THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Institut National Polytechnique de Toulouse (Toulouse INP)

Discipline ou spécialité :

Pathologie, Toxicologie, Génétique et Nutrition

Présentée et soutenue par :

Mme CLAIRE DUGUE

le vendredi 18 décembre 2020

Titre :

Relations entre le risque d'odeur de verrat et les caractères d'intérêt chez le verrat et le porc charcutier

---

Ecole doctorale :

Sciences Ecologiques, Vétérinaires, Agronomiques et Bioingénieries (SEVAB)

Unité de recherche :

Génétique, Physiologie et Systèmes d'Elevage (GENPHYSE)

Directeur(s) de Thèse :

MME CATHERINE LARZUL

Rapporteurs :

Mme ISABELLE LOUVEAU, INRA SAINT GILLES

Mme LOTTA RYDHMER, SWEDISH UNIV OF AGRICULTURAL SCIENCES

Membre(s) du jury :

M. STEPHANE FABRE, INRA TOULOUSE, Président

M. JEAN-PIERRE BIDANEL, INRA JOUY EN JOSAS, Membre

Mme CATHERINE LARZUL, INRA TOULOUSE, Membre

Remerciements

En premier lieu, je voudrais remercier ma directrice de thèse, le Docteur Catherine Larzul, pour m'avoir fait confiance et m'avoir formée patiemment tout au long de cette thèse. Je savoure ma chance d'avoir pu profiter d'un encadrement d'une telle qualité.

Je souhaite également remercier le Docteur Isabelle Louveau et le Professeur Lotta Rydhmer pour avoir accepté d'être rapporteurs et les Docteurs Stéphane Fabre et Jean-Pierre Bidanel pour avoir accepté d'être membres du jury.

J'adresse mes remerciements aux membres de mon comité de thèse, Marie-José Mercat pour ses réponses toujours rapides, complètes et bienveillantes à mes très nombreuses questions, Giuseppe Bee pour sa sympathie, l'apport de son regard extérieur au projet et son soutien lors des différents évènements du COST IPEMA et Armelle Prunier pour son expertise en matière d'odeur de verrat et de reproduction. Merci aux membres du projet AROME pour m'avoir accueillie, conseillée et fait confiance. Je voudrais remercier les membres de la station expérimentale GenESI et particulièrement Doryan Grivault pour avoir élevé et phénotypé les verrats du projet avec soin et attention et pour m'avoir accueillie et aidée. Merci également aux membres des OSP et CIA qui ont accepté de faire de nombreux efforts pour le bien du projet.

Je voudrais remercier l'unité GenPhySE pour son accueil pendant mon stage de Master puis pour ce travail de thèse. Merci aux membres de l'équipe ModGen et tout particulièrement à Céline Carillier pour sa bienveillance et son accompagnement dans le projet et à Ingrid David qui m'a gentiment ouvert les portes du monde mystérieux des modèles linéaires mixtes.

Je suis reconnaissante aux membres du COST IPEMA et plus particulièrement à Michel Bonneau. Le COST m'a permis de me former, de présenter mes travaux et de rencontrer un grand nombre de chercheurs de toute l'Europe réunis autour d'un sujet qui nous tient à cœur : l'arrêt de la castration et l'élevage de porcs mâles entier.

Un grand merci à mes collègues devenus amis : Tiphaine et Harmony (les membres de mon trio), Gaëlle, Audrey (ma petite sœur de thèse), Vanille, Sophie, Océane, Maxime et le petit nouveau, Quentin. Un merci tout particulier à la Grande Prêtresse de R, sans qui je serais toujours bloquée sur mon tout premier script. Merci à Mathieu, Célia et Cyril de me supporter depuis tant d'années.

Et évidemment, un très grand merci à mes parents, à mon frère et à mes sœurs, merci de me soutenir et de me supporter depuis le tout début. Merci à Cris et à Pierrot d'avoir intégré cette famille et de participer à son épanouissement. Merci à mes cousins Soussou, Maxou et Poupoune de m'avoir accueillie et réconfortée lors de mes expéditions à Paris. Et merci à mon neveu LUCA, notre ancêtre à tous, sans qui personne n'aurait jamais pu faire de thèse.

Grozeille, Microzeille, Naïllie, Willow, Biizou, Naëlle, Bioumii, Welynn, Etore, TOM Pouce et le Bien-aimé Fou, merci pour le bonheur que vous m'apportez et merci de m'aider à me remettre en question au quotidien.

