchus contortus* en conditions d'infestation expérimentale, ce sur trois générations. L'objectif de ce travail est d'étudier les paramètres reproducteurs de ces brebis, hors période d'infestation, en lien avec leur index génétique de résistance aux strongles.

Dans un premier temps, nous allons détailler dans une partie bibliographique les caractéristiques du nématode utilisé dans cette étude (*Haemonchus contortus*), avant d'expliquer le principe de la sélection sur la résistance génétique à ce parasite. Puis nous aborderons la reproduction chez les ovins, afin d'identifier les indicateurs de reproduction généralement utilisés en élevage. Enfin, nous appliquerons ces indicateurs au cas particulier de la race ovine Romane.

Dans un second temps, nous détaillerons le protocole expérimental ayant permis de recueillir des paramètres reproducteurs de brebis de race Romane sélectionnées en conditions expérimentales sur leur résistance à *Haemonchus contortus*, et leur analyse, ainsi que la discussion des résultats obtenus.

PARTIE 1 : SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE

1 – L’infestation à *Haemonchus contortus* chez les ovins au pâturage

Particulièrement développé et présent dans plusieurs bassins de production, l’élevage ovin en France permet la valorisation de certaines surfaces fourragères. A l’échelle nationale, différentes conduites sont décrites (au pâturage, en bergerie, avec transhumance), qui, à l’exception de l’élevage intégral en bergerie, impliquent également la présence de parasites digestifs, avec des conséquences parfois importantes, zootechniques voire pathologiques (Mage 2019).

Les infestations par les strongles gastro-intestinaux (SGI) sont les parasitoses les plus fréquentes au monde en élevage ovin. *Haemonchus contortus*, fait partie des trois principales espèces incriminées, avec *Teladorsagia circumcincta* et *Trichostrongylus colubriformis* (Kao et al. 2000).

1.1. Etat des lieux de la prévalence et l’importance de l’infestation à *Haemonchus contortus*

Prévalence

Plusieurs études ont tenté de modéliser l’épidémiologie d’*Haemonchus contortus*, tels que (Kao et al. (2000). Arsenopoulos et al. (2021) soulignent les limites de telles études. En effet, en condition d’infestation naturelle, le comptage des œufs dans les fèces n’est pas toujours indicatif du chargement en parasites, et doit être interprété au regard de différents facteurs. En particulier, très souvent, les ovins sont infectés par plusieurs espèces de SGI, qui coexistent et peuvent développer de la compétition entre elles, ce qui peut affecter le comptage d’excrétion fécale. Néanmoins, ces études mettent en évidence l’effet de certains paramètres climatiques (température, humidité) sur la prévalence d’*Haemonchus contortus*, notamment lorsque ces paramètres sont favorables à la survie et au développement des stades libres.

La faculté d’hypobiose du stade L4 (arrêt du cycle parasitaire au sein de l’hôte) permet la survie du parasite lorsque les conditions sont défavorables au développement et à la survie des stades libres (Gibbs 1986 ; Besier et al. 2016). En régions arides, il a été décrit que les parasites survivent, même durant la saison sèche, au stade adulte (Jacquet et al. 1995).

Ces caractéristiques font d'*Haemonchus contortus* un parasite à prévalence élevée chez les populations ovines conduites au pâturage, et ubiquiste de fait de sa capacité de résistance en conditions défavorables.

Importance

Haemonchus contortus est un des parasites les plus pathogènes chez les ovins. L'infestation par ce parasite peut avoir des conséquences très importantes sur la santé et la production des animaux, notamment dues à son régime alimentaire hématophage. Des formes chroniques sont également possibles (Besier et al. 2016). Les détails et mécanismes de l'infestation sont décrits ci-après.

L'intensité du parasitisme et les signes cliniques associés peuvent varier considérablement selon le nombre de vers présents, l'association éventuelle avec d'autres nématodes, le statut sanitaire, physiologique et immunologique de l'hôte, et des facteurs environnementaux (type de pâture, stress, régime alimentaire) (Herd 1986 ; Kassai 1999). Généralement, les trois groupes d'animaux les plus enclins à des charges parasitaires élevées sont les jeunes animaux naïfs, les adultes immunodéficients, et les adultes exposés à une forte pression d'infestation (Zajac 2006).

La forte prolificité des femelles d'*Haemonchus contortus*, comparée à celle des autres SGI (autour de 5000 œufs par jour, contre 100 à 200 pour les espèces de *Trichostrongylus*), conduit à une contamination massive et rapide des pâtures, augmentant ainsi la charge parasitaire et favorisant la contamination des animaux (Saccareau et al. 2017 ; Coyne, Smith, et Johnstone 1991 ; Getachew, Dorchies, et Jacquiet 2007).

1.2. Caractéristiques biologiques d'*Haemonchus contortus*

Cycle biologique

Haemonchus contortus est un nématode de l'ordre des Strongylida. Son cycle biologique est commun à celui de *Teladorsagia circumcincta* et *Trichostrongylus* spp (Roeder, Jex, et Gasser 2013). Il s'agit d'un cycle homoxène, ou cycle direct. Tous les stades parasitaires d'une génération se développent chez un seul hôte, un ovin ou un caprin, hôte définitif, qui héberge les formes sexuées du parasite. On distingue des stades libres (qui se développent dans le milieu extérieur) et des stades parasites (dans l'hôte) (Veglia 1916 ; Mage 2019).

Les formes adultes, situées dans la caillette, se présentent sous la forme d'un nématode de couleur rouge ou blanchâtre, de 10 à 30 mm de long, et 0,4 à 0,6 mm de diamètre. Les deux sexes sont hématophages (Veglia 1916 ; Mage 2019).

Après reproduction sexuée, les femelles produisent parfois jusqu'à 5000 œufs par jour. Les œufs sont excrétés dans les fèces et mesurent de 70 à 150 µm de diamètre (Roeber, Jex, et Gasser 2013).

Les œufs nécessitent des conditions environnementales bien spécifiques pour continuer le cycle. Le taux maximal d'éclosions se fait à une température de 26°C durant 5 jours, et une humidité relative supérieure à 80-90 %. La larve de stade 1 (L1) résultant de l'éclosion de l'œuf, mue en larve de stade 2 (L2) (optimum obtenu lors d'une exposition de 5 jours à 26°C) et la larve L2 mue à son tour en larve de stade 3 (L3) (optimum obtenu lors d'une exposition de 7 jours à 26°C) (Ashad et al. 2011).

Les larves L3 sont mobiles. Leur déplacement se fait sous contrôle de différents tropismes (Veglia 1916) . En effet, les larves L3 ont un hygrotropisme positif, un phototropisme positif pour les faibles intensités lumineuses, et un phototropisme négatif pour les fortes intensités lumineuses. Par conséquent, on trouve les larves L3 sur l'herbe, non loin de leur point de dépôt (Bussiéras et Chermette 1995, cité par Dahuron 2018 ; Wang et al. 2018). On parle de migration horizontale hors de l'anneau de répugnance (source : cours Pr. Jacquiet 2020). Il existe également une migration verticale le long des brins d'herbe, dépendante des conditions d'humidité et d'ensoleillement (Tontini et al. 2015 ; Silva et al. 2008). En général, en milieu tempéré, on les trouve en dessous de 5 cm de hauteur (source : cours Pr. Jacquiet 2020).

La larve L3 correspond à stade de résistance protégé des conditions environnementales par l'exuvie de la larve 2. Elle peut résister à une dessiccation modérée (Ellenby 1968) et survivre au froid positif, mais pas à une exposition trop longue au froid négatif (Jasmer, Wescott, et Crane 1987). Avec des conditions de température et d'humidité favorables, les larves L3 peuvent vivre plusieurs mois sur la pâture (Besier et Dunsmore 1993).

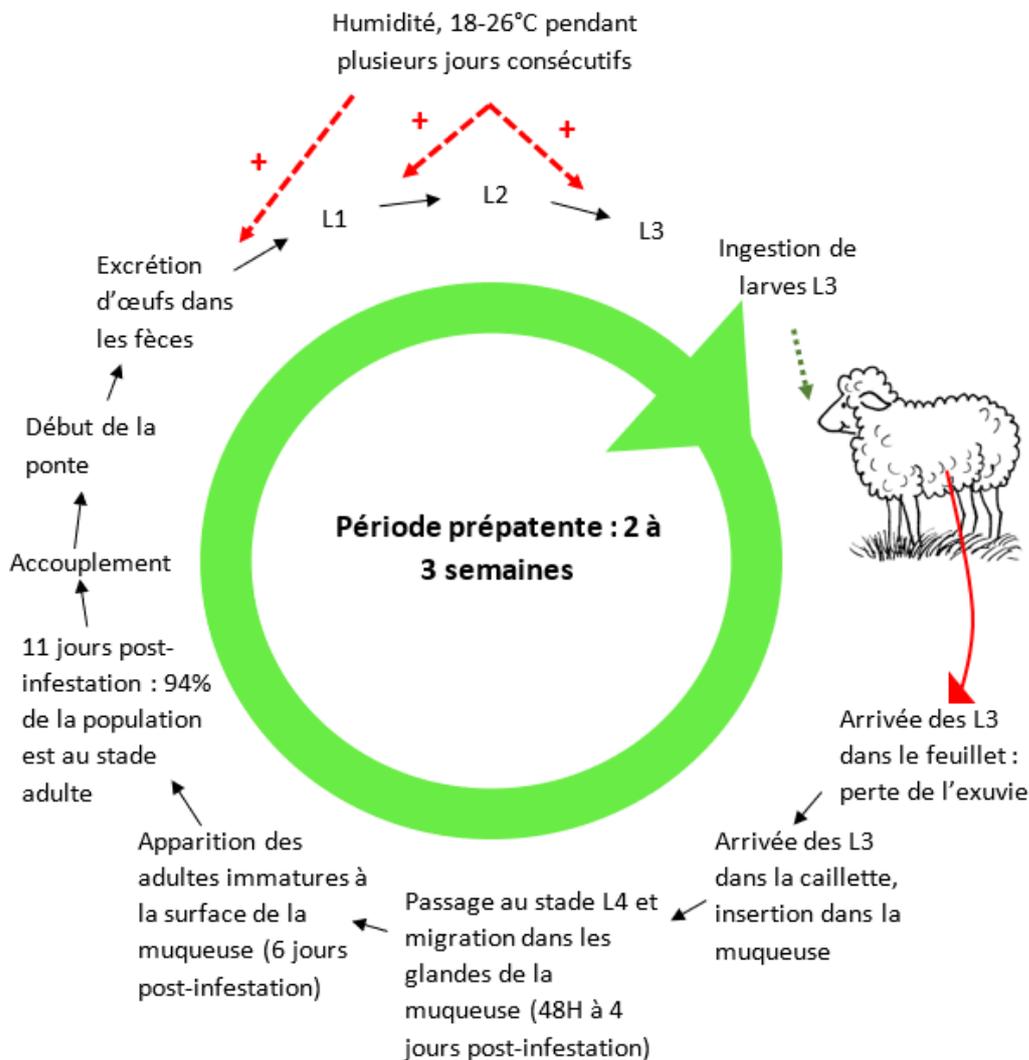
Le développement de l'œuf en larve L3 peut prendre de 4 à 21 jours selon les conditions d'humidité et de température (Besier et Dunsmore 1993 ; O'connor, Kahn, et Walkden-Brown 2007).

L'hôte définitif s'infeste par ingestion de larves L3. Les larves L3 perdent l'exuvie de la larve L2 qui les protège dans le feuillet, organe qui précède immédiatement leur organe d'implantation (caillette). Elles s'insèrent dans la muqueuse de la caillette, où elles muent en larves de stade 4 (L4). A partir de 48 h post-infestation, les larves L4 se positionnent dans les glandes de la muqueuse de la caillette. Au bout de 6 jours post-ingestion des L3, les larves L4

muent en adultes immatures dans la lumière de la caillette. A 11 jours post-infestation, 94% de la population est au stade adulte immature (Dakkar, Dorchies, et Audoin 1984).

Lorsque les conditions environnementales (climatiques en particulier) sont défavorables au cycle du parasite (souvent à la fin de la période de pâturage), les larves L4 peuvent entrer en hypobiose. Ce phénomène est observé lorsque les larves L3 sur le sol subissent des conditions climatiques bien spécifiques (+4°C pendant 15 jours) (Bussiéras et Chermette 1995 et Taylor et al. 2007, cités par Dahuron 2018). Les larves L4 s'enkystent dans la muqueuse abomasale. Leur développement est alors momentanément stoppé, jusqu'à des conditions plus favorables, 4 à 6 mois plus tard (Gibbs 1986 ; Roeber, Jex, et Gasser 2013 ; Mage 2019).

La figure 1 résume le cycle biologique d'*Haemonchus contortus*.



NB : la période prépatente est l'intervalle de temps entre l'ingestion des larves L3 par le mouton et l'apparition des œufs dans les fèces.

Figure 1 : cycle biologique d'*Haemonchus contortus*, adapté de Dakkar, Dorchies, et Audoin 1984 ; Ashad et al. 2011 ; et Mage 2019.

Conséquences épidémiologiques en lien avec le cycle biologique

Le phénomène de « spring rise » est décrit comme l'augmentation d'excrétion fécale d'œufs, due à la sortie d'hypobiose des larves L4 enkystées et à la reprise du cycle, au printemps. Il peut être associé au « périparturient rise », correspondant à une augmentation d'excrétion fécale d'œufs autour de la mise-bas (Procter et Gibbs 1968).

Les brebis parasitées mises sur les pâtures au printemps contribuent à contaminer la pâture par des œufs puis des larves L3 infestantes. Dès le second mois de présence sur une pâture, les agneaux excrètent à leur tour des œufs et contaminent la pâture. Si l'été est suffisamment sec durant une période suffisamment longue, le développement des œufs peut être momentanément stoppé. En automne ou en fin d'été, un climat de nouveau plus humide peut induire des vagues secondaires d'infestation (Gruner et al. 1980).

1.3. Pathogénie de l'infestation par *Haemonchus contortus*

La pathogénie d'*Haemonchus contortus* relève de plusieurs facteurs (Mage 2019 ; cours Pr. Jacquiet 2020).

La présence de vers induit des modifications des hormones gastro-intestinales, notamment de la synthèse de cholécystokinine, qui est à l'origine d'une diminution de l'appétit.

La présence du parasite dans la muqueuse altère la motricité digestive, diminuant le temps de contact des aliments avec les surfaces d'absorption digestives. Lors de l'évolution du stade larvaire au stade adulte, les parasites exercent une action mécanique et traumatique sur la muqueuse abomasale. Les lésions de la muqueuse abomasale conduisent à une augmentation du pH par des phénomènes sécrétoires anormaux, inhibant l'activité de certaines enzymes digestives, notamment la pepsine. Ces deux mécanismes induisent une malabsorption susceptible d'expliquer, associée avec la baisse d'appétit, une baisse de productivité.

Enfin, le maintien de l'intégrité des muqueuses face aux lésions causées par les stades larvaires, ainsi que la spoliation sanguine due au régime alimentaire hématophage des stades adultes (0,015 à 0,075 mL de sang par strongle par jour, Mage 2019), conduisent à une modification des synthèses protéiques dans le foie, modifiant le métabolisme, et cumulées à la baisse de l'appétit et la malabsorption, expliquent les baisses de production des individus infestés.

Cliniquement, l'haemonchose se manifeste par une pâleur marquée des muqueuses (anémie) et un œdème déclive au niveau de l'auge, aussi appelé signe de la bouteille, signant une hypoprotéinémie marquée. Un affaiblissement général est généralement noté (Angulo-Cubillán et al. 2010). L'infestation favorise également le développement d'infections bactériennes telles des toxi-infections par *Clostridium* spp. La perturbation de la digestion, décrite ci-avant, et conduisant à l'affaiblissement de l'individu, augmente sa réceptivité aux autres strongles gastro-intestinaux (Mage 2019).

La sévérité des signes cliniques dépend généralement de l'intensité de l'infestation. Dans les cas les plus sévères, l'haemonchose est associée à du méléna, des œdèmes, des muqueuses pâles, une perte d'état général par dénutrition, voire la mort de l'individu (Roeber, Jex, et Gasser 2013).

Dans des cas d'infestation chronique, une anémie, une baisse de la prise alimentaire et une baisse de production peuvent être observées (Kassai 1999).

Contrairement à la plupart des autres strongles gastro-intestinaux décrits chez les ovins, *Haemonchus contortus* ne provoque pas en première intention de la diarrhée. Ces effets à l'échelle du troupeau sont souvent mal détectés (Zajac 2006).

1.4. Problématiques actuelles liées à la gestion de l'infestation par *Haemonchus contortus* en élevage

Comme décrit précédemment, les conséquences zootechniques et pathologiques de l'infestation à *Haemonchus contortus* ne sont pas négligeables. Par des pertes importantes de production et de la mortalité lors d'infestation massive, la mise en œuvre de mesures de lutte, l'infestation par les SGI, dont *Haemonchus contortus*, représente un coût très important en élevage ovin (Nieuwhof et Bishop 2005 ; Charlier et al. 2020).

Diagnostic

Le diagnostic de l'infestation par *Haemonchus contortus* peut être réalisé par observation des signes cliniques (muqueuses pâles, œdèmes sous-glossiens, retards de croissance, affaiblissement, baisse de performances) (Selemon 2018).

La coproscopie de mélange par méthode de flottaison est un outil diagnostique de choix des SGI chez les petits ruminants. Cette méthode permet la détection des infestations massives par les vers adultes. En pratique, des matières fécales sont collectées sur 15 animaux (minimum 10) de chaque lot exposé (ex : agnelles, antenaises, brebis), et sont conservées au froid positif (+4°C). Le mélange des fèces des animaux de chaque lot est fait au laboratoire, par le manipulateur. Le mélange est dilué dans de l'eau salée et observé au microscope avec une lame de Mac master, permettant l'identification et la quantification des œufs (nombre d'œufs par gramme de fèces, ou OPG). L'interprétation des résultats coprologiques chez les petits ruminants est la suivante : niveau de parasitisme faible si moins de 500 OPG, modéré si 500 à 1000 OPG, élevé si 1000 à 2000 OPG, très élevée si plus de 2000 OPG (source : cours Pr. Jacquiet, 2020).

Néanmoins, il est important de souligner que la seule visualisation d'œufs de type strongle au microscope ne suffit pas à affirmer avec certitude que ces œufs soient spécifiquement issus d'*H. contortus*. Seule une coproculture ou une identification morphologique ou moléculaire des larves (Polymerase Chain Reaction -PCR) permet de distinguer les différents strongles intestinaux (Arsenopoulos et al. 2021). Par ailleurs, cette méthode ne permet pas de conclure à une absence d'infestation, notamment dans les cas de faible infestation ou lorsque les larves sont en hypobiose (seule l'autopsie permet de détecter le phénomène d'hypobiose).

Un diagnostic par dosage de pepsinogène sanguin ou des tests sérologiques ELISA seraient également réalisables, mais uniquement à titre expérimental, et ne sont pas disponibles en routine. Le comptage des vers adultes dans la caillette peut se faire après la mort de l'individu (Selemon 2018 ; cours Pr. Jacquiet, 2020).

Moyens de lutte et limites

Le traitement de l'infestation à *Haemonchus contortus* repose classiquement sur l'utilisation de molécules anthelminthiques : l'albendazole, le fenbendazole, l'oxfendazole, le lévamisole, l'ivermectine, l'éprinomectine, la doramectine, la moxidectine, ou encore le closantel et le monépantel (Getachew, Dorchies, et Jacquiet 2007 ; Selemon 2018).

Tableau 1 : liste de quelques molécules stronglycides recommandées pour lutter contre *Haemonchus contortus* chez les ovins. Tiré du cours du Pr. Jacquet, 2020, et de Getachew, Dorchies, et Jacquet 2007, adapté de Bowman 1999

Groupe	Molécule anthelminthique
Benzimidazoles	Albendazole Fenbendazole Oxfendazole
Imidazothiazoles	Lévamisole
Lactones macrocycliques	Ivermectine Eprinomectine Doramectine Moxidectine
Salicylanilides	Closantel
Dérivés Amino-Acétonitriles (AADs)	Monépantel

Cependant, un nombre grandissant de résistances d'*Haemonchus contortus* aux anthelminthiques couramment utilisés ont été décrites, dans de nombreux pays, dont des pays d'Europe, et la France (Getachew, Dorchies, et Jacquet 2007, Rose et al. 2015, Arsenopoulos et al. 2021). Des résistances existent envers les benzimidazoles, les imidazothiazoles, les lactones macrocycliques, le closantel, le monépantel. Des résistances à plusieurs classes d'anthelminthiques ont été décrites également, on parle alors de multirésistance. C'est le cas dans certains troupeaux en France (Paraud et al. 2016, Cazajous et al. 2018).

Aujourd'hui, le consensus n'est pas d'éliminer complètement la population parasitaire, mais plutôt de garder une population suffisamment réduite afin de ne pas avoir de répercussions majeures sur les animaux. Les recommandations actuelles sont de fournir une alimentation suffisamment riche aux animaux pour que leur état leur permette une meilleure résistance au parasite. L'utilisation de molécules anthelminthiques doit être raisonnée, limitée aux animaux les plus à risque ou les plus parasités, et les posologies et voies d'administration rigoureusement respectées. Des mesures zootechniques telles que la rotation des pâtures, éviter le surpâturage ou inclure d'autres espèces sur le pâturage sont également préconisées (Selemon 2018).

D'autres méthodes sont également envisagées, dont la sélection d'animaux génétiquement résistants aux SGI (Moreno et al. 2017), qui sera détaillée dans la partie suivante.

Conclusion partielle

Haemonchus contortus est un SGI très répandu chez les ovins au pâturage, pouvant entraîner des pertes de production importantes, voire de la mortalité. L'apparition de résistances, voire de multirésistances aux anthelminthiques, impose d'envisager des moyens de lutte plus pérennes, afin de réduire les conséquences du parasite sur la production, réduire la charge parasitaire des pâtures, et utiliser moins de molécules anthelminthiques. En particulier, la sélection d'animaux génétiquement résistants semble être une solution prometteuse.

2 - La sélection génétique des ovins sur la résistance aux strongles gastro-intestinaux

Dans les années 60, les Etats-Unis et l'Europe, puis l'Australie et la Nouvelle Zélande, se sont intéressés à la sélection d'individus porteurs de gènes de résistance aux SGI (Gray 1987).

Les termes de tolérance et résistance ont été définis en introduction. Alors que la résistance d'un individu au parasite conduit à minorer la reproduction de ce dernier, donc l'excrétion des œufs dans les matières fécales, la tolérance n'a pas d'effet sur le cycle du parasite, et concerne plutôt les capacités de l'hôte à maintenir ses capacités de production en dépit de la présence du parasite (Bishop et Stear 2003).

Dans le cas présent, nous nous intéressons à la résistance des ovins aux strongles gastro-intestinaux, et non à la tolérance. L'intérêt de la résistance des individus réside dans l'obtention de populations d'ovins excréant moins de parasites, donc moins contaminants pour les pâtures et pour les congénères (Moreno et al. 2017).

2.1. Les apports de la génomique dans l'identification de la résistance génétique des ovins aux SGI

De nombreuses régions chromosomiques réparties sur l'ensemble du génome ont été identifiées comme impliquées dans la résistance aux SGI. Un aperçu de la diversité de ces QTL (Quantitative Trait Loci, ou région chromosomique ayant un effet sur un caractère donné) est résumé dans le tableau suivant (d'après Zvinorova et al. 2016).

Tableau 2 : quelques QTL identifiés comme jouant un rôle dans la résistance aux SGI chez les ovins (adapté de Zvinorova et al. 2016).

Race	Chromosome	Référence
Romney-Coopworth	8, 23	<u>Crawford et al. (2006)</u>
Scottish Blackface	2, 3, 14 et 20	<u>Davies et al. (2006)</u>
Soay	1*, 6*, 12*	<u>Beraldi et al. (2007)</u>
Scottish Blackface	3, 20	<u>Stear et al. (2009)</u>
Spanish Churra	1, 6, 10, 14	<u>Gutiérrez-Gil et al. (2009)</u>
Croisement Romney-Mérino	3*, 21, 22*	<u>Dominik et al. (2010)</u>
Suffolk et texel	3, 14	<u>Matika et al. (2011)</u>
Croisement Romane-Martinik Blackbelly	5, 12, 13, 21	<u>Salle et al. (2012)</u>
Red Masaai, Dorper	2, 26	<u>Marshall et al. (2013)</u>

**associations suggérées*

La diversité des QTL identifiés peut être expliquée par des approches expérimentales et analytiques différentes suivant les études. D'autres facteurs sont également supposés contribuer à cette hétérogénéité, tels la race, l'âge, le sexe, la nature de l'infestation (naturelle ou artificielle), les conditions climatiques (climat tropical ou tempéré), le système de production (extensif ou intensif), ou les indicateurs mesurés (Zvinorova et al. 2016).

L'absence de QTL majeur impliqué dans la résistance aux SGI, la diversité de régions chromosomiques décrites, ainsi que leur répartition très large au sein du génome, conduisent à penser à un déterminisme génétique polygénique pour la résistance aux SGI, chaque loci ayant un effet faible à modéré (McRae et al. 2014, Zvinorova et al. 2016).

2.2. Mécanismes de la résistance génétique aux SGI chez les ovins

Une réponse immunitaire, sous contrôle génétique, semble être le facteur majeur de résistance aux SGI (Windon 1996). Des descriptions des mécanismes immunologiques de la réponse à l'infestation par *Haemonchus contortus* sont proposées dans la littérature (Lacroux et al. 2006, Alba-Hurtado et Muñoz-Guzmán 2013).

Dans un premier temps, l'hôte met en place une réponse innée, non spécifique, contre le parasite, faisant intervenir la voie alterne du complément et le recrutement d'éosinophiles, ainsi que l'établissement d'un micro environnement défavorable à l'installation des larves dans la caillette (Miller 1996, Meeusen et Balic 2000, Reinhardt, Scott, et Simpson 2011). Une différence d'expression de gènes associés à une réponse non spécifique à l'infestation par *Haemonchus contortus* a été mise en évidence entre des races ovines résistantes et sensibles : MacKinnon et al. (2009) ont montré une expression réduite des gènes associés à la coagulation sanguine, 3 jours post-infestation, chez les individus résistants. Dans le même temps, il a été noté chez ces mêmes individus une expression augmentée des gènes impliqués dans l'inhibition de la coagulation sanguine, la réparation tissulaire, la formation de vaisseaux sanguins, et la migration cellulaire dans la caillette et les nœuds lymphatiques associés. 27 jours post-infestation, les individus résistants avaient une expression augmentée des gènes associés à la motilité intestinale, la réponse inflammatoire, la différenciation et la prolifération cellulaire, et la réduction de l'apoptose.

L'expression du gène codant la ghréline (hormone stomacale contribuant notamment à la modulation de la réponse inflammatoire) (Otero M et al. 2004) est réduite chez les agneaux sensibles, alors qu'elle est augmentée chez les agneaux résistants (Ingham et al. 2011). La résistance semble également impliquer des concentrations d'histamine et leucotriènes plus importantes dans le mucus abomasal des individus résistants (Hohenhaus et Outteridge 1995).

Dans un second temps, l'hôte met en place une réponse immunitaire spécifique dirigée contre le parasite (Alba-Hurtado et Muñoz-Guzmán 2013). La réponse à l'infestation par des SGI, en particulier par *Haemonchus contortus*, est régulée par des lymphocytes T CD4⁺ et des éosinophiles (Balic, Bowles, et Meeusen 2002).

Les individus sensibles infestés développent en premier lieu une réponse de type Th2, puis le taux d'anticorps sériques et d'éosinophiles baisse chez ces individus, suggérant que la réponse immunitaire est réorientée vers une réponse de type Th1. En parallèle, les individus résistants

développent et maintiennent une réponse de type Th2, avec des taux d'anticorps sériques spécifiques (immunoglobulines E) et des quantités d'éosinophiles locaux importants. La sensibilité aux SGI semble donc liée à une réorientation de la réponse immunitaire vers une réponse de type Th1 (Muñoz-Guzmán et al. 2011). Les gènes codant pour l'interleukine 10 et l'interféron gamma (réponse Th1) ne sont pas exprimés chez les individus résistants (Pernthaner et al. 2005).

Les cytokines de type Th2 impliquées dans la résistance aux SGI sont des interleukines de type 4, 5 et 13, et le Tumor Necrosis Factor Alpha. Les effecteurs (éosinophiles et mastocytes) recrutés dans les muqueuses abomasales en région pylorique, conduisent à la mort et l'expulsion du parasite (Meeusen, Balic, et Bowles 2005, Lacroux et al. 2006, Terefe et al. 2007, Alba-Hurtado et Muñoz-Guzmán 2013). Les parasites femelles issues des individus résistants ont une plus faible prolifération, suggérant également une réponse immunitaire dirigée contre le parasite et délétère à sa fécondité (Guo et al. 2016).

2.3. Corrélacion entre données expérimentales et applications terrain

Le caractère polygénique de la résistance aux SGI chez les ovins rend difficile l'identification des individus résistants et sensibles sur la base de la recherche des QTL. Néanmoins, différentes méthodes de génotypage permettent de localiser précisément les QTL d'intérêt impliqués dans la résistance aux SGI. L'utilisation de marqueurs microsatellites et de puces à ADN permet de scanner le génome afin de détecter de manière plus précise les QTL associés à un effet majeur sur la résistance aux SGI, et les QTL aux effets plus modérés (Sallé et al. 2012).

Un certain nombre d'études se sont attachées à quantifier la résistance aux SGI, en prenant comme indicateur le comptage d'excrétion fécale d'œufs (OPG) et/ou l'hématocrite (Vanimisetti et al. 2004, McRae et al. 2014).

L'utilisation de marqueurs SNP (Single Nucleotid Polymorphism) peut permettre de prédire la variation phénotypique de comptage d'excrétion fécale pour *Haemonchus contortus* et *Trichostrongylus colubriformis* (Kemper et al. 2011). Kemper et al. ont démontré que les méthodes utilisant un ensemble de marqueur en simultanée peuvent prédire avec une bonne fiabilité la résistance génétique aux SGI, malgré les effets réduits de chaque marqueur pris individuellement.

Une corrélation génétique importante a été montrée entre l'excrétion fécale lors d'infestation à *Haemonchus contortus* et *Trichostrongylus colubriformis* sur des agneaux de race Romane, suggérant la possibilité de sélectionner des individus pour leur résistance aux SGI sur la base de la résistance à l'un des parasites cités, dans cette race. Par ailleurs, l'héritabilité du comptage d'excrétion fécale pour *Haemonchus contortus* (de 0,39 à 0,48), et les corrélations génétiques élevées entre la première et la deuxième infestation par ce parasite, permettent de conclure que la sélection pour la résistance à cette espèce puisse se faire selon le comptage d'excrétion d'œufs dans les matières fécales en réponse à une dose seulement de parasite (Gruner, Bouix, et Brunel 2004b).

Des paramètres environnementaux ont également été identifiés comme ayant un effet sur la résistance des individus aux parasites. Une étude a montré que dans une population de brebis de race Soay naturellement résistante aux strongles gastro-intestinaux, les effets maternels ont une influence sur la résistance aux SGI des individus descendants des individus étudiés. Le chargement en parasites était plus élevé chez les individus (jeunes comme adultes) issus de portées doubles (en comparaison aux portées simples) et issus des mères les plus âgées et les plus jeunes (A. D. Hayward et al. 2010).

Conclusion partielle

La diversité des gènes impliqués dans la résistance des ovins aux SGI, notamment entre les différentes races étudiées, rend difficile la sélection d'animaux en routine sur la base d'un génotypage. Néanmoins, la corrélation génétique avec l'excrétion fécale d'œufs de SGI permet, sur le terrain, une sélection des individus résistants sur la base de leur phénotype. Les paramètres environnementaux doivent également être pris en compte dans la sélection.

3 - La reproduction de la brebis

La reproduction de la brebis met en jeu des mécanismes physiologiques et génétiques, qu'il est important de connaître afin d'évaluer et de maîtriser le cycle de reproduction en élevage ovin. L'amélioration des paramètres de reproduction est au cœur des objectifs technico-économiques des élevages ovins, et passe par des mesures de court comme de long terme.

3.1. Caractéristiques physiologiques du cycle œstral et de la gestation chez la brebis

Le cycle sexuel, ou cycle œstral, est l'ensemble des modifications périodiques, structurales, morphologiques et fonctionnelles des organes génitaux et des glandes annexes accompagnées de variations de comportement de la femelle. Le cycle œstral dure en moyenne 17 jours chez la brebis (14 à 19 jours) (Castonguay 2018).

Les cycles sexuels démarrent à la puberté, vers 5 à 8 mois selon la race, l'alimentation, et des facteurs environnementaux. En général, une femelle est pubère lorsqu'elle a atteint entre 50 à 70% de son poids corporel adulte (Castonguay 2018).