Un bébé est arrivé à l'INRA il y a un peu plus de trois ans et, grâce à vous tous, le bébé a pu grandir et est devenu Docteur.

« *N'oublie jamais, celui qui croit savoir n'apprend plus.* » P. Bottero

Table des matières

Liste des tableaux ..... *v*

Liste des figures ..... *vii*

Liste des abréviations ..... *ix*

Publications scientifiques et communications ..... *xi*

Publications xi

Communications orales et posters xi

1. Introduction générale 1

1.1 Introduction 3

1.2 Contexte scientifique 5

1.2.1 Présentation de l'odeur de verrat 5

1.2.1.1 Sensibilité dans la population 6

1.2.1.2 Pourcentage des porcs atteints 6

1.2.1.3 Utilisation des carcasses odorantes 7

1.2.1.4 Méthodes de détection ou de prédiction 8

1.2.1.5 Métabolisme de l'androsténone 9

1.2.1.6 Métabolisme du scatol 12

1.2.2 Comment réduire le risque d'odeur de verrat 13

1.2.2.1 Castration chirurgicale 13

1.2.2.2 Immunocastration 16

1.2.2.3 Edition du génome 18

1.2.2.4 Tri de la semence 19

1.2.2.5 Castration chimique et gestion de l'odeur de verrat par injection d'hormones 20

1.2.3 Elevage de mâles entiers 21

1.2.3.1 Age d'abattage 22

1.2.3.2 Alimentation et système d'élevage 22

1.2.3.3 Sélection génétique 23

1.2.3.4 Gestion des comportements agonistes ou de monte 25

1.2.4 Relations entre odeur de verrats et performance 27

1.2.4.1 Croissance, efficacité alimentaire et qualité de viande des différents types sexuels 27

1.2.4.2 Relations entre odeur de verrat et comportement 30

1.2.5 Reproduction des verrats et relations avec l'odeur de verrat 31

1.2.5.1 L'utilisation des verrats reproducteurs en élevage porcin 31

1.2.5.2 Facteurs de variation des caractéristiques de la semence 32

1.2.5.2.1 Effets de l'environnement sur les caractéristiques de la semence 34

1.2.5.2.2 Effets de la conduite d'élevage sur les caractéristiques de la semence 35

1.2.5.2.3 Effets liés à l'animal sur les caractéristiques de la semence 37

1.2.5.3 Les stéroïdes sexuels chez les verrats 38

1.3 But de la thèse et méthodes utilisées 41

2. Première étude : estimation des paramètres génétiques entre le risque d'odeur de verrat et les caractères de performances et de comportement chez les porcs charcutiers. 43

3. Deuxième étude : Développement de la puberté et risque d'odeur de verrat 65

3.1 Préparation des données 68

3.1.1 Biopsies de gras dorsal 69

3.1.2 Dosages hormonaux 70

3.1.3 Caractéristiques de la semence 71

3.2 Article scientifique 72

4. Troisième étude : Effets du risque d'odeur de verrat sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière 105

4.1 Préparation des données 108

4.2 Article scientifique 111

4.3 Résultats supplémentaires 133

5. Discussion générale 137

5.1 L'œstradiol comme proxy de l'androsténone 140

5.2 Effets d'une sélection contre l'androsténone sur les porcs charcutiers 140

5.3 Effets d'une sélection contre l'androsténone sur les verrats 143

5.3.1 Effets potentiels de la sélection sur le débourrage et la durée de carrière 143

5.3.2 Effets potentiels de la sélection sur un indicateur du stress chronique et la relation à l'homme.. 145

5.3.3 Effets potentiels de la sélection sur les caractéristiques de la semence 146

6. Conclusion générale 149

Références bibliographiques 153

Résumé 166

Abstract 166

Liste des tableaux

Tableau 1 - Présentation des méthodes de gestion de la douleur lors de la castration des porcelets, d'après un rapport de la Commission Européenne 2016.

Tableau 2 - Facteurs environnementaux influençant les comportements agonistes, d'après Backus et al., 2016.

Tableau 3 – Comparaison des performances entre porcs immunocastrés (IC), porcs castrés chirurgicalement (PC) et mâles entiers (EM), d'après Poulsen Nautrup et al., 2018**.**

Tableau 4 – Comparaison des performances de croissance, de la carcasse et de la qualité de la viande entre porcs immunocastrés, porcs castrés chirurgicalement et mâles entiers, d'après Batorek et al., 2012.