La brebis est une espèce à ovulation spontanée. Le cycle sexuel de la brebis est dépendant de la photopériode, et soumis à une saisonnalité. C'est une espèce dite de jours courts, c'est-à-dire que l'activité sexuelle est stimulée lors de succession de jours longs puis décroissants (Chemineau et al. 1992).

La phase folliculaire, correspondant à la croissance des follicules sous influence oestrogénique, est très courte (2 à 3 jours). La phase lutéale, correspondant au développement, maintien et lyse du corps jaune sous influence progestéronique, est plus longue (13 à 14 jours) (Ravindra et al. 1994).

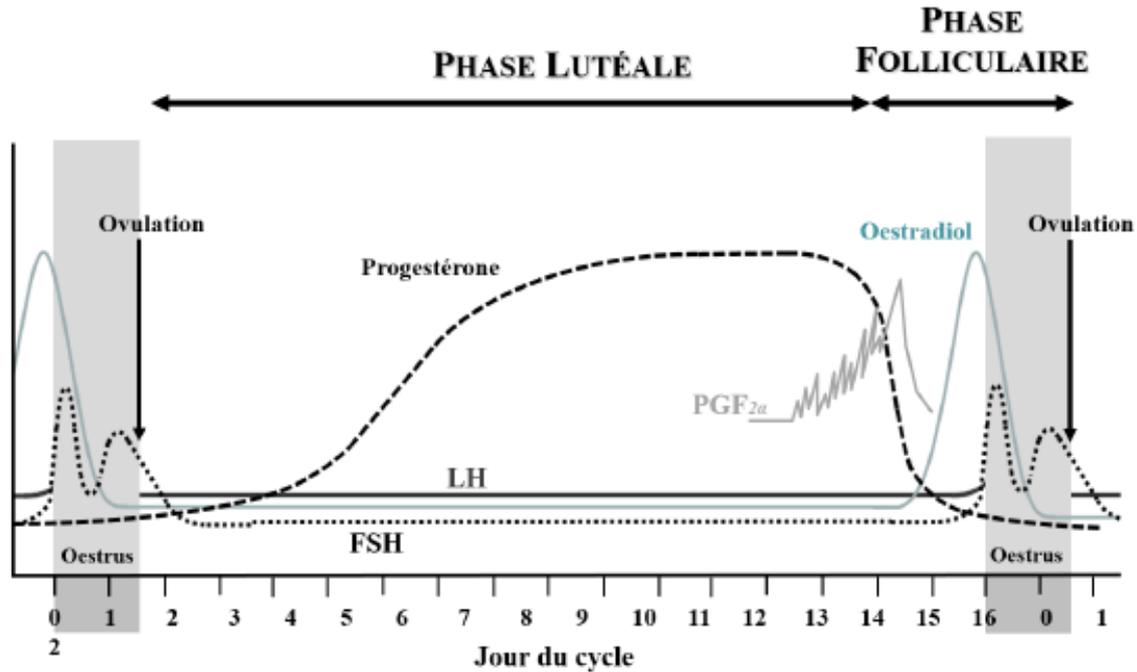


Figure 2 : variations hormonales au cours du cycle sexuel de la brebis (Castonguay 2018)

La gestation est l'ensemble des processus qui se déroulent de la fécondation à la parturition. Chez la brebis, elle dure en moyenne 150 jours (entre 140 et 160 jours), et dépend notamment de la race et l'alimentation (Anderson, Bradford, et Cupps 1981 ; Holst, Killeen, et Cullis 1986).

3.2. Maitrise de la reproduction de la brebis

3.2.1. Induction et synchronisation des chaleurs

Méthodes zootechniques

Une augmentation contrôlée de la densité énergétique de la ration (flushing) de brebis d'état corporel moyen 2 à 3 semaines avant la saillie stimule la venue en chaleur et le taux d'ovulation (Coop 1966).

Imposer un régime lumineux artificiel reproduisant les jours courts en dehors de la période de saison sexuelle naturelle permet de débloquent les cycles sexuels et avancer la saison sexuelle. (Mauléon et Rougeot 1962).

L'introduction des béliers peu de temps avant le début de la saison sexuelle (effet bélier) permet également d'induire des chaleurs (Tournadre, Pellicer-Rubio, et Bocquier 2009).

Méthodes médicales

Pendant la saison sexuelle, des méthodes basées sur la lutéolyse (utilisation de prostaglandines) permettent l'induction et la synchronisation des chaleurs sur des brebis déjà cyclées (présentant des corps jaunes fonctionnels) (Skliarov et al. 2021). Toutes les brebis n'étant pas au même stade du cycle, il est nécessaire de pratiquer deux injections à 11-14 jours d'intervalle.

Hors saison sexuelle, un traitement à base de progestérone et gonadotropine chorionique équine (eCG) permet d'induire et synchroniser les chaleurs (Skliarov et al. 2021). Des protocoles à base de mélatonine, mimant la saison sexuelle, sont également utilisés (Chemineau et al. 1992).

3.2.2. Facteurs de variation de la réussite à la fécondation (fertilité) et de la taille des portées (prolificité)

Age et parité

La fertilité maximale des brebis est atteinte entre l'âge de 2 et 4 ans. Après 5 ans, la fertilité diminue progressivement, avec une diminution du taux d'ovulation et de fécondation des ovules, ainsi que l'augmentation de la mortalité embryonnaire, provoquant une baisse de la prolificité vers 5 à 6 ans. (« Paramètres de Reproduction Chez Les Ovins » 2016).

La fertilité des agnelles dépend de plusieurs facteurs, dont la race, la génétique (intra race), l'alimentation et la saison de naissance (Land 1978, Duvallon 2007). En général, comparé avec les brebis adultes, les agnelles sont moins fertiles à leurs premières chaleurs (de 60 à 80%) et ont un taux d'ovulation inférieur (de 20 à 25%), ainsi qu'une mortalité embryonnaire plus élevée, par une moins bonne qualité des embryons (Castonguay 2018).

Individu et environnement

Race, saison et nutrition influencent l'initiation de la croissance folliculaire. Le nombre de follicules pré-antraux dépend des gonatotropines, l'âge, la nutrition et la saison. Le taux d'ovulation peut être influencé à court terme par des facteurs tels que la stimulation à la PMSG, la nutrition à court terme, qui agissent probablement en changeant le nombre de follicules évoluant en atresie. Les facteurs comme la race, l'âge et la saison agissent probablement en changeant le nombre de follicules qui entrent en phase de croissance (Cahill 1981).

En particulier, l'effet des traitements photopériodiques en contre-saison, en fin de saison sexuelle et en saison sexuelle a été étudié par Thériault et al. 2011. Alors que la fertilité est similaire entre les traitements (lumière naturelle, et alternance lumière naturelle et artificielle), la prolificité des brebis soumises aux traitements photopériodiques est supérieure en contre-saison et en fin de saison sexuelle. En saison sexuelle, les brebis du lot témoin (lumière naturelle) ont été les plus prolifiques. Ces données suggèrent que la durée de la nuit n'explique pas à elle seule les variations de taille de portée, et que d'autres phénomènes endogènes interviennent sûrement dans la régulation de l'activité ovarienne.

Le stress thermique (températures supérieures ou égales à 32°C pendant 5 jours avant et 5 jours après l'œstrus) diminue la fertilité des béliers et des brebis, ainsi que la survie embryonnaire (van Wettere et al. 2021).

Traitements

Le taux de gestation le plus bas observé après traitement progestagène long terme (12 à 14 jours) est lié au ralentissement du turn over folliculaire qui permet l'ovulation de follicules dominants persistants. Le traitement court terme aux progestagènes (5 à 6 jours) donne lieu à un plus fort taux de gestation, probablement dû à l'ovulation de follicules nouvellement recrutés. Un traitement avec eCG (Gonadotrophine Chorionique équine) n'a pas eu d'avantage en association avec un traitement long terme aux progestagènes, et a eu un effet délétère en combinaison avec un traitement court terme à la MAP (acétate de médroxyprogestérone) (Viñoles et al. 2001).

3.2.3. Evaluation des paramètres reproducteurs en pratique en élevage ovin

En élevage, un recueil régulier des données (effectif de brebis mises à la reproduction, paternité, carnet d'agnelage, avortements, mortalité, suivi des poids...) permet de calculer des paramètres décrivant les performances de reproduction :

La **fécondité** est définie comme le nombre d'agneaux nés sur le nombre de femelles mises à la reproduction (exprimée en pourcentage) (Pastorale s. d.). La **fertilité** est égale au nombre de brebis ayant mis bas sur le nombre de brebis mises à la reproduction (« Rudiments de la reproduction et des taux de conception chez les ovins » s. d.). La **prolificité** est la taille moyenne des portées (nombre d'agneaux nés sur le nombre total de mises bas).

Les valeurs obtenues à l'échelle d'un troupeau, dépendantes de la génétique et de la conduite d'élevage et de reproduction, peuvent être comparées aux valeurs d'un groupe d'éleveurs, à celles de la race, ou à des objectifs technico-économiques spécifiques. Elles permettent également un suivi de la situation globale du troupeau en termes de reproduction.

3.3. Bases génétiques de la reproduction de la brebis et applications terrain

3.3.1. Gènes majeurs impliqués dans la reproduction chez les ovins

Des gènes majeurs impliqués dans la reproduction chez les ovins sont décrits notamment par (Mishra 2014) :

- le gène majeur codant pour le récepteur BMPR1B (bone morphogenetic protein receptor type 1B) - ce gène est hérité comme un locus seul, autosomal, avec effets additifs sur le taux d'ovulation (une copie augmente le taux d'ovulation par 1 ou 2 oocytes) et est exprimé dans les cellules de la granulosa et ovariennes ;
- le gène codant pour le TGFbêta (tubular growth factor bêta), impliqué dans la reproduction ;
- le gène codant pour le GDF9 (growth differentiation factor 9) est exprimé dans les oocytes depuis le premier stade de développement folliculaire jusqu'à l'ovulation - le GDF9 a un rôle dans la folliculogénèse, une copie de ce gène augmente le taux d'ovulation, une double copie affecte l'ovulation voire l'empêche ;
- le gène codant pour la BMP15 (bone morphogenetic protein 15), une protéine régulant le taux d'ovulation et la fertilité ;
- le gène codant pour le POU (domain class 1 transcription factor 1), un facteur tissulaire spécifique de la reproduction ;
- le gène « estrogène receptor gene », ayant un rôle dans la fécondité, et également un rôle possible sur la prolificité par proximité avec gènes majeurs de la prolificité ;
- le gène « prolactin receptor gene », qui est supposé être soit un gène majeur impliqué dans la prolificité, soit un gène en lien étroit avec un gène contrôlant l'ovulation ;
- le gène "FSH receptor gene" ;
- le gène codant pour la Kisspeptin, protéine régulant la sécrétion de GnRH ;
- le gène codant pour l'inhibine, protéines inhibant la sécrétion de FSH par la glande pituitaire ;
- le gène GPR54/KISS1R, dont des mutations par délétions semblent avoir des effets significatifs sur la prolificité.

Des mutations sur les gènes *BMPR-1B*, *BMP15* et *GDF9* augmentant le taux d'ovulation (Davis 2004). Le gène *FecX2* est un gène maternel, exprimé quand hérité d'un mâle mais mis sous silence si hérité de la mère. Seuls les mâles héritant du gène de la part d'une brebis (chez qui le gène est silencieux) produiront des filles à fort taux d'ovulation. Il existe également des gènes putatifs impliqués dans la prolificité, dépendant de la race.

La découverte de variations génétiques avec effets moyens ou mineurs sur la prolificité, par le génotypage d'une superfamille de gènes *TGFβ*, pourrait permettre d'appliquer une approche de sélection assistée par marqueurs pour accouplements pour augmenter la prolificité dans les races étudiées et leurs croisements (Gootwine 2020). Les auteurs soulignent néanmoins la nécessité de mener des recherches plus précises sur l'environnement intra-utérin, et les restrictions de croissance observées dans les gestations multiples. En effet, une prolificité élevée est souvent associée à l'augmentation de la mortalité fœtale et des agneaux. En particulier, La et al. (2020), ont réalisé une analyse protéomique de l'utérus ovin, révélant son rôle dans la prolificité. Les protéines des tissus utérins dans les phases folliculaires et lutéales ont été identifiées de manière différentielle. Une analyse de corrélation entre le transcriptome et le protéome a révélé une corrélation positive entre 2 niveaux « omiques » de prolificité. Au total 41 et 43 protéines d'abondance différentielle ont été identifiées, respectivement dans les phases folliculaires et lutéales. Ces protéines sont impliquées dans le métabolisme des sphingolipides et des acides aminés, et semblent avoir une importance majeure dans le maintien des fonctions utérines et l'augmentation du taux de survie embryonnaire.

3.3.2. Héritabilité des caractères reproducteurs

Turner et Young (1969), ont montré une faible héritabilité des caractères reproducteurs (taille des portées, survie des agneaux), probablement en lien avec, d'une part, une faible variabilité génétique de ces caractères et, d'autre part, une proportion plus importante de l'effet environnemental.

Murphy, Keele, et Freking (2020), ont ainsi décrits des facteurs génétiques (et non génétiques) influençant la prolificité des brebis et le poids des agneaux sur un troupeau de Romanov. La proportion de variance phénotypique sur la taille de portée attribuable à la génétique additionnelle (0,06 à 0,08) et à un effet environnemental permanent (0,05 à 0,07) est très basse. Les héritabilités directes estimées pour le poids corporel sont faibles. L'héritabilité maternelle est modérée pour le poids corporel (0,34) mais basse pour poids au sevrage (0,11 à 0,18).

Des études se sont attachées à estimer des paramètres génétiques de la reproduction, dans différentes races et selon des effets fixes et aléatoires. A titre d'exemple, Rosati et al. 2002, ont estimé le taux de conception, nombre d'agneaux nés (totaux, vivants) et sevrés, le poids moyen de portée par agneau né et sevré, en fonction d'effets fixes (année, âge de la brebis, traitement hormonal, saison) et aléatoires (effets génétiques directs et maternels, effets permanent de l'environnement des brebis et accouplements des brebis).

3.3.3. Application de la génétique à la reproduction des ovins

GEODE est un Organisme de Sélection agréé par le Ministère de l'Agriculture et de l'Alimentation dont l'objectif est l'amélioration génétique et la sauvegarde des races ovines. De nombreuses races y sont représentées, dont la race Berrichon du cher et la race Romanov. GEODE porte un programme d'amélioration génétique, basé sur la monte naturelle et l'insémination artificielle, et sur l'application de méthodes d'évaluation génétique à un système de qualification raciale spécifique. Par le contrôle officiel des performances en ferme (Ovin Croissance), une évaluation génétique permet notamment de contrôler les aptitudes maternelles, incluant des paramètres de reproduction (fertilité, prolificité, valeur laitière et productivité) et les aptitudes bouchères (croissance et morphologie). Certains individus sont également évalués sur descendance. Les meilleurs béliers, qualifiés « d'améliorateurs », sont ensuite destinés à la collecte de semence pour l'insémination artificielle (« Organisme de sélection - Reproduction ovine et brebis - Geode » s. d.).

Conclusion partielle

Les paramètres de reproduction sont au cœur des objectifs technico-économiques des élevages ovins en France. La maîtrise de la reproduction est primordiale et passe par des mesures zootechniques et médicales, mais aussi, sur le plus long terme, des améliorations génétiques. Les seuils et objectifs fixés sont très dépendants de la race et du système de production.

4 - Présentation de la brebis Romane – anciennement INRA 401

4.1. Historique de la brebis Romane

La brebis Romane, anciennement INRA 401, est une race de brebis créée par l'INRA dans les années 70, avec pour objectif d'améliorer les performances ovines à l'échelle du cheptel Français (Bodard et Dumont s. d.).

La race Romane est née de croisements successifs entre des individus de race Romanov et Berrichon du Cher.

Ces deux races disposent d'aptitudes complémentaires : la race Romanov se distingue par sa bonne prolificité (2,83 en mise-bas de septembre, jusqu'à 3,50 en mise-bas de mars), et d'excellentes qualités maternelles, mais une valeur bouchère considérée comme insuffisante (poids des mâles nés doubles à 30 jours : 9,5 kg, poids des béliers : 85kg, poids des brebis 60 à 70 kg), et une toison colorée. C'est une race précoce (dès 7 mois) et désaisonnée. Elle est particulièrement utilisée en croisement avec des béliers dits améliorateurs bouchers (Merlande 2017).

La race Berrichon du Cher se caractérise par une excellente valeur bouchère (poids des mâles nés doubles à 30 jours : 11,1 kg, avec un GMQ30/70 de 350g/j pour les mâles nés simples, poids des béliers : 100-140 kg, poids des brebis 70 à 80 kg), facilement désaisonnée, une toison blanche, mais est peu prolifique (1,6 agneaux par mise-bas), et des qualités maternelles limitées. Elle est principalement utilisée en croisement terminal sur des brebis de race rustiques ou prolifiques, afin de produire des agneaux lourds sans excès de gras (Merlande 2017).

Dans un premier temps, des accouplements sans sélection ont été réalisés entre des individus des 2 races. Puis les animaux issus de la génération suivante ont été accouplés ensemble, selon des schémas réfléchis de manière à créer de nouvelles combinaisons génétiques, ce jusqu'à la 4^{ème} génération. Suivant ces 4 générations, il a été noté une bonne stabilité des performances de reproduction, avec une prolificité de plus de 2 agneaux en moyenne par mise-bas (sur les brebis de 3 ans), une bonne fertilité à toutes les saisons (86% en avril, 98% en juillet), des facilités de mise-bas, une bonne viabilité des agneaux (90% à 70 jours), et une croissance journalière moyenne (de 10 à 30 jours) de 400g pour les agneaux allaités.

Dans un second temps, à partir de 1980, le troupeau a été soumis à une sélection, en premier lieu sur la prolificité, puis sur prolificité et valeur laitière, puis à partir de 1989 sur prolificité, valeur laitière, caractères de croissance et caractères bouchers (Ricordeau et al. 1992).

Des accouplements sans séparation des générations ont été réalisés afin de continuer la sélection et consolider les résultats de performances précédemment acquis.

Enfin, un protocole mis en place à partir de 1980 grâce à la collaboration entre le Ministère de l'Agriculture, l'INRA, l'ITOVIC, les EDE, l'enseignement agricole et la participation d'éleveurs, a permis de vérifier sur le terrain les observations décrites expérimentalement (Bodard et Dumont 2016).

60 élevages sélectionneurs ont été répertoriés en France en 2017 (Merlande 2017), 28 635 brebis ont agnelé et ont suivi le contrôle de performance la même année (Bodard et Dumont 2017).

4.2. Caractéristiques, qualités et aptitudes de la brebis Romane

Placée au 6^{ème} rang des races ovines en termes d'effectif en 2017, avec environ 200 000 brebis en France dont 24 000 en sélection (Merlande 2017), la race Romane dispose de qualités issues de la sélection menées en amont (Bodard et Dumont 2017).

- Une prolificité élevée : 1,86 à 2,15 suivant l'âge de la mise-bas selon les données du contrôle de performances de 2017. 2,39 en moyenne sur les 10 meilleurs élevages en œstrus naturel.

- Une bonne précocité : 20,2 % des brebis en œstrus naturel en 2017 étaient âgées de moins de 15 mois (456,26 jours).

- Des qualités maternelles importantes : production laitière quantitativement et qualitativement suffisante, comportement maternel particulièrement développé, désaisonnement aisé permettant la production toute l'année sans utilisation d'hormones.

- De la rusticité : implantation dans toutes les régions françaises et tout type d'élevage.

L'Organisme de Sélection rapporte une fertilité en moyenne supérieure à 0,85, sans distinction de la parité (d'après le site de l'OS Romane).

La race Romane est principalement utilisée par voie femelle. Les brebis sont conduites en troupeau selon un schéma de production intensive d'agneaux de bergerie par croisements terminaux. Les brebis Romanes sont croisées avec des béliers de races bouchères (béliers

qualifiés d'améliorateurs bouchers), sélectionnés sur l'aptitude à la production de viande (Berrichon du Cher, Rouge de l'Ouest, Suffolk). Les agneaux produits sont de type « standard », classés U et R dans la grille EUROP, et naissent à toutes périodes de l'année (Merlande 2017).

4.3. Sélection et perspectives pour la brebis Romane

L'organisme de sélection de la race ovine Romane (OS ROMANE) porte les objectifs de sélection de la race. Il s'agit d'une association Loi 1901 à but non lucratif créée en 1969 par le Décret d'Application de la Loi sur l'Élevage de 1966. L'OS Romane regroupe l'ensemble des acteurs de la filière de la race Romane, et définit les caractéristiques d'appartenance à la race Romane. L'organisme définit également les objectifs de sélection de la race, il a pour objectif de tenir et mettre à jour le fichier racial, qui rassemble les données sur la généalogie et les performances des individus. L'OS délivre les documents officiels des reproducteurs et réalise la promotion de la race.

L'OS Romane a pour objectif le maintien des qualités actuelles et l'amélioration de la fertilité et des qualités laitières (Bodard et Dumont 2020) :

- Concernant les valeurs maternelles : « maintien d'une prolificité de 200%, en contre-saison, en œstrus naturel » ; objectif d'un GMQ en portée double de 500 g entre 10 et 30 jours ; « maintenir la bonne fertilité de la race et la capacité à désaisonner naturellement » ; « pointage phénotypique des agnelles de renouvellement ».
- Concernant les valeurs bouchères : croissance des agneaux, Poids-Age-Type (PAT), épaisseur de gras et de noix côtelette, conformation phénotypique.
- Concernant la résistance à la tremblante, les béliers sélectionnés en station sont de génotype ARR/ARR, et un programme national sur voie femelle est réalisé.

Une station d'évaluation des meilleurs jeunes mâles contrôle 300 béliers par an. Ces mâles sont utilisés par insémination artificielle afin de procréer le meilleur potentiel génétique (Merlande 2017).

La race Romane s'inscrit dans plusieurs programmes de recherches menées notamment par l'INRAe. En particulier, la sélection sur la résistance aux strongles gastro-intestinaux en centre expérimental est décrite ci-après.

PARTIE 2 : MATERIEL ET METHODES

Un protocole expérimental permettant la sélection de brebis génétiquement résistantes aux strongles gastro-intestinaux en condition d'infestation artificielle par *Haemonchus contortus* (par création de lignées divergentes) a été réalisé à l'Unité Expérimentale INRAe La Sapinière, à Bourges (18033, France), avec des brebis de race Romane.

Sur les trois générations de brebis mises à la reproduction successivement de 2015 à 2020 pour la création de lignées divergentes, il a été suspecté une augmentation de la taille des portées à la naissance (i.e. prolificité) chez les brebis résistantes par rapport aux brebis sensibles. La question s'est alors posée de l'impact de la sélection génétique pour la résistance aux SGI sur la prolificité des brebis.

L'objectif de cette étude est, de manière plus large, d'explorer un possible lien entre la sélection génétique pour la résistance aux SGI et les paramètres reproducteurs des brebis, incluant la fertilité (réussite à la mise à la reproduction) et la prolificité (taille des portées).

1. Obtention des lignées divergentes

La description complète de l'obtention des lignées divergentes a été réalisée par Moreno-Romieux et al., 2016, repris par Sallé et al., 2020, et est résumée dans la figure 3 ci-après. Le principe repose sur l'estimation de la valeur génétique des individus pour la réponse à un protocole d'infestation artificielle à *Haemonchus contortus*, à l'aide de données génomiques et phénotypiques.

A l'origine, un groupe de 271 individus de race Romane (G0 – 127 males et 144 femelles) a été génotypé pour des marqueurs de résistance, et phénotypé sur la résistance à *Haemonchus contortus* selon un protocole d'infestation artificielle.

Riggio et al., 2014 ont identifié 8 régions du génome significativement associées à une résistance aux strongles gastro-intestinaux chez des races ovines Européennes. Des variations mineures du génome, ou Single Nucleotid Polymorphism (SNP), issus de la puce SNP de 800Kb localisée au niveau de ces régions d'intérêt, ont été isolées et génotypées par une méthode constituée d'une réaction de polymérase en chaîne, ou Polymerase Chain Reaction (PCR) compétitive, allèle-spécifique (He C., Holme J., Anthony J., 2014).

Vers 6 mois d'âge, ces individus ont subi 2 infestations expérimentales successives, d'une durée d'un mois chacune, et séparées d'une période de 15 jours. La raison de cette double infestation était de permettre le développement d'une immunité adaptative chez les individus, par contact prolongé et répété avec le parasite. A chaque infestation, les individus ont reçu 10 000 larves L3 d'*Haemonchus contortus* de la souche « Humeau » par voie orale. Un prélèvement de fèces et de sang a été réalisé le premier jour et à la fin de chaque infestation, afin de mesurer l'hématocrite et le nombre d'œufs excrété par gramme de fèces (OPG), selon la méthode de Mac Master. Ce protocole de phénotypage est décrit plus en détails dans la littérature (Aumont, Gruner, et Hostache 2003 ; Gruner, Bouix, et Brunel 2004 ; Moreno et al. 2017), et est schématisé dans la figure 4 ci-après. A la fin de chaque infestation, les animaux étaient traités à l'ivermectine par voie orale, à raison de 0,2 mg/kg de poids vif.

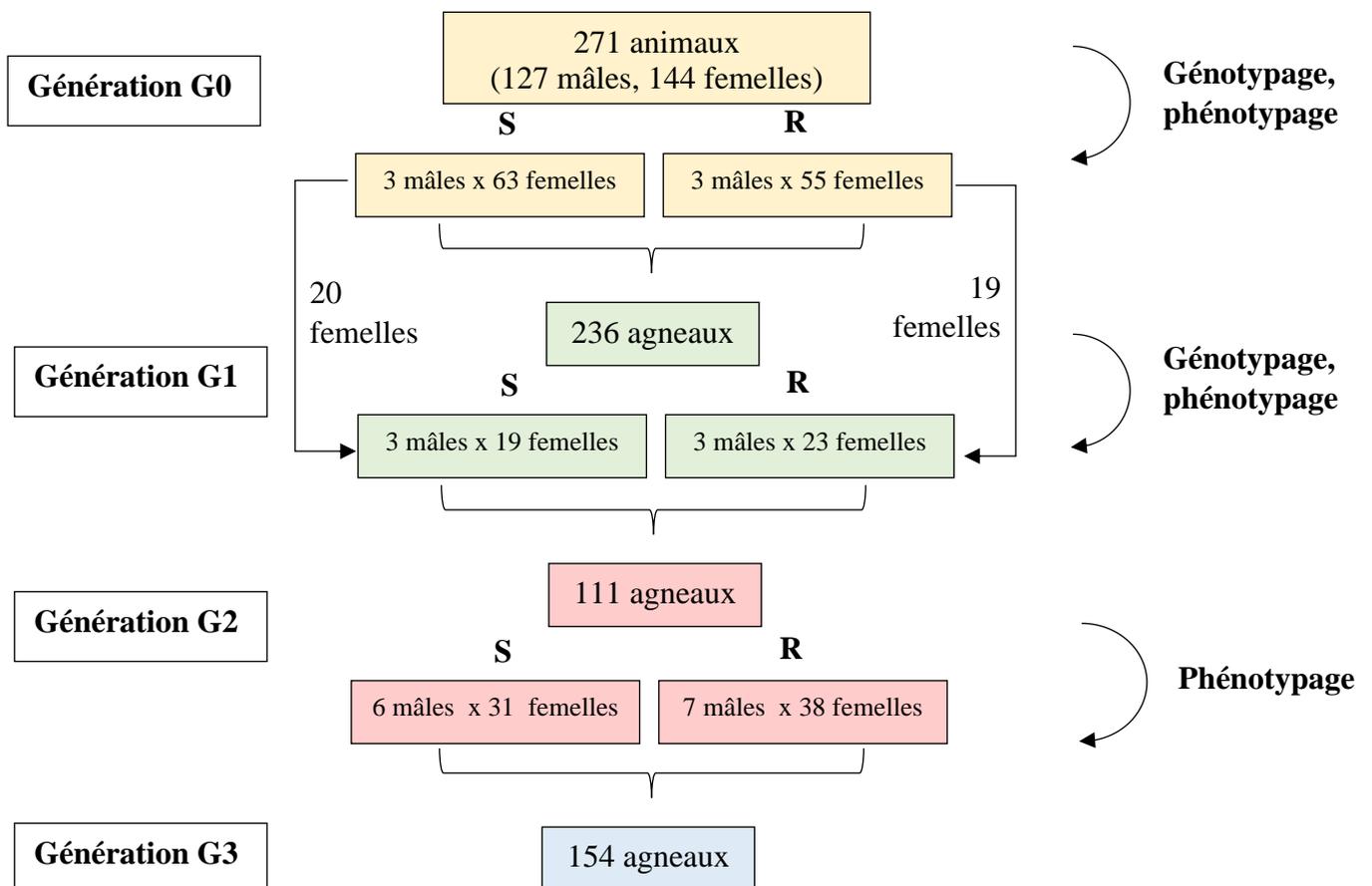
Une approche de sélection basée sur la génomique et le phénotype, détaillée par Sallé et al., 2020 a permis d'estimer la valeur génétique (index) des individus, sur la base de leur résistance ou de leur sensibilité à l'infestation expérimentale par *H. contortus*, et ainsi de sélectionner les individus de la génération G0 les plus résistants et les plus sensibles. Les 6 béliers les plus extrêmes (i.e. les 3 individus aux extrémités de la courbe de distribution de l'index) ont été accouplés avec des brebis de même lignée qu'eux (55 brebis résistantes et 63 brebis sensibles) issues de la même génération G0. L'échantillonnage des mâles, soit la part d'individus sélectionnés dans la population disponible, correspond à une pression de sélection de 3% ; de même, celui des brebis correspond à une pression de sélection de 30%. Les 236 agneaux issus de ces accouplements ont ainsi formé la génération G1. Ces agneaux ont été sélectionnés en fonction de leur valeur génétique estimée pour leur résistance ou sensibilité à *H. contortus* (la moyenne de celles de leurs parents), génotypés et phénotypés après 3 mois d'âge selon le protocole décrit précédemment. Leur valeur génétique a été estimée en utilisant un modèle incluant les effets fixes connus (taille de la portée, sexe), et un effet aléatoire individuel estimé à partir de leur pedigree. Leur valeur génomique a été estimée ensuite en fonction de l'information du pedigree et de l'effet du SNP calculé à la génération G0. 87 agneaux G1 ont été retenus.

A la génération suivante, de la même manière des accouplements entre les 6 béliers les plus extrêmes (3 de chaque lignée, sélectionnés sur leur valeurs génétiques propres), et 82 brebis sélectionnées sur leurs valeurs génétiques (19 résistantes et 20 sensibles issues de la génération G0, 23 résistantes et 19 sensibles issues de la génération G1, soit une pression de sélection de 4% pour les mâles et 20% pour les femelles) ont donné 111 agneaux (génération G2), pour

lesquels des valeurs génétiques ont été calculées. Le phénotypage de ces agneaux a été réalisé vers 3 à 4 mois d'âge selon le protocole décrit précédemment, par ingestion de 3500 L3 lors de la première infestation, puis 10 000 lors de la deuxième. 82 individus du groupe G2 ont été accouplés (7 mâles résistants, 6 mâles sensibles, 38 femelles résistantes, 31 femelles sensibles), et ont donné 154 agneaux (génération G3)

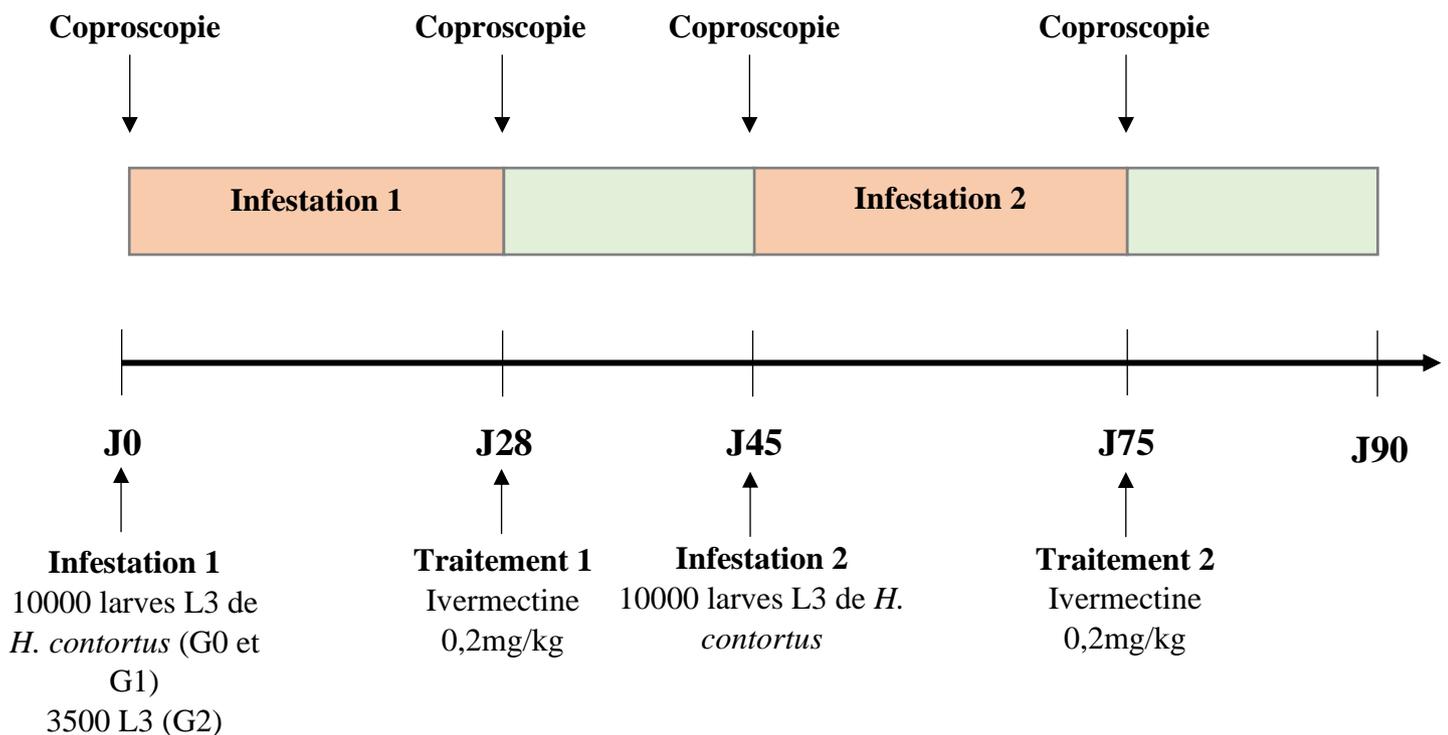
Tous les animaux ont été élevés en bergerie, et non confrontés à une infestation naturelle par les SGI.

La figure 3 résume le protocole de sélection ayant abouti aux lignées divergentes.



S : lignée sensible ; R : lignée résistante

Figure 3 : création des lignées divergentes, d'après Sallé et al., 2020



Age des animaux au moment du phénotypage :

G0 : 6 mois

G1 : 4-5 mois

G2 : 3-5 mois

Coproscopie : mesures d'excrétion fécale (OPG) par méthode de Mac Master

Figure 4 : protocole de phénotypage des individus pour la résistance aux SGI

A chaque génération, à l'issue du phénotypage, la valeur génétique des ascendants était calculée à nouveau selon la méthode des équations de prédiction mentionnée ci-avant.

La corrélation, chez les brebis de la génération G1, entre pédigrée, phénotype et équation de prédiction mentionnées ci-avant, étant très bonne (supérieure à 0,84 en prenant en compte le pédigrée des G0), les individus à partir de G2 ont été indexés uniquement sur la base de leur pédigrée et de leur phénotype.

2. Conduite de la reproduction des brebis issues des lignées divergentes

De 2015 à 2020, 253 brebis issues des lignées divergentes des générations G0 à G2 ont été mises à la reproduction à une ou plusieurs reprises, dans le cadre de l'obtention des lignées divergentes (accouplements avec des mâles des lignées, cf paragraphe précédent) ou non (accouplement avec des mâles du troupeau reproducteur de l'unité expérimentale). Au total, ont été enregistrées les mises à la reproduction de 117 brebis de la génération G0 (57 de la lignée R, 60 de la lignée S), 45 brebis de la génération G1 (25 de la lignée R, 20 de la lignée S) et 91 brebis de la génération G2 (51 de la lignée R, 40 de la lignée S).

La distribution et la moyenne de l'index génétique de résistance aux SGI des brebis mises à la reproduction dans cette étude, selon la génération, illustre la divergence des deux lignées (Figure 5).

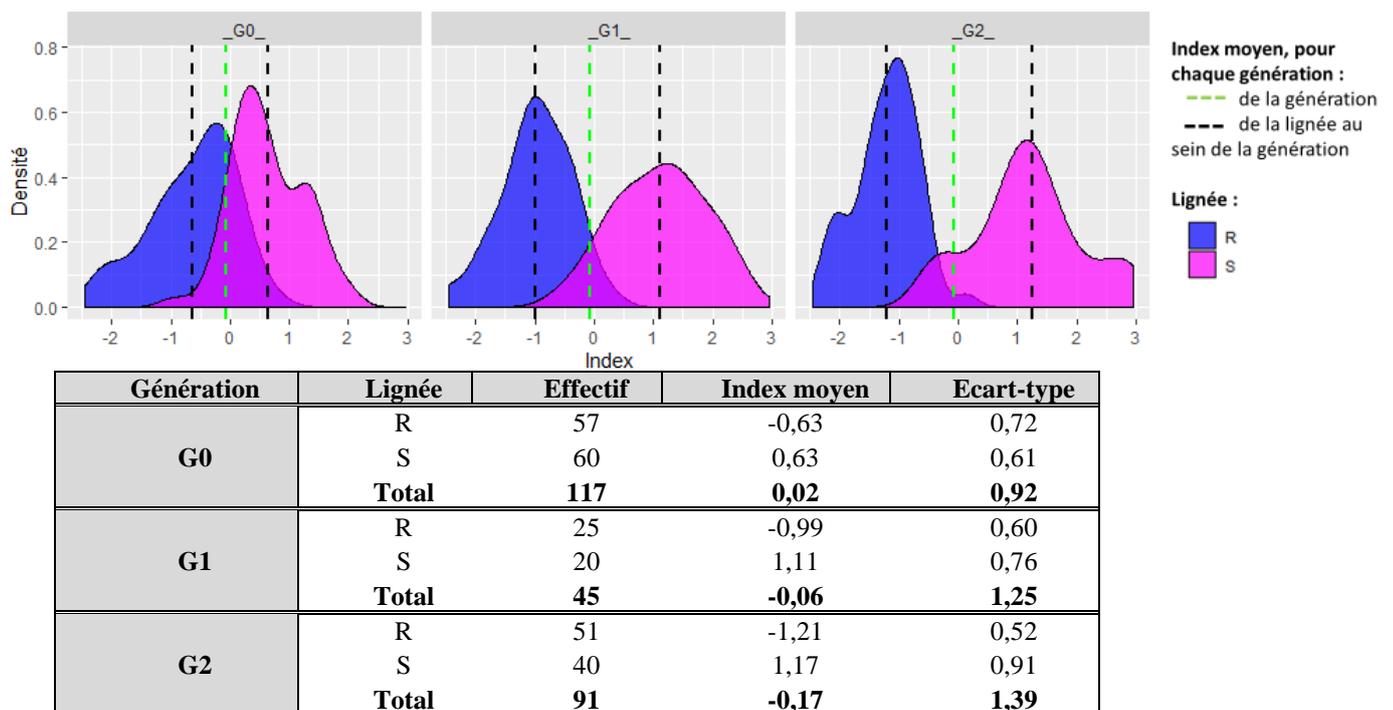


Figure 5 : distributions de l'index génétique de résistance au parasitisme des brebis des générations G0, G1 et G2 mises à la reproduction, selon leur lignée (R : résistante ; S : sensible) (n=253)

De 2015 à 2020, les mises à la reproduction ont été effectuées à différentes saisons. La figure 6 présente les effectifs de brebis mises à la reproduction (couleur noire) ainsi que le nombre de mise-bas correspondant (couleur verte) selon l'année, la saison, la génération et la lignée.

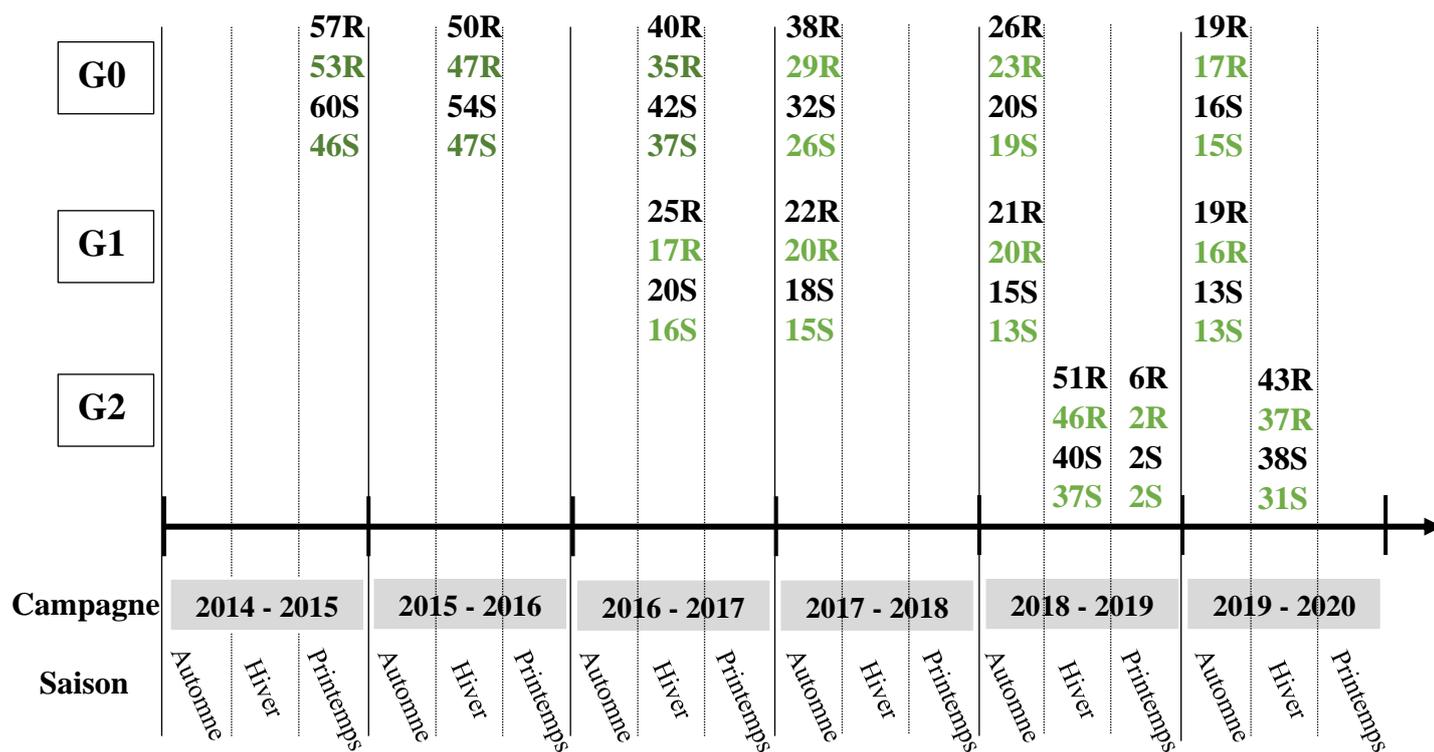
Les brebis G0 ont été mises en moyenne 3,9 fois à la reproduction (min 1 fois, max 7 fois, avec une moyenne de 4 pour les R et 3,7 pour les S), les brebis G1 3,4 fois (min 1 fois, max 5 fois, avec une moyenne de 3,5 pour les R et 3,3 pour les S) et les brebis G2 2 fois (min 1 fois, max 3 fois, avec une moyenne de 2 pour les R et les S).

L'âge moyen à la première mise à la reproduction était de 662 jours pour les G0 (R : 661 jours ; S : 662 jours), 481 jours pour les G1 (R : 482 jours ; S : 480 jours), et 303 jours pour les G2 (R : 306 jours ; S : 299 jours).

Le poids moyen à la première mise à la reproduction était inconnu pour les G0, 64 kg pour les G1 (R : 62 kg ; S : 67 kg), et 63 kg pour les G2 (R : 63 kg ; S : 63 kg).

Mis à part 91 brebis primipares de la génération G2 en hiver 2018, la totalité des brebis ont été conduites en lutte naturelle. Hors période d'automne, en monte naturelle comme en insémination artificielle, l'introduction de béliers vasectomisés a permis l'induction et la synchronisation des chaleurs (on parle d'effet bélier). 15 jours après, les béliers vasectomisés ont été retirés du troupeau et, dans le cas de la lutte naturelle, des béliers reproducteurs ont été placés 6 semaines avec les brebis. Un test de paternité par génotypage a permis à posteriori de déterminer le père des agneaux.

Au total de 2015 à 2020 ont été enregistrées 679 mises bas, concernant 245 brebis, dont 113 brebis de la génération G0 (57 de la lignée R ; 56 de la lignée S), 42 brebis de la génération G1 (25 de la lignée R ; 20 de la lignée S) et 90 brebis de la génération G2 (51 de la lignée R ; 39 de la lignée S).



R : lignée résistante ; S : lignée sensible

G0 : génération 0 ; G1 : génération 1 ; G2 : génération 2

Saison : mise-bas prévue en « automne » (août, septembre, octobre), « hiver » (novembre, décembre, janvier), printemps (février, mars, avril)

Figure 6 : frise chronologique de l'ensemble des mises à la reproduction (en noir) et mises bas enregistrées (en vert) effectuées sur les brebis issues des lignées divergentes

Les données ont été extraites de la base génétique nationale de l'INRAe (GEEDOC), constituée à partir des données des brebis élevées au domaine de La Sapinière. Les données extraites concernaient des caractéristiques des brebis (date de naissance, génération, lignée, index, participation à des expériences cas échéant) et des paramètres de reproduction des brebis (saison, campagne, date de saillie, lot de lutte et mode de reproduction -insémination artificielle ou lutte naturelle-, poids à la mise à la reproduction, résultat du diagnostic de gestation, date de mise bas, taille de la portée).

3. Analyses statistiques

L'ensemble des données ont été analysées sous R version 3.6.2 (2019-12-12) (R core team, 2019) grâce au logiciel RStudio, version 1.2.5033, selon les méthodes statistiques décrites par Zuur et al. (2009).

3.1. Construction des fichiers d'analyse

Dans un premier temps, le fichier initial de recueil des données de reproduction et de mises bas a été modifié afin de ne conserver que les données des mises bas, et une variable indiquant le rang de mise bas a été créée (« Fichier MISE BAS » de la figure 7). Ce fichier a servi de base pour l'étude descriptive et statistique de la taille des portées (prolificité).

Le fichier réunissant l'ensemble des données de mise à la reproduction (« Fichier REPRODUCTION » de la figure 7), a ensuite été modifié afin de créer une variable renseignant la réussite à la mise à la reproduction (fertilité) et d'inclure le rang de mise bas précédemment calculé.

La figure 7 résume l'obtention des fichiers ayant permis l'analyse des paramètres de reproduction précédemment cités.

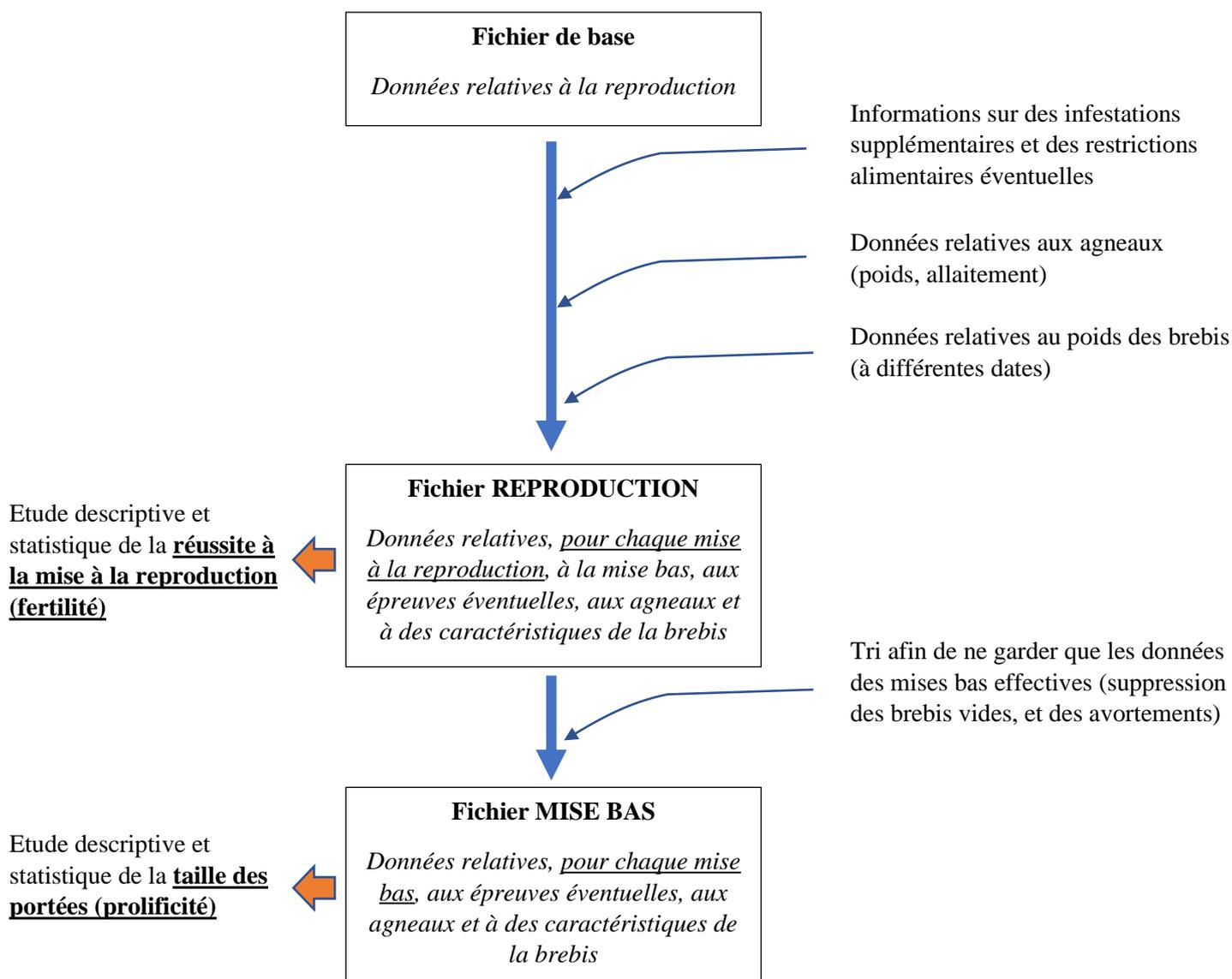


Figure 7 : étapes de construction des fichiers ayant permis l'étude descriptive et statistique de la fertilité et la prolificité des brebis des lignées divergentes

3.2. Etude descriptive

Dans un premier temps, une étude descriptive des variables prolificité et réussite a été menée à l'aide de calculs de moyennes, écarts-types, et tests de comparaison de moyennes (tests de Student) et de proportions, dans la population générale, puis au sein de chaque lignée et génération.

3.3. Etude statistique de la taille des portées

3.3.1. Modèle linéaire (lm)

En raison des faibles effectifs des brebis à plus de trois mises bas, notamment pour la génération G2 (aucune brebis de la génération G2 n'a mis bas plus de 2 fois), la taille des portées a tout d'abord été étudiée en première et en deuxième mise bas. Les particularités physiologiques liées à la première mise bas, décrites dans la synthèse bibliographique ci-avant nous ont conduit à la distinguer de la deuxième mise bas. Par ailleurs, en raison des différences de conduite de la reproduction des brebis de la génération G2 (âge à la première mise à la reproduction plus faible, insémination artificielle en première mise à la reproduction, divergence des lignées plus marquée), nous avons considéré la population générale et une population excluant les brebis de la génération G2.

Pour chaque rang de mise bas (1 ou 2), nous avons utilisé un modèle linéaire avec analyse de variance (fonction « lm » dans R, fonction « lsmeans » du package « lsmeans » dans R, - V. Lenth 2016). Les effets fixes inclus dans le modèle sont les effets de la lignée, de la génération et de l'interaction entre la lignée et la génération. En raison de la divergence des lignées, différente selon les générations, un modèle linéaire hiérarchique a permis de tester l'effet de la lignée intra génération en première et deuxième mise bas. Dans ce dernier modèle, les effets inclus sont la génération et la lignée au sein de la génération, et non plus l'interaction entre la lignée et la génération.

En première mise bas, en raison de l'écart d'âge entre certaines brebis au sein de chaque génération, et de l'effet décrit dans la littérature de l'âge sur la prolificité (cf synthèse bibliographique, partie 3), nous avons dans un premier temps testé, en plus des effets précédemment cités, l'effet de l'écart d'âge à la moyenne de chaque génération, qui s'est avéré non significatif. Nous avons donc choisi de ne pas le prendre en compte dans les modèles finaux.

Dans les analyses de variance (ANOVA), pour tester chacun des effets, nous avons utilisé une approche de type III pour prendre en compte l'interaction dans le calcul de la somme des carrés (à l'aide de la fonction « Anova » du package « car » dans R, - Fox et Weisberg 2019).

3.3.2 Modèle linéaire mixte (lme)

Afin de prendre en compte la multiplicité des mises bas de certains individus, étalées sur plusieurs campagnes et saisons, la taille des portées a été modélisée à l'aide d'un modèle

linéaire mixte avec analyse de variance (packages « lme4 » - Bates et al. 2015 - et « lsmeans » dans R ; méthode de calcul du coefficient de détermination - R^2 - décrite par Nakagawa et Schielzeth, 2013). Les effets aléatoires pris en compte sont l'individu, la campagne, et la saison ; les effets fixes sont la lignée, la génération, et leurs interactions.

Etant données les particularités physiologiques associées à la première mise bas mentionnées précédemment, nous avons dans un premier temps testé l'effet de la parité (primipares VS, multipares) en plus des effets cités précédemment. Cependant, ces modèles étaient surparamétrés, notamment du fait que les 2 niveaux du facteur « parité » n'étaient pas représentés dans toutes les campagne-saisons (certaines campagne-saisons ne correspondent qu'à des primipares par exemple). Afin de conserver la variable campagne-saison (en effet aléatoire) tout en étudiant la parité, nous avons choisi de tester les modèles décrits dans le paragraphe précédent selon inclusion ou exclusion des primipares. De même, en raison des particularités de conduite de la reproduction des brebis de la génération G2, et de fait que l'inclusion d'une variable « mode de lutte » introduisait une sur paramétrisation du modèle, nous avons choisi de tester les modèles décrits dans le paragraphe précédent selon inclusion ou exclusion des brebis de la génération G2.

La répétabilité du modèle (part de variance expliquée par le modèle pour un effet aléatoire donné) est calculée comme le quotient de la variance propre à l'effet considéré par la somme de la variance de l'effet considéré et de la variance résiduelle du modèle. La méthode de Nakagawa et Schielzeth nous a permis de calculer pour chaque modèle le R^2 marginal (part de variance expliquée par les seuls effets fixes) et le R^2 conditionnel (part de variance liée aux effets fixes et aléatoires).

3.4. Etude statistique de la réussite à la reproduction

Une étude statistique de cette variable a été menée, à l'aide d'un modèle à seuil (fonction « glm » dans R). Les effets fixes considérés sont la lignée, la génération, le résultat de la mise à la reproduction précédente, et leurs interactions. Un modèle hiérarchique a également permis de tester l'effet de la lignée intra génération. Comme pour l'étude de la prolificité, nous avons exclu la variable écart d'âge par rapport à la moyenne de la génération. Pour les mêmes raisons évoquées ci-avant, ces modèles ont été testés en distinguant première et deuxième mise bas, avec et sans les brebis de la génération G2.

NB : Kadarmideen, Janss, et Dekkers (2000) ont montré que pour une variable binaire avec des effets fixes ou une distribution non normale, on peut considérer une équivalence du modèle basé sur la régression linéaire et du modèle à seuil. Dans le cas présent, l'équivalence du modèle peut s'appliquer.

PARTIE 3 : RESULTATS

1 - Etude de la taille des portées en première mise bas

En raison des particularités de la première mise bas, citées ci-avant, celle-ci a fait l'objet d'une étude spécifique par rapport aux autres rangs de mise bas.

1.1. Etude descriptive

La taille des portées allait de 0 à 4 agneaux par portée, avec une majorité des portées (84%) composées de 2 ou 3 agneaux. Aucune brebis de la lignée S n'a donné de portée à 4 agneaux. Les figures 8 et 9 présentent les répartitions des tailles de portée en première mise bas dans la population générale, selon la lignée et selon la génération.

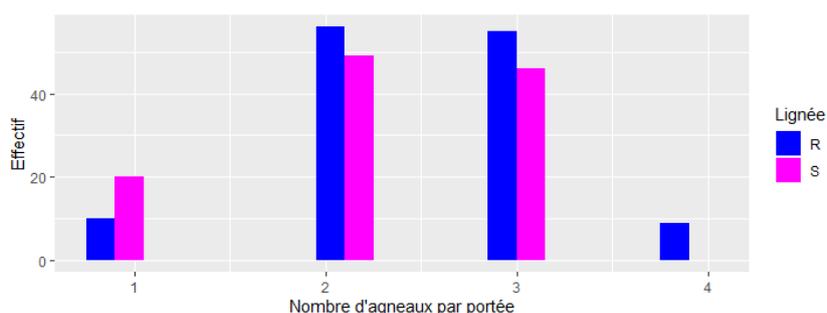


Figure 8 : répartition des portées en première mise bas selon leur taille et la lignée

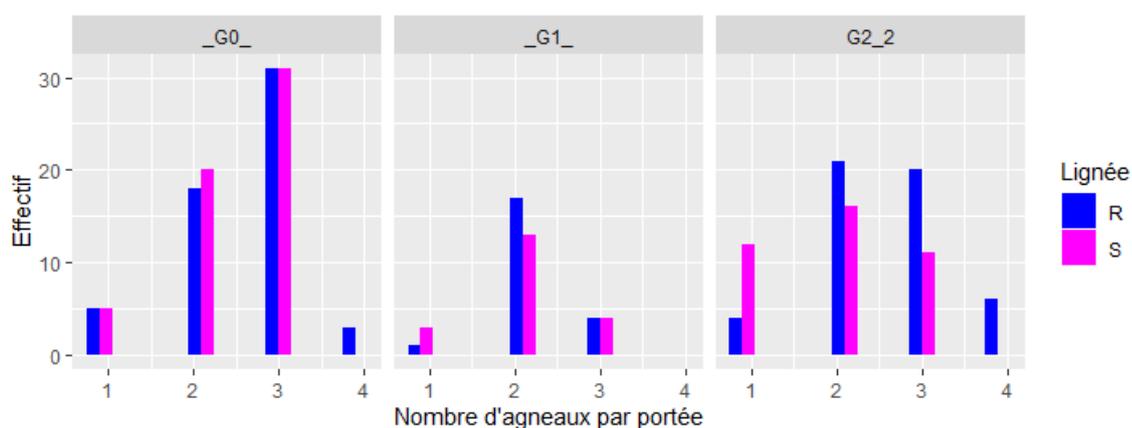


Figure 9 : répartition des portées en première mise bas selon leur taille, la lignée et la génération de la mère

Toutes générations et lignées confondues, la taille de portée moyenne en première mise bas était de 2,36 +/- 0,74 agneaux par portée.

Toutes générations confondues, la taille de portée moyenne en première mise bas des brebis des lignées R et S était respectivement de 2,48 +/- 0,74 et 2,23 +/- 0,73 agneaux par portée. La différence de taille des portées était significative entre brebis des deux lignées (résultats du test de Student : $t = 2,76$, $ddl = 240$, $p = 0,006$).

Toutes lignées confondues, les primipares des générations G0 avaient une taille des portées significativement plus élevée que celle des G1 (taille de portée moyenne de 2,51 et 2,10 pour les brebis des générations G0 et G1, respectivement ; $t = 3,98$, $ddl = 96$, $p < 0,001$). La taille des portées des brebis des générations G2 n'était pas significativement différente de celles des G0 et des G1.

Au sein de la génération G0 et au sein de la génération G1, la taille de portée moyenne entre brebis des deux lignées n'était pas significativement différente. Au sein de la génération G2, la taille de portée moyenne entre brebis des deux lignées était significativement différente, avec une moyenne de taille des portées des brebis de la lignée R et S respectivement de 2,55 et 1,97 agneaux par portée.

Le tableau 3 résume les tailles de portées moyennes en première mise bas selon la lignée et la génération.

Tableau 3 : taille de portée moyenne en première mise bas selon la génération et la lignée au sein de chaque génération

Génération	Lignée	Effectif	Taille de portée moyenne ¹	Ecart-type	P (test de Student)
G0	R	57	2,56	0,73	0,460
	S	56	2,46	0,70	
	TOT	113	2,51 ^a	0,70	
G1	R	22	2,14	0,47	0,610
	S	20	2,10	0,60	
	TOT	42	2,10 ^b	0,53	
G2	R	51	2,55	0,81	< 0,001
	S	39	1,97	0,78	
	TOT	90	2,30 ^{ab}	0,84	
Population générale	R	130	2,48	0,74	0,006
	S	115	2,23	0,73	

¹ les moyennes TOT par génération sans lettre commune diffèrent statistiquement ($p < 0.05$)

1.2. Etude statistique avec modèle linéaire

Sur la base des différences de moyennes observées grâce aux tests de Student, la taille des portées en première mise bas a été modélisée avec un modèle linéaire simple permettant de tester les effets de la lignée, la génération, et leur interaction. Un modèle hiérarchique a également permis de tester spécifiquement l'effet de la lignée intra génération plutôt que l'interaction globale entre lignée et génération.

Population générale (toutes générations confondues)

L'ANOVA réalisée sur la taille des portées en première mise bas a révélé un effet significatif de la lignée ($F = 6,44$, $p = 0,011$), de la génération ($F = 6,36$, $p = 0,002$) et de l'interaction entre la lignée et la génération ($F = 3,20$, $p = 0,04$). Le coefficient de détermination R^2 ajusté du modèle (part de variance expliquée par le modèle) était de 0,082.

Les brebis de la lignée R étaient plus prolifiques que les brebis de la lignée S (moyennes respectives ajustées – ls means - de 2,42 et 2,16 agneaux par portée). Les brebis de la génération G0 étaient plus prolifiques que les brebis de la génération G2, elles-mêmes plus prolifiques que

les brebis de la génération G1 (moyennes respectives ajustées de 2,51, 2,26 et 2,09 agneaux par portée). L'effet de l'interaction entre générations était significatif entre les brebis de la lignée S de la génération G2, et les brebis de la lignée R et de la génération G0 ($p = 0,019$) et en défaveur des brebis G2 de la lignée S (-0,478 agneaux par portée en moyenne).

Au sein de la génération (modèle hiérarchique), l'effet de la lignée était significatif sur la taille des portées en première mise bas ($F = 5,03$, $p = 0,002$). En particulier au sein de la génération G2, avec une moindre prolificité des brebis de la lignée S (1,97 agneaux par portée en moyenne estimée contre 2,55 pour les brebis G2 de la lignée R).

Population excluant les brebis de la génération G2

L'ANOVA sans les brebis de la génération G2 ne montrait pas d'effet significatif de la lignée, un effet significatif de la génération ($F = 12,41$, $p < 0,001$), et pas d'effet significatif de l'interaction entre la lignée et la génération sur la taille des portées en première mise bas.

Au sein de la génération, l'effet de la lignée n'était pas significatif sur la taille des portées en première mise bas. Le coefficient de détermination R^2 ajusté du modèle (part de variance expliquée par le modèle) était de 0,062.

Conclusion partielle

Les résultats montraient des différences significatives de taille des portées en première mise bas entre brebis des lignées R et S, au sein de la génération G2. L'absence de différences significatives entre lignées au sein des générations G0 et G1, et la perte de significativité de la lignée dans le modèle linéaire lors de l'exclusion des brebis de la génération G2, suggèrent fortement que l'effet de la lignée sur la prolificité dans la population générale n'était en réalité que l'effet de la lignée dans la population de la génération G2.

L'effet de la génération, significatif dans tous les modèles, signe une différence significative entre générations G0 et G1 à minima.

Les tableaux 4 et 5 présentent les résultats des ANOVA type 3 réalisées sur les modèles testés, ainsi que les effets obtenus dans les modèles testés.

Tableau 4 : résultats des analyses de variance de type 3 réalisés sur les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en première mise bas.