Liste des figures

Figure 1 – Accumulation de l'androsténone et du scatol dans le tissu adipeux.

Figure 2 – Métabolisme de l'androsténone dans les testicules, d'après Parois et al., 2018.

Figure 3 – Devenir de l'androsténone.

Figure 4 – Métabolisme du scatol dans le tube digestif.

Figure 5 - Fonctionnement du vaccin Improvac® d'après Čandek-Potokar et al., 2017.

Figure 6 – Édition du génome, d'après Kurtz and Petersen, 2019.

Figure 7 – Devenir du scatol.

Figure 8 – Variabilité de la concentration en androsténone et en scatol du tissu adipeux dans différents types génétiques.

Figure 9 – Évolution du taux de mâles entiers odorants dans les abattoirs Cooperl, source : www.nucleus-sa.com.

Figure 10 – Représentation schématique de la spermatogénèse chez les mammifères (d'après Yan Cheng 2010).

Figure 11 – Schéma des prélèvements et mesures réalisées en station expérimentale sur chaque verrat.

Figure 12 – Relations entre androsténone dans le gras et œstradiol plasmatique selon le volume de l'échantillon de gras liquide.

Figure 13 – Relations entre les concentrations plasmatiques en testostérone dans la veine saphène et dans la veine jugulaire.

Figure 14 – Relations entre les concentrations plasmatiques en œstradiol dans la veine saphène et dans la veine jugulaire.

Figure 15 – Cercle des corrélations tracé pour le premier plan de l'analyse en composantes principales (axes 1 et 2) incluant les caractéristiques de la semence.

Figure 16 – Corrélations (de Pearson au-dessus de la diagonale et de Spearman en dessous de la diagonale) entre les différentes variables étudiées.

Figure 17 – Effets de l'intervalle de collecte sur les caractéristiques de la semence.

Figure 18 – Effets du mois sur les caractéristiques de la semence pour les groupes A et B.

Figure 19 – Effet du score de larme en sortie de quarantaine sur le nombre de spermatozoïdes pour le groupe B.

Figure 20 – Effet du test de relation homme-animal sur la concentration en spermatozoïdes pour le groupe A.

Figure 21 – Effet du test de relation homme-animal sur la durée de carrière des verrats pour le groupe B.