Modèle linéaire	Population considérée	Toutes les femelles ayant mis bas au terme N=245				Toutes les femelles ayant mis bas au terme, génération G2 exclue N=155			
		Effet fixe	Somme des carrés	DDL	F	P	Somme des carrés	DDL	F
Avec interactions	Lignée	3.26	1	6,44	0,011	5.38	1	0,59	0,442
	Génération	6.45	2	6,36	0,002	0,26	1	12,41	< 0,001
	Lignée : génération	3.25	2	3,20	0,042	0,00	1	0,002	0,964
	Résiduel	121.11	239			65,50	151		
Hiérarchique	Génération	6.45	3	6,36	0,002	5.38	1	12,41	< 0,001
	Lignée intra génération	7.64	3	5,03	0,002	0.34	2	0,40	0,673
	Résiduel	121.11	239			65.50	151		

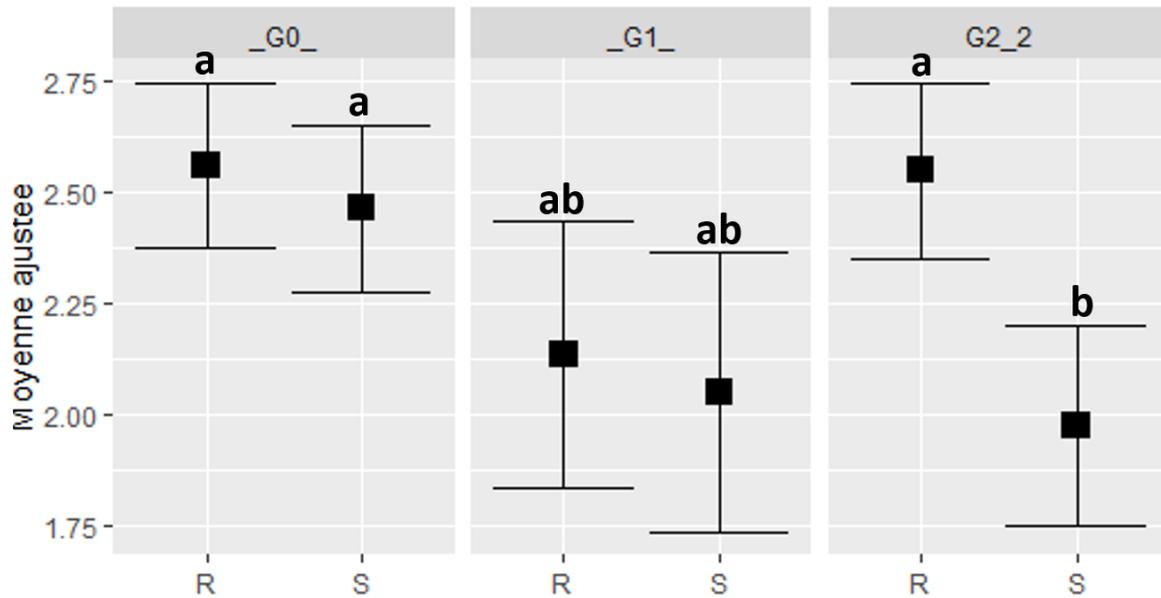
DDL : degré de liberté ; F : statistique du test de Fisher

Tableau 5 : résultats des effets obtenus dans les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en première mise bas

Modèle linéaire	Population considérée	Toutes les femelles ayant mis bas au terme N=245					Toutes les femelles ayant mis bas au terme, génération G2 exclue N=155				
		Effet fixe	Estimation	ES	P	Moyenne ajustée	ES résiduelle (ddl)	Estimation	ES	P	Moyenne ajustée
Avec interactions	(Intercept : RG0)	2,561	0.094	< 0,001			2,561	0.087	< 0,001		
	Lignée (SG0 – RG0)	-0,097	0.133	0.469	R : 2,42 S : 2,16		-0,097	0.123	0.435	R : 2,42 S : 2,16	
	Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)	-0,425 -0,012	0.178 0.137	0.018 0.928	G0 : 2,51 G1 : 2,09 G2 : 2,26		-0,425	0.165	0.011	G0 : 2,51 G1 : 2,09	
	Lignée : génération [[SG1 – RG1] – [SG0 – RG0]] [[SG2 – RG2] – [SG0 – RG0]]	0,011 -0,478	0.258 0.202	0.966 0.019	RG0 : 2,56 SG0 : 2,46 RG1 : 2,14 SG1 : 2,05 RG2 : 2,55 SG2 : 1,97	0,71 (239)	0,011	0.238	0.964	RG0 : 2,56 SG0 : 2,46 RG1 : 2,14 SG1 : 2,05	0,66 (151)
Hiérarchique	(Intercept : RG0)	2.561	0.094	< 0,001			2,561	0.087	< 0,001		
	Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)	-0,425 -0,012	0.179 0.137	0.018 0.928	G0 : 2,51 G1 : 2,09 G2 : 2,26		-0,425	0.165	0.011	G0 : 2,51 G1 : 2,09	
	Lignée intra génération (SG0 – RG0) [[SG1 – RG1] – (RG0)] [[SG2 – RG2] – (RG0)]	-0,097 -0,086 -0,574	0.134 0,220 0,151	0.469 0.695 0.0002	RG0 : 2,56 SG0 : 2,46 RG1 : 2,14 SG1 : 2,05 RG2 : 2,55 SG2 : 1,97		-0,097 -0,086	0.124 0.203	0.435 0,671	RG0 : 2,56 SG0 : 2,46 RG1 : 2,14 SG1 : 2,05	

Estimation (sauf pour intercept) : différence avec la moyenne du groupe RG0 ; ES : erreur standard ; ddl : degré de liberté

La figure 10 représente les moyennes de taille de portée en première mise bas ajustées pour chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération), ainsi que les barres d'erreurs correspondant à l'intervalle de confiance à 95%.



Les moyennes sans lettre commune diffèrent statistiquement ($p < 0.05$)

Figure 10 : moyennes ajustées à chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération) sur la prolificité en première mise bas et barres d'erreur correspondant à l'intervalle de confiance à 95%

2 - Etude de la taille des portées en deuxième mise bas

En raison de sa spécificité par rapport à la première mise bas, et du faible nombre d'individus de la génération G2 ayant mis bas plus de deux fois (cf précédemment), la deuxième mise bas a également fait l'objet d'une étude spécifique.

2.1. Etude descriptive

La taille des portées allait de 0 à 4 agneaux par portée, avec une majorité (84%) des portées composées de 2 ou 3 agneaux. La figure ci-dessous présente les répartitions des tailles de portée en deuxième mise bas dans la population générale, selon la lignée et selon la génération.

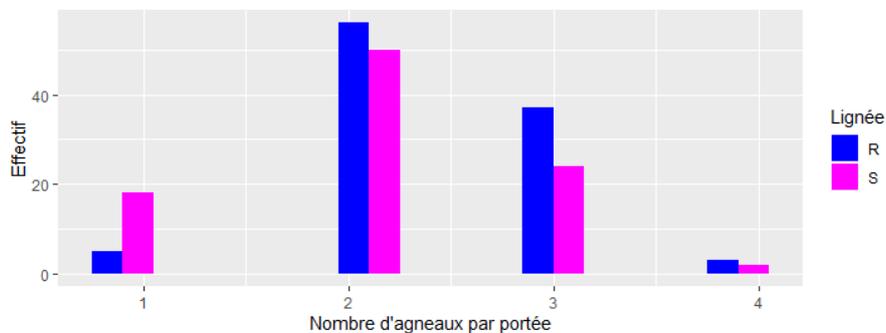


Figure 11 : répartition des portées en deuxième mise bas selon leur taille et la lignée

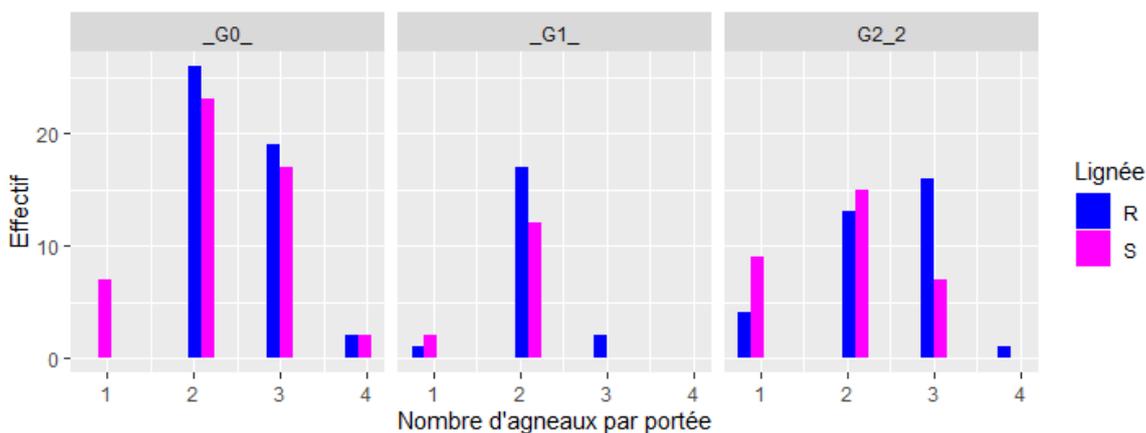


Figure 12 : répartition des portées en deuxième mise bas selon leur taille, la lignée, et la génération de la mère

Toutes générations et lignées confondues, la taille de portée moyenne en deuxième mise bas était de 2,25 +/- 0,69 agneaux par portée.

Toutes générations confondues, la taille de portée moyenne en deuxième mise bas des brebis de la lignée R et S était respectivement de 2,38 +/- 0,63 et 2,11 +/- 0,73 agneaux par portée. La différence de taille des portées était significative entre les brebis des deux lignées ($t = 2,76$, ddl = 185, p -value = 0,006).

Lignées confondues, la différence de taille des portées était significative entre brebis des générations G0 et G1 ($t = 4,29$, ddl = 103, p -value < 0,001), avec une taille de portée moyenne respective de 2,39 et 1,97 pour les brebis des générations G0 et G1. La taille des portées n'était pas significativement différente entre brebis des générations G0 et G2 et entre des brebis G1 et G2.

Au sein de la génération G0 et de la génération G1, la taille de portée moyenne entre brebis des deux lignées n'était pas significativement différente. Au sein de la génération G2, la taille de portée moyenne entre brebis des deux lignées était significativement différente ($t = 2,60$, ddl = 63, p -value = 0,011), avec une moyenne de taille des portées des brebis de la lignée R et S respectivement de 2,41 et 1,94 agneaux par portée.

Le tableau 6 résume les tailles de portées moyennes en deuxième mise bas selon la lignée et la génération.

Tableau 6 : taille de portée moyenne en deuxième mise bas selon la génération et la lignée au sein de chaque génération

Génération	Lignée	Effectif	Taille de portée moyenne ¹	Ecart-type	P (test de Student)
G0	R	47	2,49	0,59	0,145
	S	49	2,29	0,76	
	TOT	96	2,39 ^a	0,69	
G1	R	20	2,10	0,39	0,151
	S	14	1,86	0,36	
	TOT	34	1,97 ^b	0,39	
G2	R	34	2,41	0,74	0,011
	S	31	1,94	0,73	
	TOT	65	2,18 ^{ab}	0,77	
Population générale	R	101	2,38	0,63	0,006
	S	94	2,11	0,73	

¹ les moyennes TOT par génération sans lettre commune diffèrent statistiquement ($p < 0.05$)

2.2. Etude statistique avec modèle linéaire

De la même façon que pour les primipares, après avoir constaté des différences entre générations et au sein de la génération G2 dans nos observations préliminaires (cf. 2.1), nous avons testé les différents effets sur la taille des portées en deuxième mise bas à l'aide d'un modèle linéaire. Les effets testés étaient la lignée, la génération, et leur interaction. Un modèle hiérarchique a également permis de tester l'effet de la lignée intra génération.

Population générale (toutes générations confondues)

L'ANOVA a révélé un effet significatif de la lignée ($F = 7,76$, $p\text{-value} = 0,005$), de la génération ($F = 5,81$, $p\text{-value} = 0,004$) et pas d'effet significatif de l'interaction entre la lignée et la génération ($F = 0,94$, $p\text{-value} = 0,393$) sur la taille des portées en deuxième mise bas (Tableau 8). Le coefficient de détermination R^2 ajusté du modèle (part de variance expliquée par le modèle) était de 0,081.

Les brebis de la lignée R étaient plus prolifiques que les brebis de la lignée S (moyennes respectives ajustées – ls means - de 2,32 et 2,02 agneaux par portée). Les brebis de la génération G0 étaient plus prolifiques que les brebis de la génération G2, elles-mêmes plus prolifiques que les brebis de la génération G1 (moyennes respectives ajustées de 2,39, 2,18 et 1,94 agneaux par portée).

Au sein de la génération (modèle hiérarchique), l'effet de la lignée était significatif sur la taille des portées en deuxième mise bas ($F = 3,80$, $p\text{-value} = 0,011$). En particulier au sein de la génération G2, avec une moindre prolificité des brebis de la lignée S (1,94 agneaux par portée en moyenne estimée contre 2,41 pour les brebis G2 de la lignée R).

Population excluant les brebis de la génération G2

Sans les brebis G2, l'ANOVA a révélé une absence d'effet significatif de la lignée, un effet significatif de la génération ($F = 12,02$, $p\text{-value} < 0,001$), et pas d'effet significatif de l'interaction entre la lignée et la génération sur la taille des portées en deuxième mise bas.

Au sein de la génération, l'effet de la lignée n'était pas significatif sur la taille des portées en deuxième mise bas. Le coefficient de détermination R^2 ajusté du modèle (part de variance expliquée par le modèle) était de 0,083.

Conclusion partielle

Comme pour les primipares, l'effet de la lignée sur la taille de portée semblait donc lié à la génération G2 seule, et un effet de la génération a pu être noté, à minima entre les générations G0 et G1.

Les tableaux 7 et 8 présentent les résultats des ANOVA type 3 réalisées sur les modèles testés, ainsi que les effets obtenus dans les modèles testés.

Tableau 7 : résultats des analyses de variance de type 3 réalisés sur les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en deuxième mise bas.

Modèle linéaire	Population considérée Effet fixe	Toutes les femelles ayant mis bas au terme N=195				Toutes les femelles ayant mis bas au terme, génération G2 exclue N=130			
		Somme des carrés	DDL	F	P	Somme des carrés	DDL	F	P
Avec interactions	Lignée	3.39	1	7,76	0.005	0.96	1	2,51	0.116
	Génération	5.08	2	5,81	0,004	4.62	1	12,02	< 0,001
	Lignée : génération	0.82	2	0,94	0.393	0.00	1	0,002	0,966
	Résiduel	82.52	189			48.41	126		
Hiérarchique	Génération	5.08	2	5,81	0,004	4.62	1	12,02	< 0,001
	Lignée intra génération	4.98	3	3,80	0.011	1.30	2	1,69	0,188
	Résiduel	82.52	189			48.41	126		

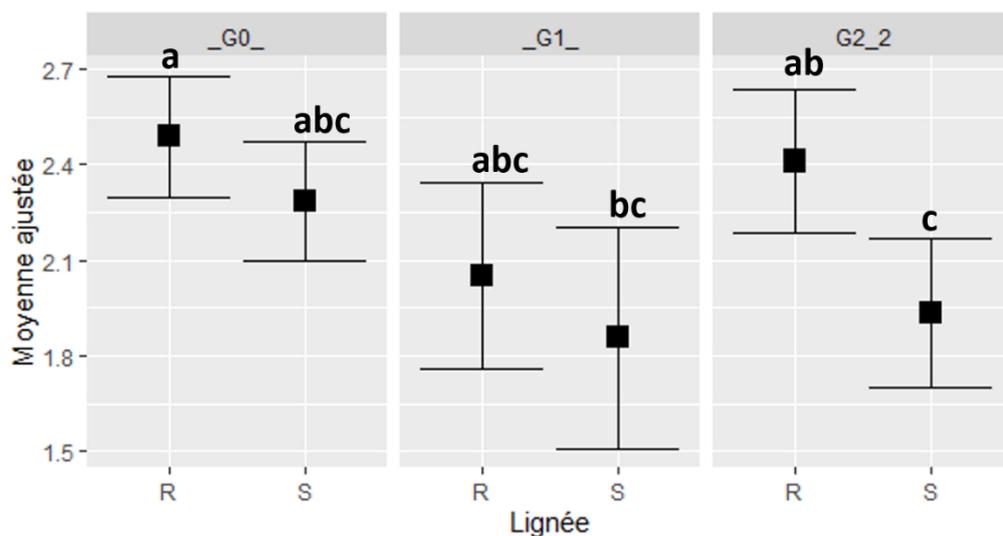
DDL : degré de liberté ; F : statistique du test de Fisher

Tableau 8 : résultats des effets obtenus dans les modèles linéaires avec interaction et hiérarchique testés sur la taille des portées en deuxième mise bas

Modèle linéaire	Population considérée	Toutes les femelles ayant mis bas au terme N=195					Toutes les femelles ayant mis bas au terme, génération G2 exclue N=130				
		Estimation	ES	P	Moyenne ajustée	ES résiduelle (ddl)	Estimation	ES	P	Moyenne ajustée	ES résiduelle (ddl)
Avec interactions	(Intercept : RG0)	2,489	0,096	< 0,001		0,66 (189)	2,489	0,090	< 0,001		0,62 (126)
	Lignée (SG0 – RG0)	-0,204	0,135	0,133	R : 2,32 S : 2,02		-0,204	0,127	0,110	R : 2,32 S : 2,02	
	Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)	-0,439 -0,078	0,176 0,149	0,014 0,603	G0 : 2,39 G1 : 1,94 G2 : 2,18		-0,439	0,165	0,009	G0 : 2,39 G1 : 1,94	
	Lignée : génération [[SG1 – RG1] – (SG0 – RG0)] [[SG2 – RG2] – (SG0 – RG0)]	0,011 -0,273	0,267 0,212	0,968 0,201	RG0 : 2,49 SG0 : 2,29 RG1 : 2,05 SG1 : 1,86 RG2 : 2,41 SG2 : 1,94		0,011	0,250	0,966	RG0 : 2,49 SG0 : 2,29 RG1 : 2,05 SG1 : 1,86	
Hiérarchique	(Intercept : RG0)	2,489	0,096	< 0,001		0,66 (189)	2,489	0,090	< 0,001		0,62 (126)
	Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)	-0,439 -0,078	0,176 0,149	0,013 0,603	G0 : 2,39 G1 : 1,95 G2 : 2,17		-0,439	0,165	0,009	G0 : 2,39 G1 : 1,95	
	Lignée intra génération (SG0 – RG0) [[SG1 – RG1] – (RG0)] [[SG2 – RG2] – (RG0)]	-0,204 -0,193 -0,476	0,135 0,230 0,164	0,133 0,403 0,004	RG0 : 2,49 SG0 : 2,29 RG1 : 2,05 SG1 : 1,86 RG2 : 2,41 SG2 : 1,94		-0,204 -0,193	0,127 0,216	0,110 0,374	RG0 : 2,49 SG0 : 2,29 RG1 : 2,05 SG1 : 1,86	

Estimation (sauf intercept) : différence avec la moyenne du groupe RG0 ; ES : erreur standard ; ddl : degré de liberté

La figure 13 représente les moyennes de taille de portée en deuxième mise bas (ls means) ajustées pour chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération), ainsi que les barres d'erreurs correspondant aux intervalles de confiance à 95%.



Les moyennes sans lettre commune diffèrent statistiquement ($p < 0,05$)

Figure 13 : moyennes ajustées à chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération) sur la prolificité en deuxième mise bas et barres d'erreur correspondant à l'intervalle de confiance à 95 %.

3 – Etude de la taille des portées selon le rang de mise bas

Après avoir analysé la taille de portée par parité (partie 1 et 2), nous avons ensuite pris en compte le fait que des brebis aient mis bas plusieurs fois au cours de leur vie. Dans la partie descriptive, nous avons considéré l'ensemble des parités à l'exception de la première afin de caractériser la taille de portées des brebis multipares. D'un point de vue statistique cela implique l'introduction de la notion de données répétées à l'échelle d'un individu, et de facteurs nouveaux, telles que la campagne-saison. Nous avons également testé un modèle incluant toutes les parités (y compris les premières mises bas) afin d'étudier la particularité éventuelle de la première parité en termes d'effet de la lignée et/ou de la génération.

3.1. Etude descriptive de la taille des portées des multipares

Au total, la population de multipares considérée était composée de 195 brebis de rang 2 (96 G0, 34 G1 et 65 G2), 105 de rang 3 (73 G0, 32 G1), et 134 de rang supérieur ou égal à 4 (112 G0, 22 G1).

La taille des portées allait de 0 à 4 agneaux par portée, avec une majorité des portées (86%) composées de 2 ou 3 agneaux. Les figures 14, 15 et 16 présentent les répartitions des tailles de portée des multipares, selon la lignée, la génération et la campagne-saison.

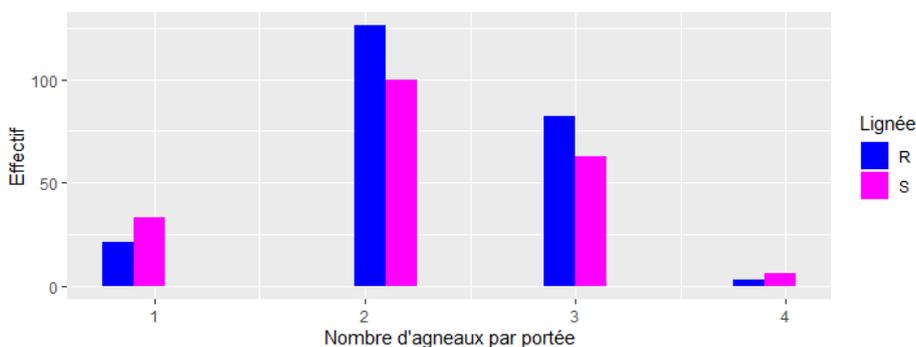


Figure 14 : répartition des portées des multipares selon leur taille et la lignée

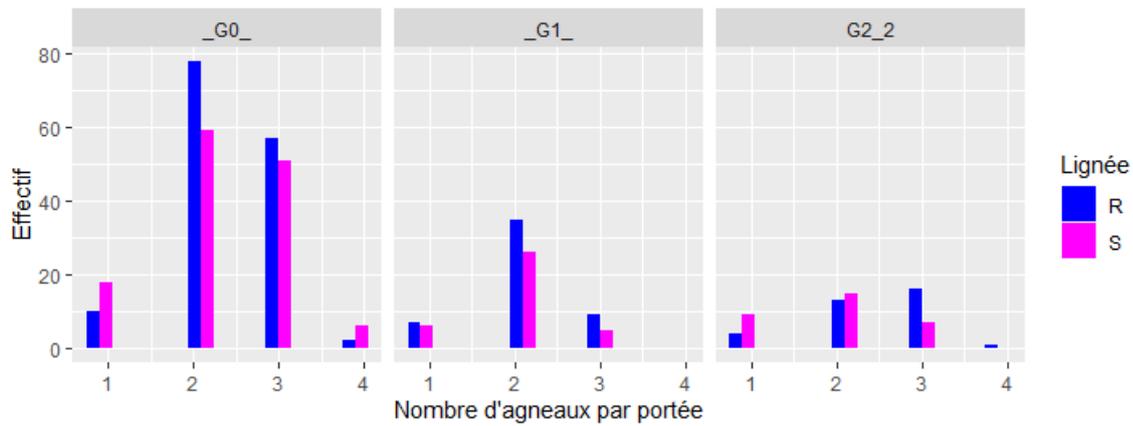


Figure 15 : répartition des portées des multipares selon leur taille, la lignée et la génération de la mère

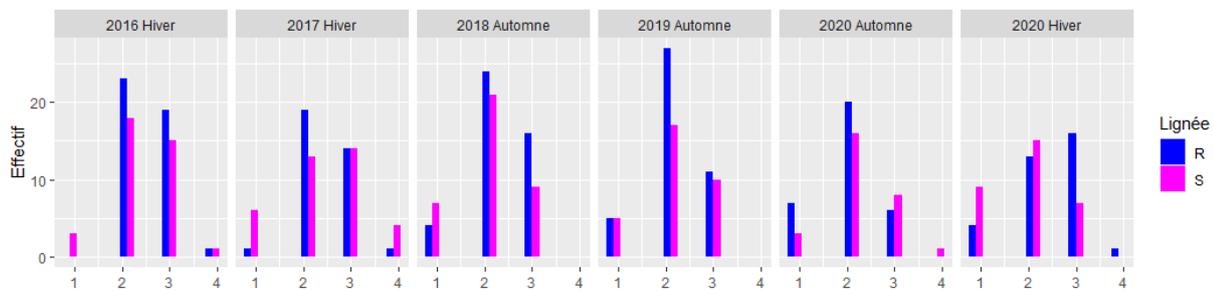


Figure 16 : répartition des portées des multipares selon leur taille, la campagne-saison et la lignée de la mère

Alors que les brebis des générations G0 et G1 ont été conduites pour une mise bas en hiver comme en automne, il est à noter que les brebis des générations G2 ont été conduites uniquement pour une mise-bas en hiver. Il est également important de noter que si plusieurs mises bas successives ont été enregistrées pour les brebis des générations G0 et G1, en revanche les brebis des générations G2 ont mis bas au maximum à deux reprises, et nous n'avons qu'une campagne-saison de mise bas de brebis multipares pour cette génération.

Le tableau 9 résume les moyennes de taille de portées obtenues pour chaque campagne-saison, associées à la population correspondante (G0, G1, G2).

Tableau 9 : moyennes et écart-type de taille de portée des multipares suivant la campagne-saison

Campagne-saison	Population	Effectif	Moyenne	Ecart-type
Hiver 2016	G0	80	2,44	0,61
Hiver 2017	G0 et G1	72	2,43	0,77
Automne 2018	G0 et G1	81	2,17	0,65
Automne 2019	G0 et G1	75	2,15	0,63
Automne 2020	G0 et G1	61	2,10	0,68
Hiver 2020	G2	65	2,18	0,77

Campagne-saison : pour l'année n de campagne correspondante, mise-bas prévue en « automne » (août, septembre, octobre), « hiver » (novembre n, décembre n, janvier n+1), printemps (février n+1, mars n+1, avril n+1)

Toutes générations et lignées confondues, la taille de portée moyenne des brebis multipares était de 2,25+/-0,69 agneaux par portée.

Toutes générations confondues, la taille de portée moyenne des brebis multipares de la lignée R et S était respectivement de 2,29 +/- 0,64 et 2,21 +/- 0,74 agneaux par portée. La différence de taille des portées n'était pas significative entre brebis des deux lignées (t = 1,20, ddl = 400, p-value = 0,230).

Lignées confondues, la différence de taille des portées était significative entre brebis des générations G0 et G1 (t = 4,56, ddl = 179, p-value < 0,0001), avec une taille de portée moyenne respective de 2,34 et 2,01 pour les brebis des générations G0 et G1. La taille des portées entre brebis des générations G0 et G2, et G1 et G2 n'était pas significativement différente.

Au sein de la génération G0 et au sein de la génération G1, la taille de portée moyenne entre brebis des deux lignées n'était pas significativement différente. Au sein de la génération G2, la taille de portée moyenne entre brebis des deux lignées était significativement différente (t = 2,61, ddl = 63, p-value = 0,011), avec une moyenne de taille des portées des brebis de la lignée R et S respectivement de 2,41 et 1,94 agneaux par portée.

Le tableau 10 résume les tailles de portées moyennes des multipares selon la lignée et la génération.

Tableau 10 : taille de portée moyenne et résultats des comparaisons (test de Student) des tailles de portées des multipares selon la génération et la lignée intra génération

Génération	Lignée	Effectif	Taille de portée moyenne ¹	Ecart-type	P (test de Student)
G0	R	147	2,35	0,63	0,895
	S	134	2,34	0,77	
	TOT	281	2,34 ^a	0,69	
G1	R	51	2,04	0,56	0,584
	S	37	1,97	0,55	
	TOT	88	2,01 ^b	0,56	
G2	R	34	2,41	0,74	0,011
	S	31	1,94	0,73	
	TOT	65	2,18 ^{ab}	0,77	
Population générale	R	232	2,29	0,64	0,230
	S	202	2,21	0,74	

¹ les moyennes TOT par génération sans lettre commune diffèrent statistiquement ($p < 0.05$)

3.2. Etude statistique avec modèle linéaire mixte

La taille des portées a été modélisée avec un modèle linéaire mixte. Un modèle a été étudié chez les multipares uniquement, puis dans la population incluant primipares et multipares (donc tout rang de mise bas confondu). Les effets fixes testés étaient la lignée, la génération, et leur interaction. Etant donné que certains individus ont mis bas à plusieurs reprises et à des campagne-saisons différentes, les effets aléatoires pris en compte étaient l'individu, et la variable campagne-saison.

Tout rang de mise bas confondu et toutes générations confondues

L'ANOVA a révélé une tendance pour l'interaction entre la génération et la lignée ($p = 0,057$). Au sein de chaque génération, les valeurs moyennes ajustées (ls means) pour les brebis de la lignée R étaient supérieures aux valeurs moyennes ajustées pour les brebis de la lignée S, notamment pour les générations G1 et G2 (respectivement 2,11 et 2,36 pour les brebis R, et 2,02 et 1,89 pour les brebis S). La répétabilité était de 0,07 pour l'individu, et nulle pour la campagne-saison. Le R^2 marginal était de 0,05, et le R^2 conditionnel de 0,27 ce qui montre que

la plupart de la variation expliquée par le modèle était liée à la variation interindividuelle et que la taille de portée était légèrement répétable.

Tout rang de mise bas confondu et sans la génération G2

Le modèle avec interactions ne montrait pas d'effet significatif de l'interaction entre la génération et la lignée ($p = 0,796$).

Multipares uniquement et toutes générations confondues

L'ANOVA a révélé une tendance pour un effet d'interaction entre la génération et la lignée ($p = 0,061$). Au sein de chaque génération, les valeurs moyennes ajustées (ls means) pour les brebis de la lignée R (respectivement 2,05 et 2,41 pour les générations G1, G2) étaient supérieures aux valeurs moyennes ajustées pour les brebis de la lignée S (respectivement 1,97 et 1,94). La répétabilité était de 0,07 pour l'individu, et nulle pour la campagne-saison. Le R^2 marginal était de 0,05, et le R^2 conditionnel de 0,26, ce qui montre que la plupart de la variation expliquée par le modèle était liée à la variation interindividuelle et que la taille de portée était légèrement répétable.

Multipares uniquement et sans la génération G2

Le modèle avec interactions ne montrait pas d'effet significatif de l'interaction entre la génération et la lignée ($p\text{-value} = 0,746$).

Conclusion partielle

Dans le modèle simple avec les brebis de la génération G2, seule la génération a un effet significatif sur la taille des portées, les brebis de la génération G0 étant plus prolifiques que les brebis de la génération G2, elles-mêmes plus prolifiques que celles de la génération G1, tout comme les résultats obtenus en première et deuxième mise bas. Ces résultats suggèrent que quel que soit le mode de reproduction des brebis de la génération G2 (insémination artificielle ou lutte naturelle), et quelle que soit la saison de reproduction des générations G0 (automne, hiver, printemps) et G1 (automne ou hiver), les brebis de la génération G0 sont plus prolifiques que celles de la génération G2, elles-mêmes plus prolifiques que celles de la génération G1.

Avec et sans primipares, les résultats montraient que la plupart de la variation de taille de portée était liée à la variation interindividuelle et que la taille de portée était légèrement répétable.

Sans les G2, la perte de tendance pour un effet d'interaction entre la génération et la lignée suggère que cette tendance était uniquement due à la population des G2.

Les tableaux 11 et 12 présentent les résultats des modèles mixtes testés.