Liste des abréviations

3β-HSD : 3β-Hydroxy-Stéroïde Déshydrogénase

ACP : Analyse en Composantes Principales

ACTG2 : Gamma-Actinin2

ACTN1 : Alpha-Actinin 1

ADN : Acide Désoxyribonucléique

CIA : Centre d'Insémination Artificielle

CO_2 : Dioxyde de carbone

COST : European Cooperation in Science and Technology

CRISPR : Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats

CYP : Cytochrome

EFSA : Autorité européenne de sécurité des aliments

EM : Mâle entier

ESR : Oestrogen Receptor

FSH : Folliculo-Stimulating Hormone

GC : Gaz Chromatography

GFS : Genossenschaft zur Förderung der Schweinehaltung

GnRH : Gonadotrophin-Releasing hormone

GNRHR : Gonadotropin Releasing Hormone Receptor

GPX-5 : Glutathione Peroxidase 5

h^2 : Héritabilité

HPLC : High-Performance Liquid Chromatography

IC : Porc Immunocastré

IGFBP : Insulin-Like Growth Factor-Binding Protein

IGF-I : Insulin-Like Growth Factor-1

IgG : Immunoglobuline G

INH : Inhibin

IPEMA : Innovative Approaches for Pork Production with Entire Males

KISS1R : KISS1 Receptor

LDTD : Laser Diode Thermal Desorption

LH : Luteinizing Hormone

N_2O : Protoxyde d'azote

O_2 : Dioxygène

OSP : Organisme de Sélection Porcine

PC : Porc castré chirurgicalement

pH : Potentiel Hydrogène

REML : Restricted Maximum Likelihood

r_g : Corrélation génétique

RHA : Test de Relation Homme-Animal

SDRP : Syndrome Dysgénésique et Respiratoire du Porc

SERS : Surface-Enhanced Raman Scatterings

SRY : Sex-determining Region of Y chromosome

TALEN : Transcription Activator-Like Effector Nuclease

UGT : Uridine-di-phosphate-Glucuro-nosylTransférase

VCE : Variance Component Estimation

Publications scientifiques et communications

Publications

- **Dugué, C.**, Prunier, A., Mercat, M.J., Monziols, M., Blanchet, B., Larzul, C., 2018. Genetic determinism of boar taint and relationship with meat traits. Advances in Animal Biosciences, 9(S1), S09. doi:10.1017/S2040470018000183
- **Dugué, C.**, Prunier, A., Mercat, M.J., Monziols, M., Blanchet, B., Larzul, C., 2020. Genetic determinism of boar taint and relationship with growth traits, meat quality and lesions. Animal. doi.org/10.1017/S1751731120000105
- **Dugué, C.**, Ferchaud, S., Grivault, D., Mercat, M.J., Boulot, S., Prunier, A., Larzul, C., 2020. Développement pubertaire des mâles entiers et risque d'odeur de verrat. Journées de la Recherche Porcine, 52, 31–36.

Communications orales et posters

- **Dugué, C.**, Larzul, C., Relationships between boar taint, libido and semen characteristics, Février 2020, réunion annuelle d'IPEMA – Innovative Approaches for Pork Production with Entire Males – COST action (CA 15215), Alghero, Italie. Présentation orale.
- **Dugué, C.**, Ferchaud, S., Grivault, D., Mercat, M.J., Boulot, S., Prunier, A., Larzul, C., Février 2020. Développement pubertaire des mâles entiers et risque d'odeur de verrat. 52 èmes Journées la Recherche Porcine, Paris, France.
- **Dugué, C.**, Prunier, A., Mercat, M.J., Monziols, M., Blanchet, B., Larzul, C., Genetic determinism of boar taint and relationship with meat traits. Aout 2018 – 69 ème réunion annuelle de l'Association Européenne de Zootechnie (EAAP), Dubrovnik, Croatie. Poster.
- **Dugué, C.**, Larzul, C., Genetic determinism of boar taint and relationship with meat traits, Février 2018, réunion annuelle d'IPEMA – Innovative Approaches for Pork Production with Entire Males – COST action (CA 15215), Oeiras, Portugal. Présentation orale.

I

Introduction générale



1.1 Introduction

En Europe, les animaux ont été considérés comme des biens meubles jusqu'en 1997. Depuis le traité d'Amsterdam (Union Européenne, 1997), ils sont reconnus comme des êtres sensibles. A partir de cette date, plusieurs directives européennes ont eu pour but d'améliorer la santé et le bien-être des animaux avec des obligations de moyen (ex : surface minimum à respecter) puis à partir de 2007 des obligations de résultats (ex : absence de pododermatite). De nombreuses pratiques anciennes qui nuisent au bien-être animal telles que l'attache des animaux, le gavage ou la castration des porcs sont maintenant remises en cause par la société et les réglementations et les filières envisagent leur interruption. Ainsi, dans le cas de la castration des porcs mâles dont on retrouve des traces dès la préhistoire (Pastoureau, 2011), la Commission Européenne a encouragé en 2010 l'abandon de cette pratique à l'horizon 2018, une déclaration en ce sens a été signée par les représentants des filières porcines européennes (Anonyme, 2010). Bien que l'objectif de l'arrêt de la castration chirurgicale à vif en Europe en 2018 n'ait pas été atteint, la proportion des porcs castrés diminue et est passée de 79,5% en 2006 (Fredriksen et al., 2009) à 61% en 2015 (De Briyne et al., 2016) soit environ 149 millions de porcs. Plusieurs pays européens sont en train de changer leur réglementation, en Allemagne par exemple, la loi pour la protection des animaux interdit la castration sans anesthésie des porcelets à partir de 2021 (Bundestag D. Drucksache 19/5522. 2018 d'après Brinke et al., 2020). En France, l'Arrêté du 24 février 2020 déclare l'interdiction de la castration à vif des porcelets à partir de Janvier 2022 (Anonyme, 2020).

La castration des porcelets est effectuée pour diminuer le risque d'odeur de verrat, un défaut de qualité de la viande présent chez certains porcs mâles entiers. La castration permet également de réduire la fréquence des comportements agonistes ou de monte, comportements qui peuvent causer des lésions et nuire au bien-être des animaux. Deux molécules sont les principales responsables de l'odeur de verrat. Il s'agit de l'androsténone, un stéroïde produit dans les testicules et du scatol, un composé odorant produit lors de la dégradation du tryptophane par les bactéries du tube digestif. Ces deux molécules lipophiles s'accumulent dans les tissus adipeux et donnent une odeur désagréable à la viande, la rendant impropre à la consommation (Claus et al., 1994). La Directive 2008/120/CE indique qu'en Europe, les porcs charcutiers mâles peuvent être castrés à vif par l'éleveur ou ses employés jusqu'à 7 jours d'âge. Passé cet âge, l'utilisation d'une analgésie est obligatoire (Anonyme, 2008). Cette pratique nuit fortement à la santé et au bien-être des porcelets (Prunier et al., 2006; Von Borell et al., 2009) et plusieurs alternatives existent. L'élevage de mâles entiers est l'alternative qui parait la plus intéressante sur le long terme bien qu'elle soit confrontée à plusieurs contraintes : augmentation des risques d'odeur de verrat et des comportements agonistes ou de monte et nécessité d'adaptation pour

les éleveurs (alimentation, élevages en sexes séparés…) et les abattoirs (modification des grilles tarifaires, contrôle des carcasses odorantes…).

L'accumulation de l'androsténone dans le gras étant très héritable (E. Grindflek et al., 2011; Parois et al., 2015a; Zamaratskaia, 2004) et les proportions d'androsténone et de scatol étant liées (Zamaratskaia et Squires, 2009), une sélection contre l'androsténone est possible et réduit le risque d'odeur de verrat. Ainsi, plusieurs organismes de sélection porcins ont produit des lignées à risque d'odeur réduit. Cependant la production d'androsténone est liée à celle d'autres stéroïdes (dont l'œstradiol et la testostérone) qui sont impliqués dans la croissance, la mise en place et le maintien des fonctions reproductrices et les comportements agonistes ou sexuels. Les potentiels effets d'une sélection contre l'odeur de verrat sur les caractères d'intérêts ont été peu étudiés. Le but de cette thèse est d'évaluer les effets d'une diminution de l'androsténone sur la performance des porcs charcutiers, la fréquence des comportements agonistes et les capacités de reproduction des verrats.

1.2 Contexte scientifique

1.2.1 Présentation de l'odeur de verrat

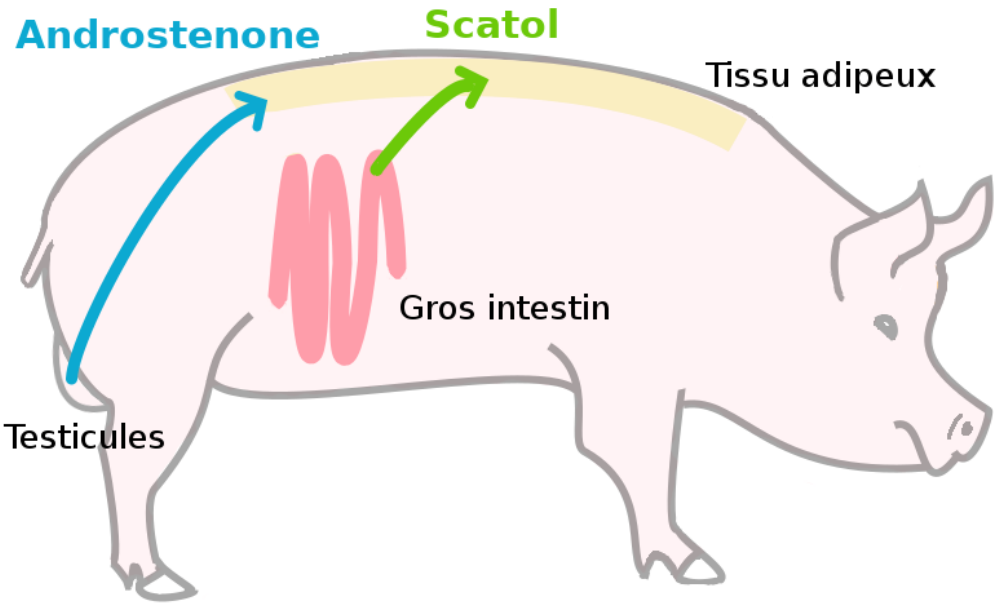


Figure 1 – Accumulation de l'androsténone et du scatol dans le tissu adipeux.