Tableaux 11a et 11b : présentation synthétique des résultats des modèles, des analyses de variance et calcul des moyennes ajustées pour chacun des niveaux de facteur testés sur la taille des portées tout rang de mise bas confondu

Modèle			Taille de portée tout rang de mise-bas confondu (primipares + multipares)													
			Tout rang de mise-bas, avec G2 N=676					Tout rang de mise-bas, sans G2 N=524								
			Estimation	Erreur standard	t	Variance	Déviat standard	Estimation	Erreur standard	t	Variance	Déviat standard				
Simple	Effets fixes	Lignée (SG0 – RG0)	-0.127	0.068	-1.857						-0.052	0.073	-0.714			
		Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)	-0.314 -0.239	0.089 0.130	-3.515 -1.835							-0.309	0.087	-3.551		
	Effets aléatoires	IPG				0,099	0.315							0.091	0.301	
		Campagne-saison				0,008	0.090							0.008	0.090	
		Résiduel				0.353	0.594						0.346	0.588		
Avec interactions	Effets fixes	Lignée (SG0 – RG0)	-0.041	0.087	-0.473						-0.041	0.085	-0.479			
		Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)	-0.289 -0.032	0.118 0.157	-2.453 -0.201							-0.289	0.116	-2.491		
		Lignée : génération [(SG1 – RG1) – (SG0 – RG0)] [(SG2 – RG2) – (SG0 – RG0)]	-0.043 -0.436	0.169 0.184	-0.256 -2.366							-0.043	0.167	-0.260		
	Effets aléatoires	IPG				0.097	0.312							0.092	0.303	
Campagne-saison					0.008	0.091							0.008	0.090		
		Résiduel				0.352	0.593						0.346	0.588		

Modèle			Taille de portée tout rang de mise-bas confondu (primipares + multipares)												
			Tout rang de mise-bas, avec G2 N=676					Tout rang de mise-bas, sans G2 N=524							
			Répétabilité	R ² marginal	R ² conditionnel	P-value	Moyennes ajustées	Répétabilité	R ² marginal	R ² conditionnel	P-value	Moyennes ajustées			
Individu + campagne-saison	Simple	Lignée							0.064					0.795	
		Génération	IPG : 0,071 CS : < 0,0001	0.038	0.259	0.002	G0 : 2,38 G1 : 2,07 G2 : 2,14	IPG : 0,063 CS : < 0,0001	0.038	0.249	< 0,001	G0 : 2,38 G1 : 2,07			
	Interaction	Génération : lignée	IPG : 0,071 CS : < 0,0001	0.053	0.271	0.057	G0R : 2,40 G0S : 2,36 G1R : 2,11 G1S : 2,02 G2R : 2,36 G2S : 1,89	IPG : 0,066 CS : < 0,0001	0,039	0,255	0.796	G0R : 2,40 G0S : 2,36 G1R : 2,11 G1S : 2,02			

IPG = identification individuelle ; CS = campagne-saison ; Répétabilité = pourcentage de variance expliquée par le modèle pour un effet aléatoire donné ; R² marginal = part de variance expliquée par les seuls effets fixes ; R² conditionnel = part de variance liée aux effets fixes et aléatoires

Tableaux 12a et 12b : présentation synthétique des résultats des modèles, des analyses de variance et calcul des moyennes ajustées pour chacun des niveaux de facteur testés sur la taille des portées des multipares

Modèle			Taille de portée de multipares											
			Multipares uniquement, avec G2 N=434				Multipares uniquement, sans G2 N=369							
			Estimation	Erreur standard	t	Variance	Déviat standard	Estimation	Erreur standard	t	Variance	Déviat standard		
Simple	Effets fixes	Lignée (SG0 – RG0)	-0.128	0.077	-1.649					-0.035	0.084	-0.409		
		Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)	-0.338 -0.166	0.101 0.106	-3.334 -1.565					-0.324	0.098	-3.297		
	Effets aléatoires	IPG				0.106	0.326						0.094	0.306
		Campagne-saison				0,001	0.035						0.002	0.041
		Résiduel				0.359	0.599						0.349	0.591
	Avec interactions	Effets fixes	Lignée (SG0 – RG0)	-0.019	0.101	-0.192					-0.019	0.098	-0.194	
Génération (RG1 – RG0) (RG2 – RG0)			-0.303 0.054	0.133 0.142	-2.284 0.381					-0.298	0.130	-2.295		
Lignée : génération [(SG1 – RG1) – (SG0 – RG0)]			-0.062	0.199	-0.310					-0.061	0.195	-0.316		
[(SG2 – RG2) – (SG0 – RG0)]			-0.457	0.196	-2.328									
Effets aléatoires		IPG				0.103	0.321						0.095	0.309
		Campagne-saison				0.001	0.035						0.002	0.040
	Résiduel				0.358	0.598						0.349	0.591	

Effets aléatoires			Taille de portée de multipares									
			Multipares uniquement, avec G2 N=434					Multipares uniquement, sans G2 N=369				
			Répétabilité	R ² marginal	R ² conditionnel	P-value	Moyennes ajustées	Répétabilité	R ² marginal	R ² conditionnel	P-value	Moyennes ajustées
Individu + campagne-saison	Simple	Lignée				0.101					0.795	
		Génération	IPG : 0,076 CS : < 0,0001	0.037	0.252	0.008	G0 : 2,35 G1 : 2,02 G2 : 2,18	IPG : 0,064 CS : < 0,0001	0.041	0.243	0.003	G0 : 2,35 G1 : 2,02
	Interaction	Génération : lignée	IPG : 0.077 CS : < 0,0001	0.054	0.268	0.061	G0R : 2,36 G0S : 2,34 G1R : 2,05 G1S : 1,97 G2R : 2,41 G2S : 1,94	IPG : 0,069 CS : < 0,0001	0,042	0,250	0.7466	G0R : 2,36 G0S : 2,34 G1R : 2,06 G1S : 1,98

IPG = identification individuelle ; CS = campagne-saison ; Répétabilité = pourcentage de variance expliquée par le modèle pour un effet aléatoire donné ; R² marginal = part de variance expliquée par les seuls effets fixes ; R² conditionnel = part de variance liée aux effets fixes et aléatoires

La figure 17 représente les moyennes de taille de portée en première mise bas ajustées pour chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération), ainsi que les barres d'erreurs correspondant aux intervalles de confiance à 95%.

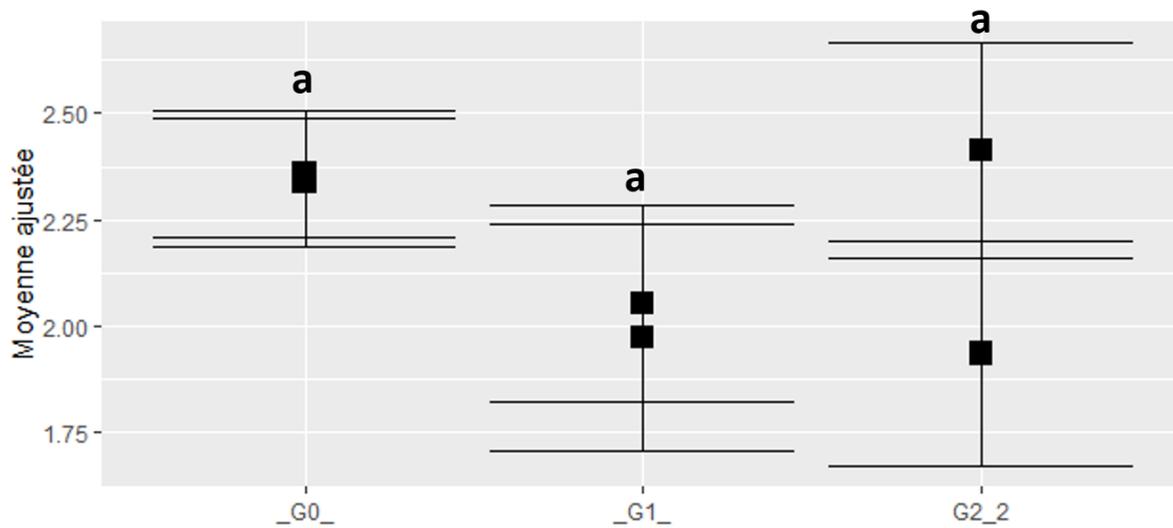


Figure 17 : moyennes ajustées à chaque niveau des effets fixes étudiés (lignée, génération) sur la taille des portées des multipares et barres d'erreur correspondant à l'intervalle de confiance à 95%

4 - Etude de la réussite à la première mise à la reproduction

4.1. Etude descriptive

Les données de 252 premières mises à la reproduction ont été renseignées de 2015 à 2020. 215 premières mises à la reproduction ont abouti à une mise-bas (réussite), 36 brebis ont été enregistrées vides (échec), et 1 brebis a avorté après la première mise à la reproduction (échec).

Toutes générations confondues, la réussite moyenne des brebis de la lignée R était de 87%, et celle des brebis de la lignée S était de 83%. La différence n'était pas significative entre brebis des deux lignées ($X = 0,523$, ddl = 1, $p = 0,470$).

Entre générations, la réussite moyenne quelle que soit la lignée était significativement différente entre les brebis de la génération G1 et G2 ($X = 7,36$, ddl = 1, $p = 0,007$), avec une réussite moyenne de 73% pour les brebis G1 et 92% pour les brebis G2 ; et non significativement différente entre les brebis de la génération G0 et G2 et de la génération G0 et G1. Les valeurs moyennes de fertilité étaient égales à 85% pour les brebis des générations G0, 73% pour les G1 et 93% pour les G2.

La réussite moyenne selon la lignée était significativement différente au sein de la génération G0 ($X = 4,790$, ddl = 1, $p = 0,029$) en faveur des brebis R (Tableau 13), et non significativement différente au sein des générations G1 et G2 (valeurs respectives de $X = 0,940$ et $0,007$, $p = 0,332$ et $0,932$).

Ces résultats sont résumés dans le tableau 13 ci-après.

Tableau 13 : résultats de la première mise à la reproduction et du test de proportions correspondant

Population	Lignée	Résultat de la première mise à la reproduction		Résultat du test de proportions			
		Nombre de réussites	Nombre d'échecs	X	DDL	p	Réussite moyenne ¹
G0	R	53	4	4.790	1	0,029	0,93
	S	46	14				0,77
	TOT	99	18				0,85 ^{ab}
G1	R	17	8	0.940	1	0.332	0,68
	S	16	4				0,85
	TOT	33	12				0,73 ^a
G2	R	46	5	0.007	1	0.932	0,92
	S	37	2				0,95
	TOT	83	7				0,93 ^b
Population générale	R	116	17	0,523	1	0,470	0,87
	S	99	20				0,83

X : valeur statistique du test, DDL : degré de liberté

¹ les moyennes TOT par génération sans lettre commune diffèrent statistiquement ($p < 0.05$)

4.2. Etude statistique avec modèle linéaire généralisé

Etant données les différences observées entre générations et au sein de la génération G0, plusieurs modèles linéaires généralisés (GLM) ont été utilisés pour modéliser la réussite à la première mise à la reproduction. Les effets fixes testés étaient la lignée et la génération, ainsi que leurs interactions. Un modèle a également permis de tester l'effet de la lignée intra génération.

Population générale, toutes générations confondues

Dans le modèle avec interactions, l'effet de la lignée n'était pas significatif ($p = 0,368$), alors que l'effet de la génération était significatif ($p = 0,015$), avec les brebis de la génération G0 et G2 plus fertiles que les brebis de la génération G1. L'interaction entre la lignée et la génération

était également significative ($p = 0,029$), en particulier entre les S G1 et R G0, et entre les S G2 et RG0.

Dans le modèle hiérarchique, un effet significatif de la génération et de la lignée intra génération a été noté (valeurs respectives de $p = 0,015$ et $0,050$). Les brebis de la génération G0 avaient une meilleure réussite que les brebis G1 ; et parmi ces brebis de la génération G0, les individus de la lignée R avaient une meilleure réussite que les individus de la lignée S.

Population excluant la génération G2

Dans le modèle avec interactions, les effets de la lignée et de la génération n'étaient pas significatifs (p respectivement égales à $0,197$ et $0,088$), alors que l'effet de l'interaction entre lignée et génération était significatif ($p = 0,023$). En particulier, les brebis de la génération G0 et de la lignée R avaient une meilleure réussite que les brebis de la génération G1 et de la lignée S.

Dans le modèle hiérarchique, la génération n'avait pas d'effet significatif sur la réussite ($p = 0,107$). Il a été noté un effet significatif de la lignée intra génération ($p = 0,028$). En particulier, la différence de réussite entre les brebis G0 des deux lignées était significative, les individus de la lignée R ayant une meilleure réussite que les individus de la lignée S.

Conclusion partielle

Les résultats montraient un effet significatif de la génération sur la fertilité en première mise à la reproduction, notamment lié à la génération G2 plus fertile, et un effet de la lignée intra génération, au sein de la génération G0, en faveur des brebis de la lignée R.

Les tableaux 14 et 15 présentent les résultats des modèles testés pour étudier la réussite à la première mise à la reproduction.

Tableau 14 : présentation des résultats d'analyse de variance (ANOVA, test du chi2) sur les modèles glm testés sur la réussite en première mise à la reproduction

Modèle GLM	Population considérée Facteur	Toutes les femelles mises à la reproduction pour la première fois N=252		Toutes les femelles G0 et G1 mises à la reproduction pour la première fois N=162	
		DDL	Pr(>Chi)	DDL	Pr(>Chi)
Avec interactions	Lignée	1	0,368	1	0,196
	Génération	2	0,015	1	0,088
	Lignée : génération	2	0,029	1	0,023
Hiérarchique	Génération	2	0,015	1	0,107
	Lignée intra génération	3	0,050	2	0,028

DDL : degré de liberté ; Pr(>Chi) : p-value

Tableau 15 : résultats des modèles glm testés sur la réussite en première mise à la reproduction

Modèle linéaire	Population considérée Effet fixe	Toutes les femelles mises à la reproduction pour la première fois N=252					Toutes les femelles G0 et G1 mises à la reproduction pour la première fois N=162				
		Estimation	ES	Z	Pr(> Z)	Déviaton du modèle nul (ddl)	Estimation	ES	Z	Pr(> Z)	Déviaton du modèle nul (ddl)
Avec interactions	(Intercept : RG0)	RG0 : 2,584	0.519	4.983	< 0,0001	210 (251)	RG0 : 2,584	0.519	4.983	< 0,0001	155(161)
	Lignée	S : -1.394	0.602	-2.317	0.020		S : -1.394	0.602	-2.317	0.020	
	Génération	G1 : -1.830 G2 : -0.364	0.673 0.700	-2.720 -0.521	0.007 0.603		G1 : -1.830	0.673	-2.720	0.007	
	Lignée : génération	SG1 : 2.027 SG2 : 2.093	0,927 1.054	2.188 1.986	0.029 0.047		SG1 : 2.027	0,927	2.188	0.029	
Hiérarchique	(Intercept : RG0)	RG0 : 2,584	0.519	4.983	< 0,0001		RG0 : 2,584	0.519	4.983	< 0,0001	
	Génération	G1 : -1.830 G2 : -0.365	0.673 0.700	-2.720 -0.521	0,007 0,603		G1 : -1.830	0.673	-2.720	0,007	
	Lignée intra génération	G0S : -1.394 G1S : 0.633 G2S : 0.699	0.602 0.705 0.865	-2.317 0.898 0.807	0.020 0.369 0.419		G0S : -1.394 G1S : 0.633	0.602 0.705	-2.317 0.898	0.020 0.369	

NB : estimation : différence avec la moyenne de l'intercept, en fonction logit ; ES : erreur standard ; Z : valeur statistique du test, Pr(>|z|) : p, ddl : degré de liberté.

Tableau 16 : prédictions du modèle glm sur la réussite en première mise à la reproduction

Génération	Lignée	Valeur prédite	Erreur standard
G0	R	0,93	0,03
	S	0,77	0,05
	TOT	0,85	0,03
G1	R	0,68	0,09
	S	0,80	0,09
	TOT	0,73	0,07
G2	R	0,90	0,04
	S	0,95	0,04
	TOT	0,92	0,03
TOUTES	R	0,87	0,03
	S	0,83	0,03

5 - Etude de la réussite à la deuxième mise à la reproduction

Par analogie avec la première mise à la reproduction, des analyses similaires ont été conduites afin d'étudier la deuxième mise à la reproduction, en tenant compte cependant d'un effet supplémentaire constitué par la réussite à la première mise à la reproduction.

5.1. Etude descriptive

Les données de 223 deuxièmes mises à la reproduction ont été renseignées de 2016 à 2020. 197 deuxièmes mises à la reproduction ont abouti à une mise-bas. Parmi ces 197 femelles, à l'issue de leur première mise à la reproduction 168 avaient mis bas, 28 étaient vides, et 1 brebis avait avorté.

26 brebis n'ont pas mis bas après la deuxième mise à la reproduction. Parmi celles-ci, à l'issue de leur première mise à la reproduction 21 avaient mis bas et 5 avaient échoué. Parmi ces 26 brebis, 24 brebis ont été enregistrées vides à l'issue de la deuxième mise à la reproduction, et 2 brebis ont avorté après la deuxième mise à la reproduction. Parmi les 24 brebis vides, 5 étaient déjà vides à l'issue de la première mise à la reproduction. Les 2 brebis ayant avorté avaient mis bas normalement à leur première mise à la reproduction.

Génération et lignées confondues, la réussite moyenne des brebis en deuxième mise à la reproduction était de 88%.

Toutes générations confondues, la réussite moyenne des brebis de la lignée R était de 91%, et celle des brebis de la lignée S était de 85%. La différence n'était pas significative entre brebis des deux lignées ($X = 1,36$, ddl = 1, $p = 0,244$).

Entre générations, la réussite moyenne quelle que soit la lignée n'était pas significativement différente entre les brebis de la génération G0 et G1 ($X = <0,0001$, ddl = 1, $p = 1$, réussite moyenne respectivement de 90% et 92%), G1 et G2 ($X = 0,86$, ddl = 1, $p = 0,354$, réussite moyenne respectivement de 92% et 84%), et G0 et G2 ($X = 1,19$, ddl = 1, $p = 0,275$, réussite moyenne respectivement de 90% et 84%).

Au sein de chaque génération, nous n'avons détecté aucune différence significative de réussite entre lignées.

Ces résultats sont résumés dans le tableau 17.

Tableau 17 : résultats de la deuxième mise à la reproduction et du test de proportions correspondant

Population	Lignée	Résultat de la deuxième mise à la reproduction		Résultat du test de proportions			
		Nombre de réussites	Nombre d'échecs	X	DDL	p	Réussite moyenne
G0	R	47	3	0,758	1	0,384	0,94
	S	47	7				0,87
	TOT	94	10				0,90 ^a
G1	R	20	1	0,037	1	0,849	0,95
	S	15	2				0,88
	TOT	35	3				0,92 ^a
G2	R	37	6	0,059	1	0,808	0,86
	S	31	7				0,82
	TOT	68	13				0,84 ^a
Population générale	R	104	10	1,358	1	0,244	0,91
	S	93	16				0,85

X : valeur statistique du test, DDL : degré de liberté

¹ les moyennes TOT par génération avec lettre commune ne diffèrent pas statistiquement ($p > 0.05$)

5.2. Etude statistique avec modèle linéaire généralisé

Plusieurs modèles linéaires généralisés (GLM) ont été utilisés pour modéliser la réussite à la deuxième mise à la reproduction, et ont permis d'introduire un effet de la réussite ou non à la première mise à la reproduction, sur la deuxième mise à la reproduction. Les effets fixes testés étaient la lignée, la génération, la réussite ou non à la première mise à la reproduction, ainsi que leurs interactions. Un modèle a également permis de tester l'effet de la lignée et de la réussite à la première mise à la reproduction intra génération.

Avec des brebis de toute génération, dans le modèle simple, aucune différence significative entre lignée, entre génération ni selon la réussite à la première mise à la reproduction, n'a été observée. Dans le modèle avec interaction ou hiérarchique, aucun effet significatif n'a été noté. De même, sans les brebis de la génération G2, aucun effet significatif n'a été noté.

Conclusion partielle

Aucun effet significatif de la génération, la lignée, le résultat de reproduction précédent, ni leur interaction, n'a été détecté sur la réussite à la deuxième mise à la reproduction.

Les résultats des modèles sont présentés dans le tableau 18.

Tableau 18 : présentation des résultats d'analyse de variance (ANOVA, test du chi2) sur les modèles glm testés sur la réussite en deuxième mise à la reproduction

Modèle GLM	Facteur	Toutes les femelles mises à la reproduction pour la deuxième fois N=223		Toutes les femelles G0 et G1 mises à la reproduction pour la deuxième fois N=142	
		DDL	Pr(>Chi)	DDL	Pr(>Chi)
Simple	Lignée	1	0,178	1	0,141
	Génération	2	0,233	1	0,819
	Réussite à la première mise à la reproduction	1	0,559	1	0,359
Avec interactions	Lignée : génération	2	0,766	1	0,806
	Génération : réussite à la première mise à la reproduction	2	0,763	1	0,813
	Lignée : réussite à la première mise à la reproduction	2	0,783	1	0,834
Hiérarchique	Génération	2	0,301	1	0,750
	Lignée intra génération	3	0,489	2	0,345
	Réussite à la première mise à la reproduction intra génération	3	0,823	2	0,636

Estimation : différence avec la moyenne de l'intercept, en fonction logit ; ES : erreur standard ; Z : valeur statistique du test, Pr(>|z|) : p, ddl : degré de liberté.

Conclusion – résultats

En première comme en deuxième mise bas, au sein de la génération G2, les brebis de la lignée R avaient une prolificité significativement supérieure aux brebis de la lignée S. Toutes lignées confondues, l'effet de la génération était significatif entre les générations G0 et G1, en faveur de la génération G0. Les modèles testés prenant en compte la multiplicité des mises bas ont montré que la plupart de la variation de taille de portée était liée à la variation interindividuelle, et la taille de portée était légèrement répétable. Un effet d'interaction entre la génération et la lignée, lié aux brebis de la génération G2, a été noté également.

En première mise à la reproduction, la génération G2 était significativement plus fertile, et au sein de la génération G0, les brebis de la lignée R étaient plus fertiles que celles de la lignée S. En deuxième mise à la reproduction, aucun effet significatif de la génération, la lignée, le résultat de reproduction précédent, ni leur interaction, n'a été détecté sur la réussite à la deuxième mise à la reproduction.

PARTIE 4 : DISCUSSION

1 – Taille des portées des lignées divergentes

1.1. Première mise bas

La taille moyenne des portées nées en première mise bas, toutes générations confondues et sans distinction de lignée, était de 2,36 +/- 0,74 agneaux par portée. En comparaison, selon le contrôle de performances de la race Romane en 2017, la moyenne nationale de taille des portées de brebis de moins de 19 mois (83,2% étant des premières mises bas), en œstrus naturel ou induit, était de 1,86 (effectif : 4058 brebis ayant mis bas).

La différence observée entre ces deux résultats peut être expliquée en partie par des différences de conduite marquées : en effet, dans notre cas, la mise à la reproduction a été effectuée en conditions expérimentales, avec des conditions de logement et d'alimentation constantes et contrôlées, et aucun accès au pâturage. En revanche, les données du contrôle de performances correspondent à une mise à la reproduction en condition d'élevage, où des variations de logement, de conduite (en bâtiment, au pâturage), d'alimentation, ont pu subvenir le long de la période de reproduction, mais aussi ont pu être différentes d'un élevage à l'autre. Ainsi, il est très peu probable que toutes les brebis d'élevage aient eu une alimentation et des conditions favorables à une prolificité maximale. En effet, stress, parasitisme, infections, problèmes métaboliques, déficit énergétique sont tout autant de facteurs susceptibles d'induire une baisse de la prolificité (Cahill 1981, Castonguay 2018).

Par ailleurs dans le cas des brebis issues des lignées divergentes, l'âge moyen à la première mise bas était de 22,9 mois (64% des brebis étaient âgées de plus de 19 mois) alors que les données du contrôle de performances des premières mises bas prenaient en compte des brebis de moins de 19 mois. Or, les données d'études réalisées en race Romane montrent que la prolificité augmente avec l'âge à la mise à la reproduction (González-García et Hazard 2016), ce qui peut expliquer que la taille des portées des lignées divergentes soit supérieure à celles enregistrées par le contrôle de performances.

De plus, 96% des brebis issues des lignées divergentes prises en compte ont été mises à la reproduction en période de saison sexuelle (mise bas en hiver ou au printemps), saison où la prolificité est réputée maximale (Thériault et al. 2011), alors que la saison de reproduction n'est pas précisée dans le contrôle de performances.

De plus, il n'est pas exclu que les brebis sélectionnées pour la création des lignées divergentes aient subi dès le départ un échantillonnage d'une partie de la population génétiquement plus prolifique (volontairement ou non, et indépendamment de la résistance au parasite). A l'Unité Expérimentale de Bourges, où ont été sélectionnées les brebis de l'étude, le troupeau d'origine en lutte naturelle a une prolificité supérieure à 2 agneaux par portée (sources : Réunions techniques de 2017 à 2020). En revanche, les prolificités moyennes de ces brebis (non impliquée dans le programme des lignées divergentes) ne sont pas observées supérieures à celles des brebis de même race issues des lignées divergentes (2,10 vs 2,16 en 2018, 2,29 vs 2,14 puis 2,02 vs 2,09 en 2019). Nous pouvons donc conclure que le troupeau dont sont issues les brebis des lignées divergentes a une prolificité supérieure à la moyenne nationale (à relativiser compte tenu des facteurs environnementaux décrits ci-avant), mais que la sélection initiale des brebis pour la création des lignées divergentes ne semble pas avoir pris en compte le facteur prolificité.

Différence de taille de portée selon la lignée

Il semble que, dans la population générale sans distinction de la génération, les brebis de la lignée R soient plus prolifiques que les brebis de la lignée S en première mise bas, et que ce constat soit principalement dû aux brebis de la génération G2. Cette génération comporte la plus grande divergence de lignées, avec un index moyen des brebis de la lignée R et S respectivement égal à -1,21 et 1,17. Etant donné que les critères de conservation des individus de la génération suivante pour la reproduction étaient indépendants des paramètres reproducteurs de la mère, il est peu probable qu'une sélection volontaire ait été faite suivant les générations, au sein de chaque lignée, sur des paramètres reproducteurs. Cela suggère plutôt une sélection fortuite (dérive génétique, ou « goulot d'étranglement »), ou alors une réelle différence de prolificité en première mise bas entre les deux lignées, exacerbée par la divergence des lignées en génération G2.

Il est également important de souligner que les brebis de la génération G2 ont été mises à la reproduction plus jeunes que les autres brebis (303 jours). Or à cet âge, la croissance des animaux n'est pas encore totalement achevée (poids moyen de 63kg, contre un objectif défini par l'OS Romane de 70-80kg adulte). On peut se demander si, à un âge donné, les besoins pour la croissance ne sont pas différents entre brebis des deux lignées. Si tel est le cas, il est possible que, indépendamment de toute influence génétique liant l'index de résistance aux SGI à la reproduction, ou alors en concomitance, à cet âge précis, les brebis de la lignée R aient moins

de besoins de croissance que les brebis de la lignée S, ce qui expliquerait que les brebis de la lignée R allouent plus de ressources dans la reproduction que les brebis de la lignée S, expliquant les différences de prolificité observées. Or, des pesées des brebis de la génération G2 ont été réalisées à la mise à la reproduction, et elles étaient identiques en moyenne pour les brebis des deux lignées (63kg). Les données de pesées des brebis multipares excluent une différence de format au stade adulte, entre brebis des deux lignées. Ces éléments nous permettent donc d'écarter une différence de croissance entre lignées.

Il convient de rappeler que la mise à la reproduction de ces brebis s'est effectuée en dehors de toute infestation parasitaire. Les brebis ont été parasitées puis déparasitées avant la mise à la reproduction : il est donc très peu probable que cette infestation ait pu avoir un impact direct sur la prolificité spécifique des brebis des deux lignées. En effet, les follicules primordiaux sont formés durant la période fœtale donc bien antérieure à l'infestation, et un cycle œstral dure environ 17 jours chez la brebis, durant lequel 2 à 4 vagues folliculaires se succèdent tous les 4 à 8 jours (Scaramuzzi et al. 2011). Nous ne disposions pas des données de notes d'état corporel qui nous auraient permis d'objectiver une éventuelle différence entre les brebis des deux lignées. En effet, une réponse différente à l'infestation chez les deux lignées pourrait influencer l'état corporel des animaux (Roeber, Jex, et Gasser 2013) et impacter la folliculogénèse ainsi que le taux d'ovulation (Scaramuzzi et al. 2011). En revanche, nous disposions des données de poids, qui ne montraient pas de différence entre les deux lignées.

Finalement, ces résultats suggèrent à priori que la lignée sélectionnée sur sa résistance aux strongles ait une prolificité plus élevée que la lignée sensible, en première mise bas, en génération G2, et en conditions expérimentales, notamment hors période d'infestation.

Différence de taille de portée selon la génération

Nous avons observé une moindre prolificité des brebis de la génération G1, notamment comparées aux brebis de la génération G0 (respectivement une moyenne de taille de portées de 2,51 et 2,10 pour les brebis des générations G0 et G1).

Une raison pouvant expliquer ces différences est la saison de mise à la reproduction. En effet, si la totalité des brebis de la génération G0 (et G2) ont mis bas en hiver et au printemps (correspondant à une mise à la reproduction en saison sexuelle), en revanche 21% (9/33) des brebis de la génération G1 ont mis bas en automne (donc en contre-saison sexuelle) où la

prolificité est réputée moindre par rapport à la saison sexuelle (Thériault et al. 2011). Les brebis de la génération G1 ont également mis bas en moyenne à un âge plus jeune que les brebis de la génération G0, (respectivement 703+/-113 jours et 855+/-89 jours), et même si les différences d'âge prenant en compte les écart-types sont faibles, il est possible que ce paramètre explique en partie de telles différences de prolificité. La campagne (année de mise à la reproduction) pourrait également jouer un rôle sur la prolificité via les conditions météorologiques. En effet, des études se sont intéressées à l'effet du stress thermique sur la fertilité et la survie embryonnaire, montrant que ces paramètres sont diminués en cas d'exposition à des températures supérieures à 32°C autour de la période de l'œstrus (pour les brebis) et 14 à 50 jours avant (pour les béliers) (van Wettere et al. 2021). Le site de météoFrance n'a cependant pas enregistré de températures supérieures à 30°C durant les périodes de reproduction correspondantes. Enfin, bien qu'on ne l'ait pas objectivée, on suppose une augmentation de la consanguinité entre les brebis des générations G0 et G1, qui pourrait contribuer à détériorer la prolificité (Belkheir et al. 2019). Néanmoins, dans ce cas, on devrait observer une prolificité réduite également pour les brebis de la génération G2, ce qui n'est pas le cas ici, et qui nous conduit à pondérer l'effet d'une possible consanguinité des individus.

Contrairement aux observations ayant conduit à la réalisation de cette étude, il n'a été noté aucune différence significative de la différence de prolificité entre brebis des générations G2 et brebis des deux autres générations. Or, les brebis de la génération G2 ont été conduites pour la plupart en insémination artificielle (92% = 83/90 des brebis G2). De plus, les brebis de la génération G2 ont été mises à la reproduction plus jeunes que les autres brebis (âge moyen des G2 à la première mise bas 467 +/- 74 jours), et on suppose également que la consanguinité est plus élevée chez ces brebis. Il convient donc d'interpréter cette absence de différence significative entre la génération G2 et les autres générations avec prudence, étant donné que la bibliographie montre généralement une baisse de la prolificité quand les individus sont mis à la reproduction jeunes (González-García et Hazard 2016) et quand le taux de consanguinité augmente (Belkheir et al. 2019). Ces différences de conduite de la reproduction de la génération G2 pourraient masquer une réelle différence de prolificité entre les générations, en sous estimant la prolificité des brebis de la génération G2.

Conclusion partielle

La lignée sélectionnée sur sa résistance aux strongles semble avoir une prolificité plus élevée que la lignée sensible, en première mise bas, en génération G2, et en conditions expérimentales, notamment hors période d'infestation. Cette différence est possiblement liée à la plus forte divergence d'index de résistance aux SGI entre les lignées en génération G2.

L'effet de la génération sur la taille des portées en première mise bas, marqué entre les générations G0 et G1, pourrait être expliqué par la saison de mise à la reproduction. Il convient d'interpréter l'absence de différences de la génération G2 avec les autres générations au regard des différences d'âge à la mise bas et de mode de reproduction.

1.2. Deuxième mise bas

En deuxième mise bas, on s'affranchit des différences entre générations concernant l'âge à la mise à la reproduction, puisqu'en théorie, la croissance est quasiment achevée (âge moyen de 668 \pm 94 jours pour les G2, 762 \pm 7 jours pour les G1 et 935 \pm 8 jours pour les G0, et des données de la littérature affirment que la croissance s'achève vers 20-24 mois selon les races (Lemelin et al. 1992). En revanche, 97% des brebis de la génération G0 et la totalité des brebis de la génération G2 ont été mises à la reproduction pour une mise bas en hiver (saison sexuelle), alors que la totalité des brebis de la génération G1 ont été conduites pour une mise bas en automne (contre-saison sexuelle).

La prolificité moyenne en deuxième mise bas obtenue dans la population constituée des brebis issues des lignées divergentes (la totalité était âgée de plus de 19 mois) était de 2,25 \pm 0,69 agneaux par portée. En comparaison, la prolificité des brebis enregistrées par le contrôle de performances après 19 mois (correspondant à 93% de multipares), sur œstrus naturel ou induit, était de 2,15 en 2017 (sur un effectif de 22 168 brebis). La différence, moins marquée qu'en première mise bas (cf supra), peut être expliquée par les mêmes raisons invoquées ci-avant.

De manière générale, dans la population générale comme pour chaque génération, les valeurs de prolificité en deuxième mise bas sont inférieures aux valeurs en première mise bas, ce qui n'est pas cohérent avec les données de la littérature (Castonguay 2018). L'intervalle avec la mise à la reproduction précédente est légèrement différent suivant les générations (respectivement 329 \pm 74 jours, 335 \pm 44 jours et 396 \pm 16 jours pour les G0, G1 et G2). Pour

les générations G0 et G1 notamment, cet intervalle est inférieur aux recommandations usuelles (de 370 à 380 jours d'après Duval et al. 1995), ce qui aurait pu engendrer une éventuelle dégradation de la prolificité en deuxième mise bas chez ces brebis.