L'odeur de verrat est un défaut de qualité de la viande de porc qui présente, lorsque la viande est chauffée, une odeur de fèces ou d'urine à cause d'une concentration importante dans le gras de composés odorants. Ce défaut rend la viande impropre à la consommation et concerne les porcs mâles entiers. La solution la plus utilisée actuellement pour lutter contre l'odeur de verrat est la castration chirurgicale (De Briyne et al., 2016). Les deux principaux composés responsables de l'odeur de verrat sont l'androsténone (5a-androst-16-en-3-one), un stéroïde spécifique des mâles entiers découvert en 1968 (Patterson, 1968) et le scatol (3-methyl-indole) découvert en 1980 (Claus et al., 1994). L'odeur de verrat est une problématique qui concerne uniquement les porcs bien que l'androsténone soit retrouvé dans la transpiration humaine, la truffe et le céleri (Caunii et al., 2010; Marin et McDaniel, 1987; Zeng et al., 1991) et le scatol soit retrouvé dans les fèces des ruminants (ovins, bovins et caprins) chez qui il pose des problèmes de pneumo-toxicité en entrainant des dégradation et des nécroses des pneumocytes de type I et des cellules épithéliales bronchiolaires non ciliées (Deslandes et al., 2001). D'autres composés comme l'androstenol, l'indole et le 4-phenyl-3-buten-2-one sont potentiellement impliqués, dans une moindre mesure, dans l'odeur de verrat (Zamaratskaia et Squires, 2009).

L'androsténone et le scatol sont des molécules lipophiles qui s'accumulent de manière passive dans le gras externe et intramusculaire, cette accumulation est responsable de l'odeur de verrat (Figure 1). Ainsi il existe une corrélation forte entre la concentration en composés odorants du gras et la concentration en composés odorants de la viande (Wauters et al., 2016).

1.2.1.1 Sensibilité dans la population

L'androsténone n'est pas perçue par toute la population et peut être perçue différemment par les personnes sensibles. Ainsi les personnes considérées comme très sensibles qualifient l'odeur d'androsténone comme désagréable alors que certaines personnes peu sensibles la qualifient d'agréable (Bonneau et Chevillon, 2012; Labows et Wysocki, 1984)**.** On peut considérer que 45% de la population est sensible à l'androsténone, cependant on peut voir une grande variabilité selon les études avec des pourcentages de personnes non sensibles compris entre 7,6 et 75% (Font-i-Furnols, 2012). La variabilité est due à de nombreux facteurs dont des différences de méthodologie, des différences de sensibilité selon les pays (Font-i-Furnols, 2012), la génétique, le sexe, l'âge et l'entrainement. En effet les hommes et les individus âgés sont moins sensibles que les femmes et les individus plus jeunes (Bekaert et al., 2011). La perception de l'androsténone est également régie par la génétique de l'individu, ainsi une héritabilité de 28% a été estimée pour la sensibilité à l'androsténone (Knaapila et al., 2008) et il a été montré que les individus ayant un ou plusieurs allèles WM du récepteur OR7D4 ont une sensibilité à l'androsténone significativement plus basse que les individus homozygotes sur l'allèle RT. Le récepteur OR7D4 est identifié comme le récepteur majeur de l'androsténone chez l'homme (Keller et al., 2007; Lunde et al., 2012). Une étude de 1989 montre que la capacité à sentir l'androsténone peut apparaitre avec une mise en contact répétée chez les individus non sensibles (Wysocki et al., 1989). La perception de l'androsténone semble également liée à la présence ou à l'absence de scatol. En effet des individus sensibles à l'androsténone ne font pas la différence entre une viande haute ou basse en androsténone si le niveau de scatol est bas (Bonneau et Chevillon, 2012).