Différences de taille de portée selon la lignée

Comme en première mise bas, il semble que, dans la population générale sans distinction de la génération, les brebis de la lignée R soient plus prolifiques que les brebis de la lignée S en deuxième mise bas, et que ce constat soit principalement dû aux brebis de la génération G2. Les hypothèses identiques concernant l'effet de la divergence des lignées sur la prolificité peuvent être avancées. En deuxième mise bas, on peut écarter l'hypothèse d'allocation préférentielle des ressources selon la lignée pour la croissance. De même, le fait que la totalité des animaux aient été conduits en lutte naturelle (versus insémination artificielle pour la plupart des animaux G2 en première mise bas) rend peu probable l'hypothèse que l'un des deux modes de reproduction induise une différence de prolificité entre lignée. Reste donc l'hypothèse d'une seule différence de prolificité associée à l'index de résistance aux strongles gastro-intestinaux, exacerbée en génération G2 du fait de la divergence plus importante des lignées.

Différences de taille de portée selon la génération

De même qu'en première mise bas, la différence de prolificité est significative entre brebis des générations G0 et G1. Les hypothèses identiques peuvent être avancées concernant la saison de mise à la reproduction, puisque la totalité des brebis de la génération G1 ont mis bas en contre-saison et la quasi-totalité des brebis de la génération G0 ont mis bas en saison sexuelle, ce qui peut expliquer que ces dernières aient été significativement plus prolifiques (taille moyenne des portées 2,39 contre 1,97 pour les brebis G1). Néanmoins, aucune différence significative n'a été notée entre les brebis de la génération G2, qui ont été conduites en saison sexuelle, et les brebis de la génération G1 ou G0. Les valeurs moyennes ajustées montrent une prolificité des brebis de la génération G2 plus faible (2,18) que les brebis de la génération G0 et plus élevée que les brebis de la génération G1, tout comme en première mise bas. Or, en première mise bas, des facteurs importants (âge plus faible notamment) nous avaient conduit à penser que la prolificité des brebis G2 ait pu être sous-estimée, ce qui ne semble pas être le cas à la vue des résultats.

Cette différence de prolificité entre les brebis de la génération G0 et les autres, les brebis de la génération G0 étant en moyenne plus prolifiques, convient d'être interprétée au regard des réformes réalisées entre la première et la deuxième mise à la reproduction. En effet, 29 brebis n'ont pas été mises à la reproduction une deuxième fois. Parmi elles, 13 brebis de la génération G0, dont 1 vide, de prolificité moyenne de 2,5 (soit environ la valeur de prolificité globale des brebis de la génération G0 en première mise bas) ; 6 brebis de la génération G1, dont 1 vide, de prolificité moyenne de 2,16 (soit légèrement supérieure à la moyenne de la génération en première mise bas de 2,10) ; et 9 brebis de la génération G2, de prolificité moyenne de 2,3 (soit la valeur de prolificité globale des brebis de la génération G2 en première mise bas). Etant donné les effectifs faibles, et les valeurs moyennes de prolificité des brebis réformées très proches des valeurs moyennes de la population d'origine, il est très peu probable que la réforme ait entraîné ou augmenté les différences de prolificité entre les générations G0 et G1 observées en deuxième mise bas. On peut donc écarter l'hypothèse d'un effet de la réforme sur les différences de prolificité observées.

Conclusion partielle

Ces résultats confirment les résultats obtenus en première mise bas et nous permettent d'avancer que seul le critère de résistance aux SGI expliquerait les différences de prolificité observées au sein de la génération G2.

Les différences entre générations, malgré des changements de conduite et l'âge plus avancé des brebis, nous orientent vers un effet de la génération sur la prolificité, indépendant des critères de conduite et âge à la mise à la reproduction.

1.3. Tout rang de mise bas confondu, et multipares uniquement

Au total, seules les brebis des générations G0 et G1 ont mis bas 3 fois ou plus, et seules les brebis de la génération G0 ont pu mettre bas 5 fois ou plus (max 6 fois). Respectivement ont été enregistrées 38 et 24 mises bas de rang 5 et 6 (uniquement des brebis de la génération G0 en automne), et 105 et 72 mises bas de rang 3 et 4 (uniquement des brebis des générations G0 en automne ou hiver, et G1 en automne). Par conséquent, les différences observées chez les multipares de toutes générations, en comparaison avec les résultats en première et deuxième

mise bas seraient plutôt dues à un effet des générations G0 et G1, qu'un effet de la génération G2 ; et /ou alors une dilution des effets de G2 par les générations G0 et G1.

Les résultats montrent une différence de prolificité entre générations, ce quel que soit mode de reproduction des brebis de la génération G2 (insémination artificielle ou lutte naturelle), et la saison de reproduction des générations G0 (automne, hiver, printemps) et G1 (automne ou hiver) : les brebis de la génération G0 sont plus prolifiques que celles de la génération G1. Ces conclusions confirment et complètent celles obtenues en première et en deuxième mise bas, et permettent d'introduire la notion de variation interindividuelle de la prolificité, ainsi que sa légère répétabilité.

Conclusion partielle – taille des portées des lignées divergentes

En première et en deuxième mise bas, une différence significative de la taille des portées a pu être notée entre les deux lignées, en faveur de la lignée R, et semble imputable à une forte différence de prolificité entre les lignées au sein de la génération G2, probablement en lien avec la plus forte divergence des lignées. Lorsqu'on introduit la notion de mises bas successives, on dilue sans doute l'effet propre à la génération G2, étant donné que celles-ci n'ont pas mis bas plus de deux fois, et on perd la significativité de l'effet de la lignée. En revanche, un tel modèle permet de quantifier la répétabilité liée à l'individu, et permet également de montrer que la campagne-saison a probablement un effet assez faible dans la valeur de la prolificité, comparé à l'effet de l'individu en lui-même. Un tel modèle montre également un effet de la génération, et notamment une différence entre G0 et G1, en faveur de la première.

2 – Réussite à la mise à la reproduction des lignées divergentes

2.1. Première mise à la reproduction

La réussite à la première mise à la reproduction des brebis issues des lignées divergentes était en moyenne de $0,85 \pm 0,35$, ce qui correspond aux valeurs de fertilité en œstrus naturel recensées par l'Organisme de Sélection (en moyenne supérieur à 0,85 sans distinction de la parité d'après site de l'OS Romane).

Fertilité selon la lignée dans la population générale et intra génération

Une différence significative de fertilité était observée entre brebis des lignées R et S au sein de la génération G0, en faveur des brebis de la lignée R. La divergence des lignées est pourtant la moins importante dans la génération G0 (index moyen de -0,63 et 0,63 pour les brebis de la lignée R et S respectivement, contre -1,21 et 1,17 par exemple au sein de la génération G2). Nous avons mentionné plus haut des particularités des brebis de cette génération G0, qui pourraient éventuellement expliquer un comportement différent des brebis des deux lignées au sein de la génération G0 : âge tardif à la mise à la reproduction, conduite en saison sexuelle. Mais ces paramètres ne suffisent pas à expliquer avec certitude ces différences de résultats. Il est également possible à l'inverse que les particularités liées aux générations G1 et G2 (âge plus précoce, conduite en partie en contre-saison pour les G1 et en insémination artificielle pour les G2) aient conduit à « gommer » d'éventuelles différences de fertilité existantes entre les deux lignées au sein de ces deux générations.

Fertilité selon la génération

Les valeurs de fertilité sont significativement différentes entre les générations, et en faveur des brebis de la génération G2. Or, étant donné la divergence des lignées, on suppose un taux de consanguinité plus important au sein de la génération G2 (bien que non objectif), donc on s'attendrait à avoir une fertilité dégradée pour les individus de cette génération (Belkheir et al. 2019). De plus, les individus de la génération G2 ont été mis à la reproduction en moyenne plus jeunes que les individus de la génération G1 (âge moyen des G1 et G2 à la première mise à la reproduction de 481 ± 8 jours et 303 ± 8 jours), ce qui n'est pas cohérent avec les résultats

obtenus (González-García et Hazard 2016). Par ailleurs, les brebis de la génération G2 ont eu une insémination artificielle en première mise à la reproduction, contrairement aux autres brebis, ce qui est généralement source de fertilité dégradée (Raynal et Houdeau 2004). En revanche, 21% (9/33) des brebis de la génération G1 ont été mises à la reproduction en contre saison sexuelle, contrairement aux brebis de la génération G2, ce qui pourrait expliquer les meilleurs résultats de fertilité obtenus pour cette génération (Thériault et al. 2011).

2.2. Deuxième mise à la reproduction

La réussite à la deuxième mise à la reproduction des brebis issues des lignées divergentes était en moyenne de $0,88 \pm 0,32$, correspondant aux valeurs enregistrées pour la race Romane (cf supra) et supérieures aux valeurs obtenues en première mise bas ($0,85 \pm 0,35$, cf supra).

La fertilité des agnelles en première mise à la reproduction est souvent plus faible que celle des brebis adultes (Castonguay 2018), ce qui est cohérent avec les valeurs obtenues. De plus, parmi les 29 brebis non mises à la reproduction une deuxième fois (cf supra), on compte une brebis de la génération G0, lignée S, et une brebis de la génération G1, lignée R, vides lors de la première mise à la reproduction ; ainsi que 4 brebis de la génération G0, lignée S, dont la mise bas avait été notée difficile. Une mise bas notée difficile peut correspondre à une dystocie et/ou un problème métabolique, et peut affecter la fertilité de la brebis (Bani Ismail 2017) (par des lésions utérines ou vaginales, une perte d'appétit occasionnant une baisse de l'immunité et une augmentation du risque infectieux, un problème métabolique etc...). La réforme de ces brebis a donc pu contribuer à l'augmentation constatée de la fertilité.

En deuxième mise à la reproduction, aucune différence significative n'a été notée, ni entre les lignées, ni entre les générations, ni entre lignées au sein de chaque génération. Et ce malgré des différences de saison entre les générations (la quasi-totalité des brebis de la génération G0 ont été conduites en saison sexuelle, la totalité des brebis de la génération G1 ont été mises à la reproduction en contre-saison, et la totalité des brebis de la génération G2 ont été conduites en saison sexuelle).

De plus, l'intervalle avec la mise à la reproduction précédente est légèrement différent suivant les générations (respectivement 329 ± 74 jours, 335 ± 44 jours et 396 ± 16 jours pour les G0, G1 et G2). Pour les générations G0 et G1 notamment, cet intervalle est inférieur aux recommandations usuelles (de 370 à 380 jours d'après Duval et al. 1995), ce qui aurait pu engendrer une éventuelle dégradation de la fertilité en deuxième mise bas chez ces brebis.

Conclusion partielle – réussite à la mise à la reproduction des lignées divergentes

Le taux de réussite des brebis issues des lignées divergentes, en première comme en deuxième mise bas, correspond au taux de fertilité moyen enregistré par l'organisme de sélection pour la race Romane.

En première mise à la reproduction, la différence de réussite était significative entre brebis des différentes lignées au sein de la génération G0, en faveur des brebis de la lignée R, sans que ce résultat puisse être expliqué par les conditions de mise à la reproduction. Toutes lignées confondues, une différence significative a également été notée entre générations, en faveur de la génération G2, et malgré des facteurs imposés aux G2 conduisant à penser que leur fertilité ait pu être sous-estimée (insémination artificielle, âge précoce, taux de consanguinité).

En deuxième mise à la reproduction, bien que les G0 et G2 aient été conduites en saison sexuelle et pas les G1, aucune différence significative de fertilité n'a été notée, ni entre générations ni selon la lignée, suggérant que les différences observées en première mise à la reproduction soient artéfactuelles (dues à la particularité que constitue la première mise à la reproduction, ou encore à un stress non identifié), ou alors si elles existent, s'effacent lors de la deuxième mise à la reproduction.

Conclusion : prolificité et fertilité des lignées divergentes

Un effet génération, indépendant ou concomitant des effets environnementaux et de conduite, semble prégnant pour expliquer les différences de prolificité et fertilité observées. En particulier, quelle que soit la parité, les brebis de la génération G0 sont plus prolifiques ; et en première mise à la reproduction, les brebis de la génération G2 sont plus fertiles. Ces deux paramètres de reproduction semblent donc indépendants concernant ces deux populations. En revanche, les brebis de la génération G1 cumulent une moindre performance reproductive.

Un effet de la lignée est observé au sein de la génération G2 concernant la prolificité, quelle que soit la parité ; et au sein de la génération G0 concernant la fertilité, en première mise à la reproduction. Là encore, ces deux paramètres semblent indépendants. Dans les deux cas, les résultats sont en faveur de la lignée résistante.

3 – Spécificités des lignées divergentes étudiées et perspectives futures à la lumière des données de la littérature

3.1. Spécificités en lien avec le mode de sélection et le patrimoine génétique des brebis des lignées divergentes

La sélection des brebis pour la constitution des lignées divergentes a été réalisée sur des individus relativement jeunes (3 à 6 mois). En comparaison, la sélection d'animaux pour les mêmes critères dans d'autres races, notamment laitières (ex : la race Basco-Béarnaise) en centre de sélection se réalise plutôt vers l'âge de 1 an. La raison de sélectionner les brebis de race Romane à un âge si précoce est le fait que cette race soit sélectionnée sur des caractères de croissance notamment. De ce fait, les animaux entrent en station de contrôle au sevrage à l'âge de 3 mois environ, et en sortent vers l'âge de 6 mois pour être vendus, et la sélection s'effectue durant ce laps de temps. Or, des études de comptage d'excrétion fécale après infestation expérimentale d'agneaux de race Mérinos issus de lignées divergentes pour la résistance à *H. contortus* âgés de 3 à 7 mois (Woolaston et Piper 1996) ont montré que les individus les plus jeunes excrètent de manière générale plus d'œufs dans les fèces que les individus plus âgés. On peut penser qu'une sélection aussi précoce (phénotypage vers 3 à 4 mois pour les agneaux de la génération G2) ait pu permettre la sélection sur la rapidité des individus à développer une réponse immunitaire à l'origine de la réduction d'excrétion d'œufs dans les fèces (Lacroux et al. 2006), de manière différentielle entre les trois générations. Il est possible que la distinction des individus sur ce paramètre induise également une distinction (fortuite) sur d'autres paramètres, tels que des paramètres de croissance (bien que la capacité à la croissance ait peu d'effet sur la réponse immunitaire en conditions nutritionnelles correctes d'après Doeschl-Wilson et al. 2009) ou de reproduction. Ceci pourrait expliquer les différences de prolificité observées dans la génération G2 entre les brebis des deux lignées.

Par ailleurs, la constitution des lignées par accouplements entre individus de phénotype extrême concernant leur résistance aux strongles a probablement contribué à augmenter le taux de consanguinité au sein de chaque lignée, et ce au fil des générations. Or, l'augmentation du taux de consanguinité dans une population conduit généralement à une dégradation des paramètres reproducteurs, notamment la fertilité et la prolificité (Belkheir et al. 2019).

De plus, des études ont montré que des régions génomiques soumises à de fortes pressions de sélection (pour des qualités bouchères ou de prolificité par exemple) se caractérisaient par une

réduction de la diversité génétique et l'augmentation de séries d'homozygoties. Dans les races ovines étudiées, de nombreux gènes, certains encore non identifiés, résident dans les régions ciblées par la sélection. Certains de ces gènes sont supposés concerner la résistance aux nématodes ou la fertilité (Purfield et al. 2017). Il est donc possible qu'à l'inverse, la sélection pour la constitution des lignées divergentes, sur la base de la résistance aux nématodes, ait conduit à la sélection concomitante de certains paramètres de reproduction (notamment la prolificité), et qu'en parallèle, le taux de consanguinité ait augmenté et biaise les résultats de fertilité et de fécondité entre générations et lignées. Le calcul du taux de consanguinité et son intégration dans les modèles étudiant la prolificité et la fécondité permettraient sans doute d'objectiver un éventuel effet de ce paramètre.

3.2. Spécificités en lien avec la conduite des brebis des lignées divergentes

Il serait intéressant de réitérer l'expérience en conditions d'infestations pendant la folliculogénèse, et notamment pendant la période de recrutement des follicules et pendant la période de fécondation, soit au moins la durée d'un cycle œstral (Scaramuzzi et al. 2011). En effet, il est admis que la réponse à l'infestation met en jeu des mécanismes immunitaires très coûteux en énergie et en protéines. A titre d'exemple, le coût supplémentaire dû à l'infestation, en énergie et en protéines métabolisables, a été estimé à 4 et 5% (Liu et al. 2005) chez des lignées de race Mérinos sélectionnées pour leur résistance aux strongles gastro-intestinaux et âgées de moins de 18 mois. Il est également admis qu'il existe trois fonctions biologiques fondamentales dans lesquelles les êtres vivants investissent de l'énergie : la croissance, la reproduction et la survie (A. Wang, Luan, et Medzhitov 2019). Dans ce cas présent, en conditions de non infestation, les brebis doivent répartir leurs ressources entre la fin de leur croissance pour certaines, et la reproduction. En conditions d'infestations, la présence du parasite nécessite de répartir différemment les ressources. En particulier, les brebis de la lignée R devraient allouer des ressources pour la réponse immunitaire, tandis que les brebis de la lignée S devraient répondre à la spoliation causée par le parasite. Par exemple, il a été montré sur les brebis de la génération G1 qu'en période péri-partum, la différence entre les deux lignées en termes de résistance au parasite n'était plus significative. Une telle expérimentation en conditions d'infestation pourrait donc, en comparaison avec les présents résultats, permettre d'explorer une éventuelle allocation préférentielle des ressources pour la fonction de reproduction ou pour la fonction de résistance aux parasites chez des individus parasités, ce au sein de chaque lignée.

Par ailleurs, si les brebis des lignées divergentes ont été conduites de manière similaire concernant l'alimentation et le logement, en revanche il est possible qu'elles aient eu des besoins différents, en lien avec leur lignée, au fil des « épreuves » traversées (infestations dans le jeune âge, conditions thermiques, mises à la reproduction). A titre d'exemple, une étude a montré une corrélation positive entre taille et poids, et résistance aux SGI chez des brebis de race Soay (A. D. Hayward et al. 2010, cf paragraphe suivant). Ainsi, il est possible que l'état corporel ait changé au cours de la vie de ces brebis, et ce de manière différentielle entre les générations et les lignées. Or, des études ont montré une corrélation génétique modérée mais favorable entre l'accrétion des réserves corporelles ou leur mobilisation, et les performances de reproduction, en particulier la prolificité et le poids de la portée et des agneaux à la naissance et au sevrage (Macé et al. 2019). Aussi, il peut être intéressant de mesurer régulièrement les notes d'état corporel des brebis, tel que fait en routine dans certains élevages, ou encore l'épaisseur de gras dorsal par échographie, afin de pouvoir objectiver la dynamique des réserves corporelles de ces brebis, et éventuellement établir un lien avec la lignée des individus, et leurs paramètres de reproduction.

3.3. Données de la littérature concernant l'allocation préférentielle des ressources chez des individus sélectionnés sur une performance spécifique

Par analogie avec l'étude menée dans le cadre de cette thèse, des données de la littérature traitent des performances de certaines lignées sélectionnées sur une autre performance, mettant en relief la notion d'allocation des ressources entre différentes fonctions biologiques. Si des données sont disponibles concernant des performances de lignées ovines sélectionnées sur leur résistance aux SGI, il nous a semblé intéressant de comparer ces données à d'autres études concernant des fonctions biologiques et espèces différentes.

3.3.1. Données sur des lignées ovines sélectionnées pour leur résistance au parasitisme gastro-intestinal

Un certain nombre de publications se sont attachées à étudier une population sauvage d'ovins de race Soay, naturellement résistante aux SGI.

Une étude s'est intéressée à l'expression de la résistance aux SGI chez ces brebis (A. D. Hayward et al. 2010). Les auteurs ont analysé des données longitudinales sur une durée de 20 ans. Les résultats ont montré que l'expression de la résistance des individus dépendait d'un effet maternel, objectivé par la taille de la portée et l'âge de la mère. Par ailleurs, ils ont également montré qu'il existait des changements spécifiques à l'âge, en termes de résistances au parasite, associés, chez les mâles, à la taille de la portée d'origine, alors que ces mêmes effets chez les femelles étaient influencés par les taux d'infestations parasitaires dans leur jeune âge. Les auteurs concluent que les événements qui ponctuent la vie des individus au cours de leur développement peuvent avoir une influence sur les performances notamment de résistance aux SGI, de manière immédiate ou différée dans le temps, et pourraient également influencer le vieillissement des individus.

Le chargement en parasite (augmentation du comptage d'excrétion fécale) chez ces brebis sauvages semble augmenter avec l'âge des individus (Adam D. Hayward et al. 2009). Néanmoins, les auteurs expliquent cette augmentation par l'accumulation de stress environnementaux, plus que par le seul effet de l'âge.

Une corrélation positive entre résistance aux SGI (excrétion fécale) et taille corporelle (longueur de la patte arrière et poids des individus) a également été montrée (Coltman et al. 2001). Cette corrélation, observée chez les deux sexes, suggère que les fonctions de croissance et de résistance aux SGI ne font pas l'objet d'une compétition de ressources dans cette population, mais qu'au contraire les individus les plus résistants ont des performances de croissance supérieures.

Le succès reproducteur des individus résistants était diminué (Adam D. Hayward et al. 2014). Si cette association semblait évidente chez les mâles, en revanche chez les femelles, l'association était significative seulement chez les individus de poids corporel le plus élevé, suggérant un compromis plus complexe, à trois niveaux (reproduction-immunité-croissance). Les auteurs ont émis des hypothèses concernant l'allocation des ressources en protéines, notamment chez les femelles, entre anticorps, descendance (fœtus, lactation) et maintien du poids corporel. Certains individus investissent les protéines disponibles dans les anticorps et le maintien du poids corporel, au détriment des agneaux, d'autres non.

Des études ont été menées sur des lignées de race Mérinos sélectionnées sur leur résistance à *H. contortus* (Eady, Woolaston, et Barger 2003). Les résultats montrent que les deux lignées étudiées, une résistante et l'autre contrôle (population non sélectionnée sur la résistance aux

strongles) avaient des performances différentes concernant la toison en conditions d'infestation naturelle et en condition de non infestation (en défaveur de la lignée résistante).

Des études ont également été menées sur des lignées divergentes de race Romney sélectionnées sur leur résistance aux nématodes intestinaux, en conditions d'infestation naturelle (Morris et al. 1997, Morris et al. 2000). Il a été noté un nombre significativement plus important d'agneaux sevrés chez les brebis de la lignée résistante. En revanche, il est rapporté une diminution significative du gain de poids et une augmentation des signes de diarrhée chez les agneaux, ainsi qu'une diminution du poids de la toison chez les individus de 1 an et les brebis de la lignée résistante, comparé aux individus de la lignée sensible.

Des études ont également concerné des lignées divergentes de brebis de race Pérendale sélectionnées sur leur résistance aux strongles gastro-intestinaux dans le jeune âge (après sevrage) (Morris et al. 2005). Exposés aux SGI de manière identique, les animaux de la lignée S avaient un poids corporel plus important et une toison plus lourde que les animaux de la lignée R, alors que les signes de diarrhée étaient plus importants chez les individus de la lignée R.

Une étude sur des ovins de Race Malpura sélectionnés sur leur résistance à *H. contortus* (Swarnkar et al. 2009) a montré que les performances (poids corporel, rendement de la toison, taux de réforme) étaient similaires entre les deux lignées même en conditions d'infestation.

Enfin, une étude s'est intéressée à la modélisation de la capacité de réponse de l'hôte à un parasite (au sens large), selon l'interaction entre les capacités génétiques de l'hôte pour la croissance ou la résistance aux parasites, et l'environnement nutritionnel (Doeschl-Wilson et al. 2009). Le modèle montre que si la disponibilité en nutriments est élevée, les hôtes ont de meilleures capacités de croissance et vont grandir plus vite sous challenge parasitaire, et les résistants auront une meilleure réponse immunitaire. La capacité de résistance a peu d'effet sur la croissance atteinte. En cas de rareté des nutriments, la croissance achevée et la réponse immunitaire dépendent simultanément de la capacité de croissance et de la résistance aux pathogènes. Une capacité de croissance plus élevée serait délétère pour la capacité de l'individu à gérer un pathogène, et la résistance pourrait réduire la croissance sur le court terme.

Conclusion partielle

Ces résultats suggèrent qu'il serait souhaitable de réaliser des investigations supplémentaires sur les brebis Romane, prenant en compte notamment d'autres paramètres concernant les brebis : poids et taille des individus, qualité et poids de la toison, mais aussi qualités maternelles, indirectement objectivables via le suivi de croissance des agneaux, et la capacité de la mère à amener une portée vivante jusqu'au sevrage. Il serait intéressant d'étudier ces paramètres dans différentes conditions, notamment infestation naturelle ou artificielle, non infestation, restrictions alimentaires ou alimentation *ad libitum*, et sur un laps de temps plus long.

3.3.2. Données sur des lignées sélectionnées pour d'autres paramètres

De même que la sélection de lignées sur leur résistance aux parasites intestinaux, certaines lignées ont pu être soumises à une sélection sur une fonction biologique particulière (poids, résistance à une maladie, qualité du lait...). De même que dans l'étude dont cette thèse a fait l'objet, des paramètres de production ont pu être évalués sur ces lignées. La relation éventuelle entre sélection pour une fonction et ces paramètres peut être mise en parallèle avec les relations établies dans ce travail de thèse entre résistance aux SGI et paramètres de reproduction.

Sélection sur le poids des brebis (Michels, Decuypere, et Onagbesan 2000)

Cette étude s'est intéressée à la sélection ovine sur la base du poids corporel ou taux de croissance. Les auteurs se sont demandé si une telle sélection, comparée à la sélection sur des critères de reproduction seuls, pourrait être une source importante de variations des corrélations génétiques au sein d'une même race entre poids corporel des brebis et prolificité. En effet, dans certaines races ovines seulement, il existe une corrélation positive entre poids des brebis et taux d'ovulation ; cependant les effets du score corporel au moment de l'accouplement sur la prolificité ne font pas l'objet d'un consensus. Dans certains cas, des interactions entre le génotype et l'environnement ont été observés.

Des effets pourraient donc exister entre sélection sur la base du poids corporel des brebis, et prolificité, mais semblent largement dépendre de la race et de l'environnement.

Dans le cadre de cette thèse, s'intéressant à une race en particulier, la sélection sur la résistance aux SGI semble avoir joué un rôle sur la prolificité mais pas sur le poids des brebis, corroborant

que le lien entre prolificité et poids des brebis dépend probablement d'autres effets, et notamment de l'effet de l'environnement.

Sélection sur la réponse à certaines maladies / parasites chez des ovins et bovins

Les réponses de lignées ovines et bovines à certaines infections ont été étudiées (Morris 1998) : eczéma facial (vaches laitières), dermatophilose (moutons), tiques (bovins allaitants). En revanche, si les réponses des différentes lignées en termes de résistance et de susceptibilité à l'infection prise en compte ont été étudiées, les autres paramètres de production, notamment de reproduction, n'ont pas été pris en compte dans ces études.

Il existe des races de bovins dont certains individus sont génétiquement tolérants ou résistants aux trypanosomes et qui ont fait l'objet de plusieurs études (Roelants et al. 1987, Holt et al. 2016, Rajavel et al. 2020). Les mécanismes génétiques et les processus biologiques sous-jacents sont néanmoins encore en cours d'investigation.

Il existe également des bovins génétiquement résistants aux tiques (de Castro et al. 1991). Des mécanismes immunologiques ont été mis en évidence en infestation expérimentale (Abdul-amir et Gray 1987). Il semble que dans certaines races, la présence d'une robe lisse, par opposition à une robe à poils longs ou bouclés, fasse partie d'un des mécanismes de résistance (Marufu et al. 2011).

Une étude a comparé un modèle épidémiologique des conséquences de la présence d'individus résistants aux tiques (*Boophilus microplus*), dans une population (Barger 1989) à un modèle basé sur la résistance aux SGI chez les brebis, et encourage à augmenter le nombre d'individus résistants dans les deux cas.

En revanche, il semble que la résistance des brebis à *Ixodes ricinus* puisse être perdue lors d'exposition à une forte infestation naturelle, ou bien lors de stress environnemental ponctuel (nutritionnel, conditions saisonnières), par une réorientation de la réponse immunitaire de type Th1 vers une réponse de type Th2 (Ogden et al. 2002). Il convient donc, encore une fois, de ne pas négliger les facteurs environnementaux dans l'expression de la résistance.

Sélection sur la qualité du lait chez des chèvres (Rupp et al. 2019)

Des lignées divergentes de chèvres Alpines ont été sélectionnées sur la base du score de cellules somatiques. Les caractères de production de lait (quantité, matières grasses et protéiques)

étaient similaires dans les deux lignées. 20 chèvres de chaque lignée ont été challengées avec *H. contortus*, et les résultats de cette infestation (taux d'hématocrite et comptage d'excrétion fécale) étaient identiques dans les deux lignées, suggérant que la résistance aux mammites et aux nématodes gastro intestinaux sont sous régulation génétique indépendante chez les chèvres de race Alpine.

Dans le cadre de ce travail de thèse s'intéressant à une race ovine allaitante, il est difficile d'évaluer la qualité du lait des brebis. En revanche, un tel travail serait possible avec une race ovine laitière soumise à un travail de sélection sur la résistance aux SGI (exemple : races Manech ou Basco-Béarnaise).

Sélection sur la fonction de croissance *versus* fonction immunitaire chez des volailles (Most et al. 2011)

Cette méta analyse a étudié le compromis entre croissance et fonction immunitaire, chez des lignées de volailles (dindes, poulet) issues de sélection divergente pour la croissance (masse corporelle) ou sur un aspect de fonction immunitaire. Dans le contexte actuel prégnant de réduction de l'utilisation des antibiotiques en élevage, la question posée était de savoir si la sélection d'animaux pour une croissance rapide a pu, de manière non intentionnelle, résulter en une réduction de la fonction immunitaire. Les lignées sélectionnées pour la croissance ont une diminution significative et sévère de la fonction immunitaire. Aucune différence n'a été trouvée entre les effets sur l'immunité cellulaire ou humorale, bien que les auteurs soulignent qu'il y ait peu de données sur l'immunité cellulaire, et que d'autres études seraient nécessaires. Cependant, chez les lignées sélectionnées pour leur immunité, l'effet sur la croissance était hétérogène et proche de zéro. Finalement, les auteurs concluent que la sélection pour la croissance compromet la fonction immunitaire mais la sélection pour des fonctions immunitaires n'affecte pas la croissance de manière significative. Cela corrobore le postulat sous-jacent que le coût de la croissance est très élevé comparé au coût de la fonction immunitaire, et suggère sur un niveau pratique qu'il peut être possible d'élever des animaux performants en termes de croissance, sans détérioration de la fonction immunitaire. La résistance aux SGI mettant également en jeu une réponse immunitaire (cf étude bibliographie, partie 1), un parallèle peut être fait avec cette étude.

Conclusion partielle

Ces études ouvrent la voie à des possibilités d'investigations multiples concernant les brebis Romanes issues des lignées divergentes comme d'autres races ovines. En partant du taux de prolificité, il est possible de regarder son éventuelle corrélation avec le poids des brebis, et le taux de croissance des agneaux, ce dans chaque lignée. Etant donnée l'hétérogénéité de réponse à certaines maladies dans une population, il serait possible d'élargir l'étude à la corrélation entre la résistance aux SGI et d'autres maladies (dermatophilose, piétin), tout en prenant en compte des paramètres de production (laine, croissance, production et qualité du lait, reproduction). En parallèle avec l'étude de Rupp et. al (2019) menée sur des chèvres, il serait intéressant de regarder la résistance aux mammites et sa corrélation avec la résistance aux SGI, chez des brebis.

3.3.3. Données sur l'allocation de ressources élargies à d'autres espèces et fonctions

Nous pouvons encore élargir la discussion à la notion d'allocation des ressources entre différentes fonctions biologiques à l'échelle d'un organisme, hors du cadre de sélection expérimentale sur une fonction spécifique.

La « théorie de l'histoire de vie », développée par Wang, Luan, et Medzhitov (2019), stipule que les êtres vivants utilisent différentes stratégies pour optimiser le succès reproducteur face aux contraintes imposées par l'environnement. Ces stratégies sont des combinaisons spécifiques de caractères d'histoire de vie, tels que taille à la naissance, schéma de croissance dans le temps, âge et taille à la maturité sexuelle, fertilité et espérance de vie, qui varient considérablement suivant les espèces. Ainsi, les organismes doivent optimiser la distribution de ressources limitées, entre trois fonctions biologiques fondamentales, qui sont la croissance, la reproduction et les stratégies de survie spécifiques à l'environnement (la survie, ou le maintien de l'homéostasie). Un environnement favorable (abondance de nutriments) permet l'investissement dans l'anabolisme et dans des processus qui consomment de l'énergie (croissance, reproduction). Des conditions défavorables (rareté en nutriments) requièrent la ré-allocation des ressources disponibles dans du catabolisme spécifique au stress, et dans des mécanismes d'économie d'énergie. Quand l'environnement est défavorable, deux types de programmes de maintenance peuvent être mis en place : défense et dormance. On entend par environnement défavorable l'absence de ressources suffisantes (ex : nutriments) ou la présence

de facteurs ayant un impact négatif sur la valeur sélective (prédateurs, pathogènes, toxines). En cas de rareté des ressources, le stade de dormance permet de supprimer temporairement les fonctions non essentielles, incluant croissance et reproduction. Permettant une économie d'énergie, la dormance repose sur le catabolisme, et est généralement associée avec une haute résistance au stress environnemental. Le mécanisme de défense se met en place lui aussi au détriment de la croissance et la reproduction. Mais celui-ci consomme de l'énergie et repose sur l'anabolisme pour fournir une réponse protectrice contre les pathogènes et autres facteurs environnementaux hostiles. Un exemple en est la réponse immunitaire (anabolisme).