1.2.1.2 Pourcentage des porcs atteints

La proportion de porcs considérés comme « odorants » ou « à risque » est très variable. Parmi les facteurs de variation connus on trouve l'individu, le type génétique et le sexe de l'individu. Des différences de résultats entre les études peuvent également provenir des méthodes de détection ou d'estimation. Certaines études évaluent les verrats « odorants » grâce à un panel de personnes, entrainées ou non. La notion de verrat « à risque » est difficile à définir par seuil d'androsténone ou

de scatol, une étude européenne montre que l'acceptabilité de la viande semble ne pas avoir d'effet seuil mais qu'elle diminue lorsque la concentration en scatol et en androsténone augmente (Aluwé et al., 2018). L'acceptabilité de l'androsténone dépend également de la concentration en scatol ce qui complexifie d'autant plus la mise au point d'un seuil de tolérance (Mörlein et al., 2016). Une étude européenne réalisée dans 6 pays a montré que 29% (18-42%) des porcs ont une concentration élevée en androsténone (plus de 1,0 µg/g) et 11% (5-23%) ont une concentration élevée en scatol (plus de 0,25 µg/ g) (Walstra et al., 1999). Une étude plus récente réalisée aux Etats-Unis montre que 55,8% des mâles entiers ont plus de 1,0 µg/g d'androsténone dans le gras, contre moins de 1,8% pour les mâles castrés et que 34,2% des mâles entiers ont plus de 0,2 µg/g de scatol contre au maximum 1,7% des truies et des mâles castrés (Prusa et al., 2011). La même étude montre que 59,2% des mâles entiers sont qualifiés comme « odorants » par un panel entrainé. Le pourcentage de mâles entiers « odorants » ou « à risque » varie donc de 18 à 59,2%.

1.2.1.3 Utilisation des carcasses odorantes

La viande odorante doit être transformée de manière spécifique pour être consommée. Une augmentation de la proportion de carcasses odorantes aurait pour conséquence de diminuer les revenus des éleveurs (les abattoirs peuvent pratiquer une décote pour les carcasses de mâles entiers) et l'augmentation des quantités de viande odorante produites pourrait poser des problèmes pour leurs débouchés. L'utilisation de la viande odorante est un sujet très étudié. Ainsi différents procédés peuvent être utilisés pour masquer l'odeur de verrat : la friture, le fumage, la fermentation ou l'utilisation d'épices, d'herbes ou d'huiles essentielles permettent d'augmenter significativement l'acceptabilité de la viande odorante (Aaslyng et al., 2019 ; Martínez et al., 2016 ; Peñaranda et al., 2017 ; Šoji et al., 2018 ; Stolzenbach et al., 2009). La diversité des produits de charcuterie issus de mélanges de viandes (pâtés, rillettes, saucisses, saucissons, jambons recomposés etc.) permet également de diluer la viande odorante en la mélangeant à de la viande non odorante ce qui diminue la concentration en composés odorants du produit fini (Hemeryck et al., 2020). Ces différents procédés peuvent être utilisés pour valoriser la viande déclassée pour cause d'odeur de verrat lorsque l'odeur n'est pas trop forte pour être masquée. Cependant ces débouchés peuvent être limités dans le cas d'un arrêt total de la castration chirurgicale qui serait associé à une forte augmentation de la production de viande odorante. Le surcoût, pour l'abattoir, de l'abattage des mâles entiers est estimé entre 3,36 et 9,80€ par verrat (Aaslyng et al., 2019) en raison d'une différence de tendreté de la viande entre mâles entiers et mâles castrés et pour compenser le pourcentage de carcasses odorantes écartées de la vente. Le simple arrêt de la castration chirurgicale sans mesure compensatrice pour gérer l'odeur de verrat aurait donc un impact important sur toute la filière. La gestion de la destinée des carcasses odorantes nécessite leur détection à l'abattoir, ainsi, en France, aux Pays-Bas et en

Allemagne certains abattoirs ont mis en place un système de détection au « nez humain » directement sur la chaine d'abattage (von Ferneij et Chevillon, 2015), des méthodes de détection chimiques sont également possibles.

1.2.1.4 Méthodes de détection ou de prédiction

Connaitre la concentration en androsténone ou en scatol d'un individu est nécessaire dans trois cas : sur la chaine d'abattage pour les porcs charcutiers, à différents temps pour les porcs expérimentaux et à un âge le plus précoce possible pour les porcs en sélection.