Le principe d'allocation des ressources pour la croissance, la reproduction et la défense a notamment fait l'objet d'un certain nombre d'études basées sur le modèle des plantes. En particulier, l'énergie allouée à la reproduction sert à l'élaboration de la masse végétale composée des organes reproducteurs (fleurs, fruits, graines). Chez les espèces végétales, la stratégie démographique est souvent différente de celle des mammifères, et nécessite un fort compromis entre reproduction et survie, que des études ont tenté de modéliser. Bazzaz et Grace (1997) décomposent le coût de la reproduction et de la défense chez les plantes en deux niveaux : le coût démographique (réduction de la survie du reproducteur et de sa future reproduction) et le coût physiologique (réduction de la croissance végétative qui influence indirectement la survie et la reproduction future). Intimement liés dans la nature, ces coûts sont souvent dissociés dans les modèles. La reproduction a souvent un coût démographique, et est une cause majeure de mort d'un individu chez de nombreuses plantes. Les auteurs soulignent la grande variabilité des performances de reproduction entre espèces et intra espèces, composée de variations génétiques et de plasticités phénotypiques en lien avec l'environnement. Si le passage de la croissance végétative à la reproduction est directement visualisable après atteinte d'une certaine masse végétative et le développement des organes de la reproduction, en revanche, les auteurs soulignent la plus grande difficulté à estimer l'effort fourni pour la reproduction sur le long terme dans le modèle végétal.

Un parallèle peut être envisagé avec les brebis Romanes issues des lignées divergentes. L'infestation par les SGI dans les conditions expérimentales peut être considérée comme un coût physiologique susceptible d'influencer indirectement (par spoliation des ressources par le parasite, par conséquences indirectes du parasitisme telles que la baisse de prise alimentaire, par allocation différentielle des ressources pour la réponse immunitaire) la reproduction. On retrouve une variabilité importante des paramètres de reproduction intra espèce (cf partie

Résultats : entre lignées, entre générations). En revanche, dans le modèle animal, les mises à la reproduction successives et répétées sur plusieurs campagnes permettent une estimation de l'effort de reproduction sur le long terme, et notamment avec prise en compte de la parité des individus et de leur historique de reproduction. C'est la raison pour laquelle il serait intéressant de continuer l'étude des paramètres de reproduction de ces brebis durant les campagnes à venir.

Un autre processus faisant l'objet de nombreuses études concernant l'allocation des ressources est le vieillissement, dont la compréhension reste encore incomplète. Un paradigme dominant serait que la vieillesse évolue par la compétition entre la demande d'énergie pour la reproduction et la maintenance somatique, menant à une lente accumulation de dommages cellulaires non réparés. En effet, la reproduction augmente le métabolisme, qui conduit à augmenter la production de radicaux oxygénés, qui peuvent contribuer à des dommages cellulaires et la senescence. Speakman et Garratt (2014) ont étudié le stress oxydatif (production de radicaux oxygénés), comme un coût théorique de la reproduction. Les individus auraient des ressources limitées qu'ils peuvent allouer à la reproduction ou la maintenance somatique (production contre les effets du stress oxydatif). Les radicaux libres sont produits en directe proportion avec l'intensité du métabolisme et sont une conséquence inévitable du fonctionnement moléculaire des mitochondries et de la chaîne de transport des électrons. Les taux élevés de métabolisme qui accompagnent la reproduction conduisent à l'augmentation de la production de radicaux libres qui aboutiraient à l'augmentation de la mortalité. Paradoxalement, des études ont montré que les individus qui se reproduisaient ont moins ou également de stress oxydatif que ceux qui ne se reproduisent pas. Les auteurs soulignent que dans de nombreuses études, un facteur couramment négligé est la parité des individus reproducteurs, et ils suggèrent un compromis entre allocation des ressources entre protection somatique, qui soit plus évident chez des individus reproduits plus tardivement que lors de leur première reproduction.

Cependant, certaines études ont démenti cette théorie en découplant le vieillissement d'un compromis entre reproduction et longévité. Une nouvelle théorie est que le vieillissement serait plutôt dû à des processus biologiques qui seraient optimisés pour une fonction de début de vie, mais qui deviendraient délétères plus tard. Des preuves empiriques supportent de plus en plus l'hypothèse qu'une expression génétique suboptimale chez l'adulte peut donner lieu à une malfonction physiologique aboutissant à la senescence de l'organisme (Maklakov et Chapman 2019). Dans plusieurs études sur des mammifères, l'augmentation expérimentale de la taille des portées ne réduit pas la survie ou la reproduction des parents, mais réduit la taille des

descendants ou leur survie. Ces résultats suggèrent qu'il y a des coûts significatifs de la reproduction, et que les animaux peuvent allouer de façon indifférenciée leur investissement entre la survie des parents, le nombre de descendants et leur qualité. Le lien entre reproduction et vieillissement ne fait donc pas l'objet d'un consensus.

Dans la continuité des études réalisées, notamment en race Soay (A. D. Hayward et al. 2010), et avec une logique d'augmentation de la durée de vie des individus en élevage, il serait intéressant d'étudier la résistance aux SGI ainsi que les paramètres de production et de reproduction des brebis Romanes issues des lignées divergentes, afin d'évaluer leur longévité.

CONCLUSION

L'étude réalisée dans le cadre de cette thèse a montré que la taille des portées était significativement différente entre les deux lignées en première et en deuxième mise bas, en faveur de la lignée résistante. Ce résultat semble fortement imputable à une différence de prolificité entre les lignées au sein de la génération G2 en particulier, qui présente la plus forte divergence des lignées.

La différence de réussite à la reproduction était significative en première mise à la reproduction entre brebis des différentes lignées au sein de la génération G0, en faveur des brebis de la lignée résistante. Une différence significative a été notée entre brebis des générations G1 et G2, en faveur de cette dernière, et pourrait être expliquée par le fait qu'une partie des G1 aient été conduites en contre saison sexuelle. En deuxième mise à la reproduction, malgré des différences de saison de reproduction, aucune différence significative de fertilité n'a été noté, ni entre générations ni selon la lignée.

Finalement, il n'a pas été montré d'effet délétère de la sélection des brebis de race Romane pour la résistance aux strongles gastro-intestinaux, sur les paramètres de reproduction étudiés (fertilité, prolificité), ce qui constitue un élément encourageant à la diffusion d'individus de cette lignée pour l'élevage, dans un objectif de lutte contre les SGI (Greer 2008, Williams 2011, Moreno et al. 2017).

Ces résultats sont à interpréter à la lumière des différences de conduite entre générations. Il convient de rappeler également que les brebis ont été mises à la reproduction hors période d'infestation par des strongles gastro-intestinaux et ont été conduites en bâtiment selon des conditions expérimentales contrôlées. L'étude de ces mêmes paramètres, ainsi que d'autres paramètres de production (laine, croissance), et des paramètres concernant les béliers, en conditions d'élevage, avec un suivi régulier dans le temps, permettrait sans doute d'explorer d'éventuelles différences entre les deux lignées et de tester la viabilité de la lignée résistante en termes économiques et de production en élevage ovin.

BIBLIOGRAPHIE

- ABDUL-AMIR, I. M. et GRAY, J. S. Resistance of sheep to laboratory infestations of the tick, *Ixodes ricinus*. *Research in Veterinary Science* [en ligne]. Septembre 1987, Vol. 43, n° 2, p. 266-267. DOI 10.1016/S0034-5288(18)30786-0
- AGUERRE, S., JACQUIET, P., BRODIER, H., BOURNAZEL, J. P., GRISEZ, C., PRÉVOT, F., MICHOT, L., FIDELLE, F., ASTRUC, J. M. et MORENO, C. R. Resistance to gastrointestinal nematodes in dairy sheep: Genetic variability and relevance of artificial infection of nucleus rams to select for resistant ewes on farms. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Mai 2018, Vol. 256, p. 16-23. DOI 10.1016/j.vetpar.2018.04.004
- ALBA-HURTADO F et MUÑOZ-GUZMÁN MA. Immune responses associated with resistance to haemonchosis in sheep. Dans : *BioMed research international* [en ligne]. 2013. [Consulté le 6 décembre 2020]. DOI 10.1155/2013/162158
- ANDERSON, G. B., BRADFORD, G. E. et CUPPS, P. T. Length of gestation in ewes carrying lambs of two different breeds. *Theriogenology* [en ligne]. Juillet 1981, Vol. 16, n° 1, p. 119-129. DOI 10.1016/0093-691X(81)90120-5
- ANGULO-CUBILLÁN, F.J., GARCÍA-COIRADAS, L., ALUNDA, J.M., CUQUERELLA, M. et DE LA FUENTE, C. Biological characterization and pathogenicity of three *Haemonchus contortus* isolates in primary infections in lambs. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Juillet 2010, Vol. 171, n° 1-2, p. 99-105. DOI 10.1016/j.vetpar.2010.03.004
- ARSENOPOULOS, K.V., FTHENAKIS, G.C., KATSAROU, E.I et PAPADOPOULOS, E. Haemonchosis : a challenging parasitic infection of sheep and goats. *Animals* [en ligne]. 2021, Vol. 11, p. 363. DOI <https://doi.org/10.3390/ani11020363>
- ASHAD, F. A., ANISUZZAMAN, M., BEGUM, N., DEY, A. R. et MONDAL, M. M. H. Factors Affecting the Development and Hatching of Eggs and the Survival of Infective Larvae of *Haemonchus contortus* in Laboratory Condition. *Progressive Agriculture* [en ligne]. 2011, Vol. 22, n° 1-2, p. 75-83. DOI 10.3329/pa.v22i1-2.16469
- AUMONT, G., GRUNER, L. et HOSTACHE, G. Comparison of the resistance to sympatric and allopatric isolates of *Haemonchus contortus* of Black Belly sheep in Guadeloupe (FWI) and of INRA 401 sheep in France. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Octobre 2003, Vol. 116, n° 2, p. 139-150. DOI 10.1016/S0304-4017(03)00259-0
- BALIC, A., BOWLES, V. M. et MEEUSEN, E. N. T. Mechanisms of immunity to *Haemonchus contortus* infection in sheep. *Parasite Immunology* [en ligne]. Janvier 2002, Vol. 24, n° 1, p. 39-46. DOI 10.1046/j.0141-9838.2001.00432.x
- BANI ISMAIL, Zuhair. Dystocia in Sheep and Goats: Outcome and Fertility Following Surgical and Non-Surgical Management. *Macedonian Veterinary Review* [en ligne]. Janvier 2017, Vol. 40. DOI 10.1515/macvetrev-2017-0012
- BARGER, I. A. Genetic resistance of hosts and its influence on epidemiology. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Juillet 1989, Vol. 32, n° 1, p. 21-35. Special Issue: 13th W.A.A.V.P. Conference. DOI 10.1016/0304-4017(89)90153-2
- BATES, Douglas, MACHLER, Martin, BOLKER, Ben et WALKER, Steve. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using {lme4}. *Journal of Statistical Software* [en ligne]. 2015, Vol. 67, n° 1, p. 1-48. DOI 10.18637/jss.v067.i01
- BAZZAZ, Fakhri A. et GRACE, John. *Plant Resource Allocation*. [S. l.] : Elsevier, 23 juillet 1997. ISBN 978-0-08-053907-2
- BELKHEIR, Boussad, BENIDIR, Mohamed, BOUSBIA, Aissam, BOUYAHYAOU, R, TARIKT, A, KALLI, Sofia et BENAHMED, N. Effect of inbreeding on reproduction,

- weight and survival of Tazegzawt sheep lambs. *The Indian journal of animal sciences*. Juin 2019, Vol. 89, p. 676-680
- BESIER, R.B. et DUNSMORE, J.D. The ecology of *Haemonchus contortus* in a winter rainfall region in Australia: the development of eggs to infective larvae. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Janvier 1993, Vol. 45, n° 3-4, p. 275-292. DOI 10.1016/0304-4017(93)90082-X
- BESIER, R.B., KAHN, L.P., SARGISON, N.D. et VAN WYK. *The Pathophysiology, Ecology and Epidemiology of Haemonchus contortus Infection in Small Ruminants* [en ligne]. Janvier 2016, Vol. 93, p. 95-143. DOI 10.1016/bs.apar.2016.02.022
- BISHOP, S. C. et MORRIS, C. A. Genetics of disease resistance in sheep and goats. *Small Ruminant Research* [en ligne]. Juin 2007, Vol. 70, n° 1, p. 48-59. DOI 10.1016/j.smallrumres.2007.01.006
- BISHOP, S. C. et STEAR, M. J. Modeling of host genetics and resistance to infectious diseases: understanding and controlling nematode infections. *Veterinary parasitology* [en ligne]. Juillet 2003, p. 115, 147-166. DOI 10.1016/s0304-4017(03)00204-8
- BISHOP, Steve. A consideration of resistance and tolerance for ruminant nematode infections. *Frontiers in Genetics* [en ligne]. 2012, Vol. 3. [Consulté le 22 novembre 2020]. DOI 10.3389/fgene.2012.00168
- BODARD, C. et DUMONT, L. *Contrôle de performance Romane 2017*. 2017
- BODARD, C. et DUMONT, L. *La souche INRA 401*. [s. d.]
- BODARD, C. et DUMONT, L. L'OS ROMANE. Dans : *Site Officiel de race ovine La Romane - Brebis et Béliers* [en ligne]. 2020. [Consulté le 13 novembre 2020]. Disponible à l'adresse : <http://www.brebis-romane.com/l-organisme-de-selection/>
- BODARD, C. et DUMONT, L. *Schéma racial Romane*. 2016
- CAHILL, LP. Folliculogenesis in the sheep as influenced by breed, season and oestrous cycle. *Journal of Reproduction and fertility. Supplement*. Janvier 1981, Vol. 30, p. 135-142
- CAZAJOUS, T., PREVOT, F., KERBIRIOU, A., MILHES, M., GRISEZ, C., TROPEE, A., GODART, C., ARAGON, A. et JACQUIET, P. Multiple-resistance to ivermectin and benzimidazole of a *Haemonchus contortus* population in a sheep flock from mainland France, first report. *Veterinary Parasitology : regional studies and reports*. 2018, n° 14, p. 103-105
- CHARLIER, J., RINALDI, L., MUSELLA, V., PLOEGER, H. W., CHARTIER, C., VINEER, H. R., HINNEY, B., VON SAMSON-HIMMELSTJERNA, G., BÂCESCU, B., MICKIEWICZ, M., MATEUS, T. L., MARTÍNEZ VALLADARES, María, QUEALY, S., AZAIZEH, H., SEKOVSKA, B., AKKARI, H., PETKEVICIUS, S., HEKTOEN, L., HÖGLUND, J., MORGAN, E. R., BARTLEY, D. J. et CLAEREBOU, E. *Initial assessment of the economic burden of major parasitic helminth infections to the ruminant livestock industry in Europe* [en ligne]. 2020. [Consulté le 22 novembre 2020]. DOI 10.13039/501100000268
- CHEMINEAU, P., MALPAUX, B., DELGADILLO, J. A., GUÉRIN, Y., RAVAU, J. P., THIMONIER, J. et PELLETIER, J. Control of sheep and goat reproduction: Use of light and melatonin. *Animal Reproduction Science* [en ligne]. Novembre 1992, Vol. 30, n° 1, p. 157-184. Melatonin and Reproduction: Recent Basic and Practical Research. DOI 10.1016/0378-4320(92)90010-B
- COLDITZ, I. G. Six costs of immunity to gastrointestinal nematode infections. *Parasite Immunology* [en ligne]. Février 2008, Vol. 30, n° 2, p. 63-70. DOI 10.1111/j.1365-3024.2007.00964.x
- COLTMAN, D. W., PILKINGTON, J., KRUK, L. E. B., WILSON, K. et PEMBERTON, J. M. Positive Genetic Correlation Between Parasite Resistance and Body Size in a Free-

- Living Ungulate Population. *Evolution* [en ligne]. 2001, Vol. 55, n° 10, p. 2116-2125. DOI 10.1111/j.0014-3820.2001.tb01326.x
- COOP, I. E. Effect of flushing on reproductive performance of ewes. *The Journal of Agricultural Science* [en ligne]. Cambridge University Press, Décembre 1966, Vol. 67, n° 3, p. 305-323. DOI 10.1017/S0021859600017317
- COYNE, Michael J., SMITH, Gary et JOHNSTONE, Colin. A study of the mortality and fecundity of haemonchus contortus in sheep following experimental infections. *International Journal for Parasitology* [en ligne]. Novembre 1991, Vol. 21, n° 7, p. 847-853. DOI 10.1016/0020-7519(91)90153-X
- DAHURON, M.L.G. *Suivis parasitaires en production ovine : enquête de terrain et supports, techniques et commerciaux, d'offres de service*. Thèse en vue d'obtention du Doctorat Vétérinaire. [S. l.] : Ecole Nationale Vétérinaire d'Alfort, 2018
- DAKKAR, A., DORCHIES, P. et AUDOIN, B. Cinétique des populations des vers des différents stades évolutifs de Haemonchus contortus et leur distribution chez le mouton après infestation expérimentale unique. *Annales de Recherches Vétérinaires, INRA Editions*. 1984, Vol. 15, n° 4, p. 475-882. Hal-00901529
- DAVIS, G. H. Fecundity genes in sheep. *Animal Reproduction Science* [en ligne]. Juillet 2004, Vol. 82-83, p. 247-253. Research and Practice III. 15th International Congress on Animal Reproduction. DOI 10.1016/j.anireprosci.2004.04.001
- DE CASTRO, J. J., CAPSTICK, P. B., NOKOE, S., KIARA, H., RINKANYA, F., SLADE, R., OKELLO, O. et BENNUN, L. Towards the selection of cattle for tick resistance in Africa. *Experimental & Applied Acarology* [en ligne]. Octobre 1991, Vol. 12, n° 3, p. 219-227. DOI 10.1007/BF01193468
- DENRYTER, Kristin, GERMAN, David W., STEPHENSON, Thomas R. et MONTEITH, Kevin L. State- and context-dependent applications of an energetics model in free-ranging bighorn sheep. *Ecological Modelling* [en ligne]. Janvier 2021, Vol. 440, p. 109349. DOI 10.1016/j.ecolmodel.2020.109349
- DOESCHL-WILSON, Andrea B., BRINDLE, Will, EMMANS, Gerry et KYRIAZAKIS, Ilias. Unravelling the Relationship between Animal Growth and Immune Response during Micro-Parasitic Infections. *PLOS ONE* [en ligne]. Public Library of Science, Octobre 2009, Vol. 4, n° 10, p. e7508. DOI 10.1371/journal.pone.0007508
- DOMKE, Atle V. Meling, CHARTIER, Christophe, GJERDE, Bjørn, HÖGLUND, Johan, LEINE, Nils, VATN, Synnøve et STUEN, Snorre. Prevalence of anthelmintic resistance in gastrointestinal nematodes of sheep and goats in Norway. *Parasitology Research* [en ligne]. Juillet 2012, Vol. 111, n° 1, p. 185-193. DOI 10.1007/s00436-012-2817-x
- DUVAL, P., BELLOC, J.P., ALBARET, M., GIROU, M. et BARILLET, F. Study of Factors Affecting Variation in Sexual Function of Lacaune Dairy Rams And Fertility of Inseminated Ewes. *Rencontre Recherches Ruminants*. 1995, p. 429-434
- DUVALLON, Ophelie. L'élevage des agnelles de renouvellement en atelier ovin lait - Quels sont les facteurs relatifs à la conduite du troupeau influençant la fertilité des agnelles laitières? *Institut National de la Recherche Agronomique (INRA)*. 2007, n° Inconnu, p. 50. hal-02818908
- EADY, S. J, WOOLASTON, R. R et BARGER, I. A. Comparison of genetic and nongenetic strategies for control of gastrointestinal nematodes of sheep. *Livestock Production Science* [en ligne]. Mai 2003, Vol. 81, n° 1, p. 11-23. DOI 10.1016/S0301-6226(02)00197-5
- ELLENBY, C. Dessication survival of the infective larva of Haemonchus contortus. *J. Exp. Biol.* 1968, Vol. 49, p. 469-475
- F. CASTONGUAY. *La reproduction chez les ovins*. 4^e éd. [S. l.] : [s. n.], 2018

- FOX, John et WEISBERG, Sanford. *An {R} Companion to Applied Regression*. 3^e éd. Thousand Oaks {CA} : Sage, 2019. Disponible à l'adresse : <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- GETACHEW, T., DORCHIES, Philippe et JACQUIET, Philippe. Trends and challenges in the effective and sustainable control of *Haemonchus contortus* infection in sheep. Review. *Parasite* [en ligne]. 2007, Vol. 14, n^o 1, p. 3-14. DOI 10.1051/parasite/2007141003
- GIBBS, H.C. Hypobiosis and the periparturient rise in sheep. *The Veterinary Clinics of North America. Food Animal Practice* [en ligne]. Juillet 1986, Vol. 2, n^o 2, p. 345-353. DOI 10.1016/s0749-0720(15)31244-5
- GONZÁLEZ-GARCÍA, E. et HAZARD, D. Growth rates of Romane ewe lambs and correlated effects of being mated as hoggets or two-tooth ewes on first offspring performance. *Livestock Science* [en ligne]. Juillet 2016, Vol. 189, p. 63-69. DOI 10.1016/j.livsci.2016.04.022
- GOOTWINE, Elisha. Invited review: Opportunities for genetic improvement toward higher prolificacy in sheep. *Small Ruminant Research* [en ligne]. Mai 2020, Vol. 186, p. 106090. DOI 10.1016/j.smallrumres.2020.106090
- GRAY, G.D. Genetic resistance to haemonchosis in sheep. *Parasitology Today* [en ligne]. Août 1987, Vol. 3, n^o 8, p. 253-255. DOI 10.1016/0169-4758(87)90155-4
- GREER, A. W. Trade-offs and benefits: implications of promoting a strong immunity to gastrointestinal parasites in sheep. *Parasite Immunology* [en ligne]. 2008, Vol. 30, n^o 2, p. 123-132. DOI 10.1111/j.1365-3024.2008.00998.x
- GRUNER, L., BOUIX, J. et BRUNEL, J. C. High genetic correlation between resistance to *Haemonchus contortus* and to *Trichostrongylus colubriformis* in INRA 401 sheep. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Janvier 2004, Vol. 119, n^o 1, p. 51-58. DOI 10.1016/j.vetpar.2003.10.014
- GRUNER, L., BOUIX, J. et BRUNEL, J. C. High genetic correlation between resistance to *Haemonchus contortus* and to *Trichostrongylus colubriformis* in INRA 401 sheep. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Janvier 2004, Vol. 119, n^o 1, p. 51-58. DOI 10.1016/j.vetpar.2003.10.014
- GRUNER, L., MAULEON, H., HUBERT, J. et SAUVÉ, C. A study of ovine gastro-intestinal strongylosis in a sheep flock on permanent pasture II. Population dynamics of parasites on the pasture in 1977 and epidemiological interpretation. *Annales de Recherches Vétérinaires, INRA Editions*. 1980, Vol. 11, n^o 2, p. 133-140. Hal-00901257
- GUO, Zhengyu, GONZÁLEZ, Jorge Francisco, HERNANDEZ, Julia N., MCNEILLY, Tom N., CORRIPIO-MIYAR, Yolanda, FREW, David, MORRISON, Tyler, YU, Peng et LI, Robert W. Possible mechanisms of host resistance to *Haemonchus contortus* infection in sheep breeds native to the Canary Islands. *Scientific Reports* [en ligne]. Mai 2016, Vol. 6, n^o 1, p. 1-14. DOI 10.1038/srep26200
- HAYWARD, A. D., PILKINGTON, J. G., PEMBERTON, J. M. et KRUUK, L. E. B. Maternal effects and early-life performance are associated with parasite resistance across life in free-living Soay sheep. *Parasitology* [en ligne]. Cambridge University Press, Juillet 2010, Vol. 137, n^o 8, p. 1261-1273. DOI 10.1017/S0031182010000193
- HAYWARD, Adam D., GARNIER, Romain, WATT, Kathryn A., PILKINGTON, Jill G., GRENFELL, Bryan T., MATTHEWS, Jacqueline B., PEMBERTON, Josephine M., NUSSEY, Daniel H. et GRAHAM, Andrea L. Heritable, Heterogeneous, and Costly Resistance of Sheep against Nematodes and Potential Feedbacks to Epidemiological Dynamics. *The American Naturalist* [en ligne]. The University of Chicago Press, Août 2014, Vol. 184, n^o S1, p. S58-S76. DOI 10.1086/676929

- HAYWARD, Adam D., WILSON, Alastair J., PILKINGTON, Jill G., PEMBERTON, Josephine M. et KRUIK, Loeske E. B. Ageing in a variable habitat: environmental stress affects senescence in parasite resistance in St Kilda Soay sheep. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [en ligne]. Royal Society, Octobre 2009, Vol. 276, n° 1672, p. 3477-3485. DOI 10.1098/rspb.2009.0906
- HERD, R. P. Epidemiology and Control of Nematodes and Cestodes in Small Ruminants: Northern United States. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* [en ligne]. Juillet 1986, Vol. 2, n° 2, p. 355-362. DOI 10.1016/S0749-0720(15)31245-7
- HOHENHAUS, M.A. et OUTTERRIDGE, P.M. The immunogenetics of resistance to *Trichostrongylus colubriformis* and *Haemonchus contortus* parasites in sheep. *British Veterinary Journal* [en ligne]. Mars 1995, Vol. 151, n° 2, p. 119-140. DOI 10.1016/S0007-1935(95)80004-2
- HOLST, P. J., KILLEEN, I. D. et CULLIS, B. R. Nutrition of the pregnant ewe and its effect on gestation length, lamb birth weight and lamb survival. *Australian Journal of Agricultural Research* [en ligne]. CSIRO PUBLISHING, 1986, Vol. 37, n° 6, p. 647-655. DOI 10.1071/ar9860647
- HOLT, H. R., SELBY, R., MUMBA, C., NAPIER, G. B. et GUITIAN, J. Assessment of animal African trypanosomiasis (AAT) vulnerability in cattle-owning communities of sub-Saharan Africa. *Parasites & Vectors* [en ligne]. Janvier 2016, Vol. 9, n° 1, p. 53. DOI 10.1186/s13071-016-1336-5
- INGHAM, A., MENZIES, M., HUNT, P., REVERTER, A., WINDON, R. et ANDRONICOS, N. Divergent ghrelin expression patterns in sheep genetically resistant or susceptible to gastrointestinal nematodes. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Septembre 2011, Vol. 181, n° 2-4, p. 194-202. DOI 10.1016/j.vetpar.2011.05.007
- JACQUIET, Philippe, CABARET, Jacques, CHEIKH, D. et THIAM, A. Experimental study of survival strategy of *Haemonchus contortus* in sheep during the dry season in desert areas of the Mauritania. *Journal of Parasitology*. 1995, Vol. 81, n° 6, p. 1013-1015
- JASMER, Douglas P., WESCOTT, Richard B. et CRANE, John W. Survival of third-stage larvae of Washington isolates of *Haemonchus contortus* and *Ostertagia circumcincta* exposed to cold temperatures. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 1987, Vol. 54(1), p. 48-52
- KADARMIDEEN, Haja N., JANSSE, Luc L. G. et DEKKERS, Jack C. M. Power of quantitative trait locus mapping for polygenic binary traits using generalized and regression interval mapping in multi-family half-sib designs. *Genetics Research* [en ligne]. Cambridge University Press, Décembre 2000, Vol. 76, n° 3, p. 305-317. DOI 10.1017/S001667230000481X
- KAO, R.R., LEATHWICK, D.M., ROBERTS, M.G. et SUTHERLAND, I.A. Nematode parasites of sheep : a survey of epidemiological parameters and their application in a simple model. *Parasitology*. 2000, n° 121(1), p. 85-103
- KASSAI, T. *Veterinary helminthology*. Butterworth Heinemann. Oxford UK : [s. n.], 1999
- KEMPER, Kathryn E., EMERY, David L., BISHOP, Stephen C., ODDY, Hutton, HAYES, Benjamin J., DOMINIK, Sonja, HENSHALL, John M. et GODDARD, Michael E. The distribution of SNP marker effects for faecal worm egg count in sheep, and the feasibility of using these markers to predict genetic merit for resistance to worm infections. *Genetics Research* [en ligne]. Juin 2011, Vol. 93, n° 3, p. 203-219. DOI 10.1017/S0016672311000097
- LA, Yongfu, TANG, Jishun, GUO, Xiaofei, ZHANG, Liping, GAN, Shangquan, ZHANG, Xiaosheng, ZHANG, Jinlong, HU, Wenping et CHU, Mingxing. Proteomic analysis of

- sheep uterus reveals its role in prolificacy. *Journal of Proteomics* [en ligne]. Janvier 2020, Vol. 210, p. 103526. DOI 10.1016/j.jprot.2019.103526
- LACROUX, Caroline, NGUYEN, Thi Hai Chi, ANDREOLETTI, Olivier, PREVOT, Françoise, GRISEZ, Christelle, BERGEAUD, Jean-Paul, GRUNER, Lucas, BRUNEL, Jean-Claude, FRANCOIS, Dominique, DORCHIES, Philippe et JACQUIET, Philippe. *Haemonchus contortus* (Nematoda: Trichostrongylidae) infection in lambs elicits an unequivocal Th2 immune response. *Veterinary Research* [en ligne]. EDP Sciences, Juillet 2006, Vol. 37, n° 4, p. 607-622. DOI 10.1051/vetres:2006022
- LAND, R. B. Reproduction in young sheep: some genetic and environmental sources of variation. *Reproduction* [en ligne]. Bioscientifica Ltd, Mars 1978, Vol. 52, n° 2, p. 427-436. DOI 10.1530/jrf.0.0520427
- LEMELIN, M., ALAIN, Alain, LAROCHELLE, Richard et TREMBLAY, Martial. *La brebis hybride prolifique - Fiche d'élevage CPAQ*. 1992
- LIU, S. M., SMITH, T. L., KARLSSON, L. J. E., PALMER, D. G. et BESIÉ, R. B. The costs for protein and energy requirements by nematode infection and resistance in Merino sheep. *Livestock Production Science* [en ligne]. Novembre 2005, Vol. 97, n° 2, p. 131-139. DOI 10.1016/j.livprosci.2005.03.007
- MACÉ, Tiphaine, HAZARD, Dominique, CARRIÈRE, Fabien, DOULS, Sebastien, FOULQUIÉ, Didier et GONZÁLEZ-GARCÍA, Eliel. Relationships between body reserve dynamics and rearing performances in meat ewes1. *Journal of Animal Science* [en ligne]. Octobre 2019, Vol. 97, n° 10, p. 4076-4084. DOI 10.1093/jas/skz273
- MACKINNON KM, BURTON JL, ZAJAC AM, et NOTTER DR. Microarray analysis reveals difference in gene expression profiles of hair and wool sheep infected with *Haemonchus contortus*. *Veterinary immunology and immunopathology* [en ligne]. Août 2009, Vol. 130, n° 3-4, p. 210-20. DOI 10.1016/j.vetimm.2009.02.013
- MAGE, Christian. *Maladies parasitaires du mouton*. 4e éd. [S. l.] : La France agricole, 2019. Disponible à l'adresse : <https://www.lepointveterinaire.fr/boutique/livres/maladies-parasitaires-du-mouton.html>
- MAKLAKOV, Alexei A. et CHAPMAN, Tracey. Evolution of ageing as a tangle of trade-offs: energy versus function. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [en ligne]. Royal Society, Septembre 2019, Vol. 286, n° 1911, p. 20191604. DOI 10.1098/rspb.2019.1604
- MANDONNET, Nathalie. *Analyse de la variabilité génétique de la résistance aux strongles gastro-intestinaux chez les petits ruminants. Elements pour la définition d'objectifs et de critères de sélection en milieu tempéré ou tropical*. [S. l.] : Paris 11, 1 janvier 1995. [Consulté le 14 novembre 2020]. Disponible à l'adresse : <http://www.theses.fr/1995PA112219>
- MARUFU, Munyaradzi C., QOKWENI, Luxolo, CHIMONYO, Michael et DZAMA, Kennedy. Relationships between tick counts and coat characteristics in Nguni and Bonsmara cattle reared on semiarid rangelands in South Africa. *Ticks and Tick-borne Diseases* [en ligne]. Septembre 2011, Vol. 2, n° 3, p. 172-177. DOI 10.1016/j.ttbdis.2011.07.001
- MAULÉON, P. et ROUGEOT, J. RÉGULATION DES SAISONS SEXUELLES CHEZ DES BREBIS DE RACES DIFFÉRENTES AU MOYEN DE DIVERS RYTHMES LUMINEUX. *Annales de Biologie Animale Biochimie Biophysique* [en ligne]. 1962, Vol. 2, n° 3, p. 209-222. DOI 10.1051/rnd:19620302
- MCKENNA, P. B. Update on the prevalence of anthelmintic resistance in gastrointestinal nematodes of sheep in New Zealand. *New Zealand Veterinary Journal* [en ligne]. Juin 2010, Vol. 58, n° 3, p. 172-173. DOI 10.1080/00480169.2010.67520

- MCRAE, Kathryn M., MCEWAN, John C., DODDS, Ken G. et GEMMELL, Neil J. Signatures of selection in sheep bred for resistance or susceptibility to gastrointestinal nematodes. *BMC Genomics* [en ligne]. Décembre 2014, Vol. 15, n° 1, p. 1-13. DOI 10.1186/1471-2164-15-637
- MEEUSEN, Els N.T. et BALIC, A. Do Eosinophils have a Role in the Killing of Helminth Parasites? *Parasitology Today* [en ligne]. 2000, Vol. 16, n° 3, p. 95-101. DOI [http://dx.doi.org/10.1016/S0169-4758\(99\)01607-5](http://dx.doi.org/10.1016/S0169-4758(99)01607-5)
- MEEUSEN, Els N.T., BALIC, A. et BOWLES, V. Cells, cytokines and other molecules associated with rejection of gastrointestinal nematode parasites. *Veterinary Immunology and Immunopathology* [en ligne]. Octobre 2005, Vol. 108, n° 1-2, p. 121-125. DOI 10.1016/j.vetimm.2005.07.002
- MERLANDE, G. *Berrichon du Cher / Race Bouchère - race de mouton - Geode* [en ligne]. 2017. [Consulté le 9 novembre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.geodesheep.com/fr/berrichon-du-cher.html>
- MERLANDE, G. *Romane / Race Prolifique - race de mouton - Geode* [en ligne]. 2017. [Consulté le 13 novembre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.geodesheep.com/fr/romane-424.html>
- MERLANDE, G. *Romanov / Race Prolifique - race de mouton - Geode* [en ligne]. 2017. [Consulté le 9 novembre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://www.geodesheep.com/fr/romanov-425.html>
- MICHELS, H, DECUYPERE, E et ONAGBESAN, O. Litter size, ovulation rate and prenatal survival in relation to ewe body weight: genetics review. *Small Ruminant Research* [en ligne]. Novembre 2000, Vol. 38, n° 3, p. 199-209. DOI 10.1016/S0921-4488(00)00169-3
- MILLER, H.R.P. Prospects for the immunological control of ruminant gastrointestinal nematodes: Natural immunity, can it be harnessed? *International Journal for Parasitology* [en ligne]. Août 1996, Vol. 26, n° 8-9, p. 801-811. DOI 10.1016/S0020-7519(96)80044-0
- MISHRA, Chinmoy. Genetic Basis of Prolificacy in Sheep. *International Journal of Livestock Research* [en ligne]. 2014, Vol. 4, n° 1, p. 46. DOI 10.5455/ijlr.20131227083421
- MORENO, C. R., SALLÉ, G., JACQUIET, P., BLANCHARD, A., CHYLINSKI, C., CABARET, J., FRANÇOIS, D., SACCAREAU, M., ASTRUC, J.-M., BAMBOU, J.-C. et MANDONNET, N. La résistance génétique aux infections par les nématodes gastro-intestinaux chez les petits ruminants : un enjeu de durabilité pour les productions à l'herbe. *INRA Productions Animales*. 2017, Vol. 30 (1), p. 47-56
- MORENO-ROMIEUX, Carole, AGUERRE, Sophie, BOUVIER, Frédéric, BLANCHARD, Alexandra, KOCH, Christine, CORTET, Jacques, JACQUIET, Philippe et SALLE, Guillaume. Creation of sheep divergent lines for gastro-intestinal parasitism resistance based on a QTL index. Dans : *67. Annual Meeting of the European Federation of Animal Science (EAAP)*. Vol. 22 [en ligne]. Belfast, United Kingdom : Wageningen Academic Publishers, août 2016, p. np. [Consulté le 13 juillet 2021]. Annual Meeting of the European Association for Animal Production. Disponible à l'adresse : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01602462>
- MORRIS, C A. Responses to selection for disease resistance in sheep and cattle in New Zealand and Australia. *Proceedings of the 6th world congress on genetics applied to livestock production*. Janvier 1998, Vol. 27, p. 295-302
- MORRIS, C. A., VLASSOFF, A., BISSET, S. A. et BAKER, R. L. Continued selection of Romney sheep for resistance or susceptibility to nematode infection: Estimates of direct and correlated responses | Request PDF. *Animal Science* [en ligne]. Février 2000, Vol. 70, n° 1, p. 17-27. DOI 10.1017/S1357729800051560

- MORRIS, C. A., VLASSOFF, A., BISSET, S. A., BAKER, R. L., WEST, C. J. et HURFORD, A. P. Responses of Romney sheep to selection for resistance or susceptibility to nematode infection. *Animal Science* [en ligne]. Cambridge University Press, Avril 1997, Vol. 64, n° 2, p. 319-329. DOI 10.1017/S1357729800015897
- MORRIS, C. A., WHEELER, M., WATSON, T. G., HOSKING, B. C. et LEATHWICK, D. M. Direct and correlated responses to selection for high or low faecal nematode egg count in Perendale sheep. *New Zealand Journal of Agricultural Research* [en ligne]. Taylor & Francis, Janvier 2005, Vol. 48, n° 1, p. 1-10. DOI 10.1080/00288233.2005.9513625
- MOST, Peter J. van der, JONG, Berber de, PARMENTIER, Henk K. et VERHULST, Simon. Trade-off between growth and immune function: a meta-analysis of selection experiments. *Functional Ecology* [en ligne]. 2011, Vol. 25, n° 1, p. 74-80. DOI 10.1111/j.1365-2435.2010.01800.x
- MUÑOZ-GUZMÁN, M. A., CUÉLLAR-ORDAZ, J. A., VALDIVIA-ANDA, A. G., BUENDÍA-JIMÉNEZ, J. A. et ALBA-HURTADO, F. Correlation of parasitological and immunological parameters in sheep with high and low resistance to haemonchosis. *Canadian Journal of Animal Science* [en ligne]. Mars 2011. [Consulté le 6 décembre 2020]. DOI 10.4141/A06-010. Ottawa, Canada
- MURPHY, Thomas W, KEELE, John W et FREKING, Brad A. Genetic and nongenetic factors influencing ewe prolificacy and lamb body weight in a closed Romanov flock. *Journal of Animal Science* [en ligne]. Septembre 2020, Vol. 98, n° skaa283. [Consulté le 7 avril 2021]. DOI 10.1093/jas/skaa283
- NAKAGAWA, Shinichi et SCHIELZETH, Holger. A general and simple method for obtaining R2 from generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution* [en ligne]. 2013, Vol. 4, n° 2, p. 133-142. DOI 10.1111/j.2041-210x.2012.00261.x
- NIEUWHOF, G. J. et BISHOP, S. C. Costs of the major endemic diseases of sheep in Great Britain and the potential benefits of reduction in disease impact. *Animal Science* [en ligne]. Août 2005, Vol. 81, n° 1, p. 23-29. DOI 10.1079/ASC41010023
- O'CONNOR, L.J., KAHN, L.P. et WALKDEN-BROWN. Moisture requirements for the free-living development of *Haemonchus contortus*: Quantitative and temporal effects under conditions of low evaporation. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Novembre 2007, Vol. 150, n° 1-2, p. 128-138. DOI 10.1016/j.vetpar.2007.07.021
- OGDEN, N. H., CASEY, A. N. J., LAWRIE, C. H., FRENCH, N. P., WOLDEHIWET, Z. et CARTER, S. D. IgG responses to salivary gland extract of *Ixodes ricinus* ticks vary inversely with resistance in naturally exposed sheep. *Medical and Veterinary Entomology* [en ligne]. 2002, Vol. 16, n° 2, p. 186-192. DOI 10.1046/j.1365-2915.2002.00362.x
- OTERO M, NOGUEIRAS R, LAGO F, DIEGUEZ C, GOMEZ-REINO JJ, et GUALILLO O. Chronic inflammation modulates ghrelin levels in humans and rats. *Rheumatology (Oxford, England)* [en ligne]. Mars 2004, Vol. 43, n° 3, p. 306-10. DOI 10.1093/rheumatology/keh055
- PAPADOPOULOS, E., GALLIDIS, E. et PTOCHOS, S. Anthelmintic resistance in sheep in Europe: A selected review. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Septembre 2012, Vol. 189, n° 1, p. 85-88. DOI 10.1016/j.vetpar.2012.03.036
- PARAUD, C., MARCOTTY, T., LESPINE, A., SUTRA, J.F., PORS, I. et DEVOS, I. Cross-resistance to moxidectin and ivermectin on a meat cheep farm in France. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. 2016, n° 226, p. 88-92. DOI <http://dx.doi.org/10.1016/j.vetpar.2016.06.033>

- PASTORALE, Alliance. *Performances de reproduction : la fécondité des ovins* [en ligne]. [s. d.]. [Consulté le 12 juillet 2021]. Disponible à l'adresse : <https://www.alliance-elevage.com/informations/article/performances-de-reproduction-la-fecondite-des-ovins>
- PERNTHANER, Anton, COLE, Sally-Ann, MORRISON, Lilian et HEIN, Wayne R. Increased Expression of Interleukin-5 (IL-5), IL-13, and Tumor Necrosis Factor Alpha Genes in Intestinal Lymph Cells of Sheep Selected for Enhanced Resistance to Nematodes during Infection with *Trichostrongylus colubriformis*. *Infection and Immunity* [en ligne]. Avril 2005, Vol. 73, n° 4, p. 2175-2183. DOI 10.1128/IAI.73.4.2175-2183.2005
- PROCTER, B. G. et GIBBS, H. C. Studies on the Spring Rise Phenomenon in Ovine Helminthiasis. *Canadian Journal of Comparative Medicine and Veterinary Science*. Janvier 1968, Vol. 32, n° 1, p. 359-365
- PURFIELD, Deirdre C., MCPARLAND, Sinead, WALL, Eamon et BERRY, Donagh P. The distribution of runs of homozygosity and selection signatures in six commercial meat sheep breeds. *PLOS ONE* [en ligne]. Public Library of Science, Mai 2017, Vol. 12, n° 5, p. e0176780. DOI 10.1371/journal.pone.0176780
- RAJAVEL, Abirami, HEINRICH, Felix, SCHMITT, Armin Otto et GÜLTAS, Mehmet. Identifying Cattle Breed-Specific Partner Choice of Transcription Factors during the African Trypanosomiasis Disease Progression Using Bioinformatics Analysis. *Vaccines* [en ligne]. Multidisciplinary Digital Publishing Institute, Juin 2020, Vol. 8, n° 2, p. 246. DOI 10.3390/vaccines8020246
- RAVINDRA, J. P., RAWLINGS, N. C., EVANS, A. C. O. et ADAMS, G. P. Ultrasonographic study of ovarian follicular dynamics in ewes during the oestrous cycle. *Reproduction* [en ligne]. Bioscientifica Ltd, Juillet 1994, Vol. 101, n° 2, p. 501-509. DOI 10.1530/jrf.0.1010501
- REINHARDT, S., SCOTT, I. et SIMPSON, H. V. Neutrophil and eosinophil chemotactic factors in the excretory/secretory products of sheep abomasal nematode parasites NCF and ECF in abomasal nematodes. *Parasitology Research*. 2011, Vol. 109, n° 3, p. 627-635
- RICORDEAU, G., TCHAMITCHIAN, L., BRUNEL, J. C., NGUYEN, T. C. et FRANÇOIS, Dominique. La gestion des populations. La race ovine INRA 401 : un exemple de souche synthétique. *Productions animales*. 1992, Vol. 1992, p. 255-262
- RIGGIO, V., PONG-WONG, R., SALLÉ, G., USAI, M.G., CASU, S., MORENO, C. R., MATIKA, O. et BISHOP, S. C. A joint analysis to identify loci underlying variation in nematode resistance in three European sheep populations. *Journal of Animal Breeding and Genetics - Wiley Online Library* [en ligne]. 2014, Vol. 131, n° 6. [Consulté le 21 novembre 2020]. Disponible à l'adresse : <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/jbg.12071>
- ROEBER, Florian, JEX, Aaron R. et GASSER, Robin B. Impact of gastrointestinal parasitic nematodes of sheep, and the role of advanced molecular tools for exploring epidemiology and drug resistance - an Australian perspective. *Parasites & Vectors* [en ligne]. Décembre 2013, Vol. 6, n° 1, p. 1-13. DOI 10.1186/1756-3305-6-153
- ROELANTS, G E, FUMOUX, F, PINDER, M, QUEVAL, R, BASSINGA, A et AUTHIÉ, E. Identification and selection of cattle naturally resistant to African trypanosomiasis. *Acta tropica*. Mars 1987, Vol. 44, n° 1, p. 55-66
- ROSATI, A, MOUSA, E, VAN VLECK, L. D et YOUNG, L. D. Genetic parameters of reproductive traits in sheep. *Small Ruminant Research* [en ligne]. Janvier 2002, Vol. 43, n° 1, p. 65-74. DOI 10.1016/S0921-4488(01)00256-5

- ROSE, H., RINALDI, L., BOSCO, A., MAVROT, F., DE WAAL, T., SKUCE, P., CHARLIER, J., TORGERSON, P.R., HERTZBERG, H., HENDRICKX, G., VERCRUYSSSE, J. et MORGAN, E. R. Widespread anthelmintic resistance in European farmed ruminants : a systematic review. *Veterinary Record* [en ligne]. 2015, n° 176. DOI doi: 10.1136/vr.102982
- RUPP, R., HUAU, C., CAILLAT, H., FASSIER, T., BOUVIER, F., PAMPOUILLE, E., CLÉMENT, V., PALHIÈRE, I., LARROQUE, H., TOSSER-KLOPP, G., JACQUIET, P. et RAINARD, P. Divergent selection on milk somatic cell count in goats improves udder health and milk quality with no effect on nematode resistance. *Journal of Dairy Science* [en ligne]. Juin 2019, Vol. 102, n° 6, p. 5242-5253. DOI 10.3168/jds.2018-15664
- SACCAREAU, Mathilde, SALLÉ, Guillaume, ROBERT-GRANIÉ, Christèle, DUCHEMIN, Tom, JACQUIET, Philippe, BLANCHARD, Alexandra, CABARET, Jacques et MORENO, Carole R. Meta-analysis of the parasitic phase traits of *Haemonchus contortus* infection in sheep. *Parasites & Vectors* [en ligne]. Décembre 2017, Vol. 10, n° 1, p. 1-14. DOI 10.1186/s13071-017-2131-7
- SALLÉ, G., DEISS, V., MARQUIS, C., TOSSER-KLOPP, G., CORTET, J., SERREAU, D., KOCH, C., MARCON, D., BOUVIER, F., JACQUIET, P., HOLROYD, N., BLANCHARD, A., COTTON, J. A., MIALON, M. M. et MORENO-ROMIEUX, C. Strongyle-resistant sheep express their potential across environments and leave limited scope for parasite plasticity. *bioRxiv* [en ligne]. Juin 2020, p. 2020.06.19.161729. DOI 10.1101/2020.06.19.161729
- SALLÉ, G., JACQUIET, P., GRUNER, L., CORTET, J., SAUVÉ, C., PRÉVOT, F., GRISEZ, C., BERGEAUD, J. P., SCHIBLER, L., TIRCAZES, A., FRANÇOIS, D., PERY, C., BOUVIER, F., THOULY, J. C., BRUNEL, J. C., LEGARRA, A., ELSEN, J. M., BOUIX, J., RUPP, R. et MORENO, C. R. A genome scan for QTL affecting resistance to *Haemonchus contortus* in sheep. *Journal of Animal Science* [en ligne]. Décembre 2012, Vol. 90, n° 13, p. 4690-4705. DOI 10.2527/jas.2012-5121
- SCARAMUZZI, R. J., BAIRD, D. T., CAMPBELL, B. K., DRIANCOURT, M.-A., DUPONT, J., FORTUNE, J. E., GILCHRIST, R. B., MARTIN, G. B., MCNATTY, K. P., MCNEILLY, A. S., MONGET, P., MONNIAUX, D., VIÑOLES, C., WEBB, R., SCARAMUZZI, R. J., BAIRD, D. T., CAMPBELL, B. K., DRIANCOURT, M.-A., DUPONT, J., FORTUNE, J. E., GILCHRIST, R. B., MARTIN, G. B., MCNATTY, K. P., MCNEILLY, A. S., MONGET, P., MONNIAUX, D., VIÑOLES, C. et WEBB, R. Regulation of folliculogenesis and the determination of ovulation rate in ruminants. *Reproduction, Fertility and Development* [en ligne]. CSIRO PUBLISHING, Avril 2011, Vol. 23, n° 3, p. 444-467. DOI 10.1071/RD09161
- SELEMON, M. Review on control of *Haemonchus contortus* in sheep and goat. *Journal of Veterinary Medicine and Research*. 2018, Vol. 5, n° 5, p. 1139
- SILVA, B.F., AMARANTE, M.R.V., CARRIJO-MAUAD, J.R. et AMARANTE, A. F. T. Vertical migration of *Haemonchus contortus* third stage larvae on *Brachiaria decumbens* grass. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Novembre 2008, Vol. 158, n° 1-2, p. 85-92. DOI 10.1016/j.vetpar.2008.08.009
- SKLIAROV, Pavlo, PÉREZ, Carlos, PETRUSHA, Valerii, FEDORENKO, Sergij et BILYI, Dmytro. Induction and synchronization of oestrus in sheep and goats. *Journal of Central European Agriculture* [en ligne]. Mars 2021, Vol. 22, n° 1, p. 39-53. DOI 10.5513/JCEA01/22.1.2939
- SPEAKMAN, John R. et GARRATT, Michael. Oxidative stress as a cost of reproduction: Beyond the simplistic trade-off model. *BioEssays* [en ligne]. 2014, Vol. 36, n° 1, p. 93-106. DOI 10.1002/bies.201300108

- SWARNKAR, Chander Prakash, SINGH, Dharendra, KUMAR, Sushil, MISHRA, Awadhesh et ARORA, A.L. Study on Malpura sheep selected for resistance to *Haemonchus contortus*. *Indian Journal of Animal Sciences*. Juin 2009, Vol. 79, p. 577-581
- TEREFE, G., LACROUX, C., ANDREOLETTI, O., GRISEZ, C., PREVOT, F., BERGEAUD, J. P., PENICAUD, J., ROUILLON, V., GRUNER, L., BRUNEL, J. C., FRANCOIS, D., BOUIX, J., DORCHIES, P. et JACQUIET, P. Immune response to *Haemonchus contortus* infection in susceptible (INRA 401) and resistant (Barbados Black Belly) breeds of lambs. *Parasite Immunology* [en ligne]. Août 2007, Vol. 29, n° 8, p. 415-424. DOI 10.1111/j.1365-3024.2007.00958.x
- THÉRIAULT, M., CASTONGUAY, F., CAMERON, J. et ELEMENT-BOULIANNE, C. *Exploitation de la lumière naturelle dans les programmes de photopériode pour maîtriser la reproduction des ovins*. Projet réalisé dans le cadre du programme Recherche appliquée, innovation et transfert technologique du CDAQ n°Projet #6266. [S. l.] : Centre d'expertise en production ovine du Québec (CEPOQ), 2011
- TONTINI, Jalise Fabíola, POLI, Cesar Henrique Espírito Candal, BREMM, Carolina, CASTRO, Juliane Machado de, FAJARDO, Neuza Maria, SAROUT, Bruna Nunes Marsiglio et CASTILHOS, Zélia Maria de Souza. Distribution of infective gastrointestinal helminth larvae in tropical erect grass under different feeding systems for lambs. *Tropical Animal Health and Production* [en ligne]. Août 2015, Vol. 47, n° 6, p. 1145-1152. DOI 10.1007/s11250-015-0841-4
- TORRES-ACOSTA, J.F.J. et HOSTE, H. Alternative or improved methods to limit gastrointestinal parasitism in grazing sheep and goats. *Small Ruminant Research* [en ligne]. Juillet 2008, Vol. 77, n° 2-3, p. 159-173. DOI 10.1016/j.smallrumres.2008.03.009
- TORRES-ACOSTA, J.F.J., MENDOZA-DE-GIVES, P., AGUILAR-CABALLERO, A.J. et CUÉLLAR-ORDAZ, J.A. Anthelmintic resistance in sheep farms: Update of the situation in the American continent. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Septembre 2012, Vol. 189, n° 1, p. 89-96. DOI 10.1016/j.vetpar.2012.03.037
- TOURNADRE, Hervé, PELLICER-RUBIO, Maria-Teresa et BOCQUIER, François. Maîtriser la reproduction en élevage ovin biologique : influence de facteurs d'élevage sur l'efficacité de l'effet bélier. *Innovations Agronomiques*. 2009, Vol. 4, p. 85
- TRAVERSA, D. et VON SAMSON-HIMMELSTJERNA, G. Anthelmintic resistance in sheep gastro-intestinal strongyles in Europe. *Small Ruminant Research* [en ligne]. Février 2016, Vol. 135, p. 75-80. DOI 10.1016/j.smallrumres.2015.12.014
- TURNER, H. N. et YOUNG, S. S. Y. Quantitative genetics in sheep breeding. *Quantitative genetics in sheep breeding*. [en ligne]. 1969. [Consulté le 24 mai 2021]. Disponible à l'adresse : <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19690104275>
- V. LENTH, Russel. Least-Squares Means: The {R} Package {lsmeans}. *Journal of Statistical Software* [en ligne]. 2016, Vol. 69, n° 1, p. 1-33. DOI 10.18637/jss.v069.i01
- VANIMISSETTI, H. B., ANDREW, S. L., ZAJAC, A. M. et NOTTER, D. R. Inheritance of fecal egg count and packed cell volume and their relationship with production traits in sheep infected with *Haemonchus contortus*. *Journal of Animal Science* [en ligne]. Juin 2004, Vol. 82, n° 6, p. 1602-1611. DOI 10.2527/2004.8261602x
- VAN WETTERE, William H. E. J., KIND, Karen L., GATFORD, Kathryn L., SWINBOURNE, Alyce M., LEU, Stephan T., HAYMAN, Peter T., KELLY, Jennifer M., WEAVER, Alice C., KLEEMANN, David O. et WALKER, Simon K. Review of the impact of heat stress on reproductive performance of sheep. *Journal of Animal Science and Biotechnology* [en ligne]. Février 2021, Vol. 12, n° 1, p. 26. DOI 10.1186/s40104-020-00537-z
- VEGLIA, Frank. *The anatomy and life-history of Haemonchus contortus (Rud.)* [en ligne]. Technical Report. [S. l.] : Pretoria : Government Printer and Stationery Office, 1916.

- [Consulté le 5 décembre 2020]. Disponible à l'adresse :
<https://repository.up.ac.za/handle/2263/10471>
- VERDÚ, José R., CORTEZ, Vieyle, MARTINEZ-PINNA, Juan, ORTIZ, Antonio J., LUMARET, Jean-Pierre, LOBO, Jorge M., SÁNCHEZ-PIÑERO, Francisco et NUMA, Catherine. First assessment of the comparative toxicity of ivermectin and moxidectin in adult dung beetles: Sub-lethal symptoms and pre-lethal consequences. *Scientific Reports* [en ligne]. Octobre 2018, Vol. 8, n° 1, p. 1-9. DOI 10.1038/s41598-018-33241-0
- VERDÚ, J.R, LOBO, J.M., SÁNCHEZ-PIÑERO, F., GALLEGO, B., NUMA, C., LUMARET, J.-P., CORTEZ, V., ORTIZ, A.J., TONELLI, M., GARCÍA-TEBA, J.P., REY, A., RODRÍGUEZ, A. et DURÁN. Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. *Science of The Total Environment* [en ligne]. Mars 2018, Vol. 618, p. 219-228. DOI 10.1016/j.scitotenv.2017.10.331
- VIÑALES, C, FORSBERG, M, BANCHERO, G et RUBIANES, E. Effect of long-term and short-term progestagen treatment on follicular development and pregnancy rate in cyclic ewes. *Theriogenology* [en ligne]. Mars 2001, Vol. 55, n° 4, p. 993-1004. DOI 10.1016/S0093-691X(01)00460-5
- WANG, Andrew, LUAN, Harding H. et MEDZHITOV, Ruslan. An evolutionary perspective on immunometabolism. *Science* [en ligne]. American Association for the Advancement of Science, Janvier 2019, Vol. 363, n° 6423. [Consulté le 26 juillet 2021]. DOI 10.1126/science.aar3932
- WANG, T., VINEER, H. R., MORRISON, A., VAN WYK, J.A., BOLAJOKO, M.-B., BARTLEY, D. J. et MORGAN, E. R. Microclimate has a greater influence than macroclimate on the availability of infective *Haemonchus contortus* larvae on herbage in a warmed temperate environment. *Agriculture, Ecosystems & Environment* [en ligne]. Octobre 2018, Vol. 265, p. 31-36. DOI 10.1016/j.agee.2018.05.029
- WILLIAMS, Andrew R. Immune-mediated pathology of nematode infection in sheep – is immunity beneficial to the animal? *Parasitology* [en ligne]. Cambridge University Press, Avril 2011, Vol. 138, n° 5, p. 547-556. DOI 10.1017/S0031182010001654
- WINDON, R.G. Genetic control of resistance to helminths in sheep. *Veterinary Immunology and Immunopathology* [en ligne]. Novembre 1996, Vol. 54, n° 1-4, p. 245-254. DOI 10.1016/S0165-2427(96)05710-8
- WOOLASTON, R. R. et PIPER, L. R. Selection of Merino sheep for resistance to *Haemonchus contortus*: genetic variation. *Animal Science* [en ligne]. Cambridge University Press, Juin 1996, Vol. 62, n° 3, p. 451-460. DOI 10.1017/S1357729800014995
- ZAJAC, A. M. Gastrointestinal Nematodes of Small Ruminants: Life Cycle, Anthelmintics, and Diagnosis. *Veterinary Clinics of North America: Food Animal Practice* [en ligne]. Novembre 2006, Vol. 22, n° 3, p. 529-541. DOI 10.1016/j.cvfa.2006.07.006
- ZUUR, Alain F., IENO, Elena N., WALKER, Neil J., SAVELIEV, Anatoly A. et SMITH, Graham M. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer. [S. 1.] : [s. n.], 2009
- ZVINOROVA, PI, HALIMANI, TE, MUCHADEYI, FC, MATIKA, O., RIGGIO, V. et DZAMA, K. Breeding for resistance to gastrointestinal nematodes – the potential in low-input/output small ruminant production systems. *Veterinary Parasitology* [en ligne]. Juillet 2016, Vol. 225, p. 19-28. DOI 10.1016/j.vetpar.2016.05.015
- He C., Holme J., Anthony J. (2014) SNP Genotyping: The KASP Assay. In: Fleury D., Whitford R. (eds) *Crop Breeding. Methods in Molecular Biology (Methods and Protocols)*, vol 1145. Humana Press, New York, NY. <https://doi.org/10.1007/978-1->

4939-0446-4_7 [en ligne]. [s. d.]. [Consulté le 22 novembre 2020]. DOI 10.1007/978-1-4939-0446-4_7

Organisme de sélection - Reproduction ovine et brebis - Geode [en ligne]. [s. d.].

[Consulté le 12 juillet 2021]. Disponible à l'adresse :

<https://www.geodesheep.com/fr/organisme-de-selection.html>

parametres de reproduction chez les ovins. Dans : *Agronomie* [en ligne]. 17 juillet 2016.

[Consulté le 12 juillet 2021]. Disponible à l'adresse :

<https://agronomie.info/fr/parametres-de-reproduction-chez-ovins/>

Rudiments de la reproduction et des taux de conception chez les ovins [en ligne]. [s. d.].

[Consulté le 12 juillet 2021]. Disponible à l'adresse :

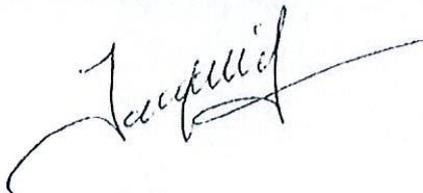
<http://www.omafra.gov.on.ca/french/livestock/sheep/facts/12-038.htm#4>

AGREMENT SCIENTIFIQUE

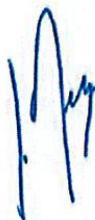
En vue de l'obtention du permis d'imprimer de la thèse de doctorat vétérinaire

Je soussignée, Philippe JACQUIET, Enseignant-chercheur, de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, directeur de thèse, certifie avoir examiné la thèse de **DROUGARD Annabelle** intitulée « **Evaluation des paramètres reproducteurs de brebis Romanes expérimentalement sélectionnées sur leur résistance aux strongles gastro-intestinaux, et corrélation à la résistance ou sensibilité génétique aux strongles gastro-intestinaux** » et que cette dernière peut être imprimée en vue de sa soutenance.

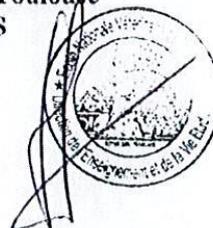
Fait à Toulouse, le 03/11/2021
Enseignant-chercheur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
Professeur Philippe JACQUIET



Vu :
Le Président du jury
Professeur Gilles MEYER



Vu :
Le Directeur de l'Ecole Nationale
Vétérinaire de Toulouse
M. Pierre SANS



Vu et autorisation de l'impression :
Le Président de l'Université Paul
Sabatier
Monsieur Jean-Marc BROTO
Par délégation, le Doyen de la faculté de
Médecine de Toulouse-Rangueil
Monsieur Elie SERRANO



Mme DROUGARD Annabelle
a été admis(e) sur concours en : 2016
a obtenu son diplôme d'études fondamentales vétérinaires le: 06/07/2020
a validé son année d'approfondissement le: 15/07/2021
n'a plus aucun stage, ni enseignement optionnel à valider.



NOM : DROUGARD

PRENOM : ANNABELLE

TITRE : Evaluation des paramètres reproducteurs de brebis Romanes expérimentalement sélectionnées sur leur résistance aux strongles gastro-intestinaux, et corrélation à la résistance ou sensibilité génétique aux strongles gastro-intestinaux

RESUME

La fertilité et la prolificité de trois générations de brebis Romanes sélectionnées en conditions expérimentales sur leur résistance ou leur sensibilité à *Haemonchus contortus*, ont été étudiées. La prolificité était significativement différente entre les deux lignées, en faveur de la lignée résistante. Ce résultat semble imputable à une différence significative de prolificité au sein de la génération G2 en particulier, qui présente la plus forte divergence des lignées. La fertilité en première mise à la reproduction était significativement différente entre les brebis des deux lignées au sein de la génération G0, en faveur des brebis de la lignée résistante. Une différence significative de fertilité a été notée entre les brebis des générations G1 et G2, en faveur de cette dernière, et pourrait être expliquée par des différences de conduite. En deuxième mise à la reproduction, aucune différence significative de fertilité n'a été notée, ni entre les générations ni selon la lignée.

MOTS-CLES

Brebis, Romanes, lignée divergente, sensibilité, résistance, *Haemonchus contortus*, fertilité, prolificité

TITLE : Evaluation of reproductive parameters of Romane ewes, experimentally selected on their resistance to gastrointestinal strongyles, and correlation with genetic resistance or sensibility to gastrointestinal strongyles

ABSTRACT

The fertility and prolificacy of three generations of Romane ewes selected under experimental conditions for their resistance or sensitivity to *Haemonchus contortus* were studied. The prolificacy was significantly different between the two lines, in favor of the resistant line. This result appears to be attributable to a significant difference in prolificacy within the G2 generation in particular, which exhibits the greatest lineage divergence. Fertility at first breeding was significantly different between ewes of the two lines within the G0 generation, in favor of ewes of the resistant line. A significant difference in fertility was noted between ewes of the G1 and G2 generations, in favor of the latter, and could be explained by differences in management. In second breeding, no significant difference in fertility was noted, neither between generations nor by lineage.

KEYWORDS

Ewes, Romane, divergent lineage, sensitivity, resistance, *Haemonchus contortus*, fertility, prolificacy