Actuellement l'androsténone et le scatol se mesurent directement dans le tissu gras, généralement dans des prélèvements de gras dorsal effectués en abattoir ou lors de biopsies. Différentes méthodes sont utilisées pour l'analyse, la séparation se fait généralement par HPLC (High-Performance Liquid Chromatography) ou par GC (Gaz Chromatography), la détection se fait ensuite généralement par ultraviolets, fluorescence ou par spectrométrie de masse. L'androsténone peut également être mesuré par test immunologique via des anticorps spécifiques marqués. Ces différentes analyses sont longues et couteuses et peuvent manquer de spécificité (Haugen et al., 2012). L'HPLC et la spectrométrie de masse peuvent également être utilisés pour quantifier les composés odorants dans l'urine (Jacob et al., 2016) ou le plasma (Chen et al., 2010). Ces fluides sont plus faciles à obtenir chez les animaux vivants que le tissu adipeux cependant la longueur et les coûts élevés des analyses demeurent des contraintes importantes. Le statut de « porc odorant » peut-être donné suite aux analyses chimiques en fixant un seuil ou directement suite à une dégustation ou une analyse olfactive par un jury entrainé.

En abattoir, la détection des carcasses odorantes se fait actuellement par nez humain dans certains pays d'Europe. Plusieurs études sont en cours pour mettre en place des dosages chimiques des composés odorants dans le gras plus rapides et moins couteux qui pourraient être mis en place en abattoir, ainsi une équipe danoise propose une association de LDTD (Laser Diode Thermal Desorption) et de spectrométrie de masse qui permettrait d'analyser 2880 échantillons par jour pour 1€ par échantillon (Birkler et al., 2018). Deux équipes proposent une utilisation de SERS (Surface-Enhanced Raman Scattering) qui pourrait être transposé sur les lignes en abattoir grâce à des appareil portables (Liu et al., 2016; Sørensen et al., 2015). Un brevet a également été déposé en Grande Bretagne pour une technique qui utilise des capteurs pour mesurer indirectement la concentration en androsténone ou en scatol via la mesure de l'oxydation des cofacteurs dont l'oxydation dépend de la concentration en androsténone ou en scatol (Hart et al., 2016).

Dans le cadre de la sélection génétique, la réalisation de biopsie en routine est possible mais compliquée car douloureuse pour l'animal, jeunes animaux ont peu de gras ce qui rend l'analyse

difficile voire impossible et selon la réglementation de chaque pays la procédure peut demander l'intervention d'un vétérinaire. La mesure indirecte de l'androsténone du gras via des prédicteurs serait donc à privilégier. La concentration en androsténone dans le plasma est relativement faible et très variable au cours de la journée et l'androsténone a une forte affinité avec des molécules plasmatiques non spécifiques. Ainsi l'analyse de l'androsténone sanguin est difficile, elle nécessite un gros volume de sang (50 ml) et la variabilité au cours de la journée ne permet pas une corrélation forte avec la concentration en androsténone dans le gras. Ces différents éléments font de l'androsténone plasmatique un mauvais prédicteur de l'odeur de verrat (Haugen et al., 2012; Lundström 1978 d'après Parois, 2016). Les niveaux de production de l'œstradiol et de l'androsténone et l'œstradiol plasmatique et l'androsténone dans le gras étant très corrélés, l'œstradiol plasmatique a été proposé comme proxy de l'androsténone (Prunier et al., 2016; Robic et al., 2016).

1.2.1.5 Métabolisme de l'androsténone

L'androsténone ou 5α-androst-16-en-3-one est un stéroïde produit par les cellules de Leydig dans les testicules des verrats à partir du cholestérol sanguin (Annie Robic et al., 2014). L'androsténone n'a pas de fonction hormonale mais possède un rôle de phéromone en stimulant le comportement de reproduction des femelles. La production des stéroïdes dans les cellules de Leydig est soumise à la Gonadotrophin-Releasing Hormone (GnRH) via la Luteinizing Hormone (LH) et la Folliculo-Stimulating Hormone (FSH). Les voies de synthèse de l'androsténone sont décrites dans la figure 2. Quatre enzymes sont impliquées dans la synthèse de l'androsténone, le cytochrome P450scc dégrade le cholestérol en prégnénolone, précurseur d'autres stéroïdes comme la progestérone, la testostérone et les estrogènes. Le cytochrome P450c17 dégrade la prégnénolone en androstadiénol, la 3β-HSD (3β-Hydroxy-Stéroïde Déshydrogénase) transforme l'androstadiénol en androstadiénone qui est métabolisé par des 5α-réductases en androsténone. Il existe une voie minoritaire qui transforme la prégnénolone en progestérone qui est elle-même transformée en androstadiénol puis en androsténone. Ces enzymes sont également impliqués dans la synthèse d'autres stéroïdes dans les cellules de Leydig (Annie Robic et al., 2014).

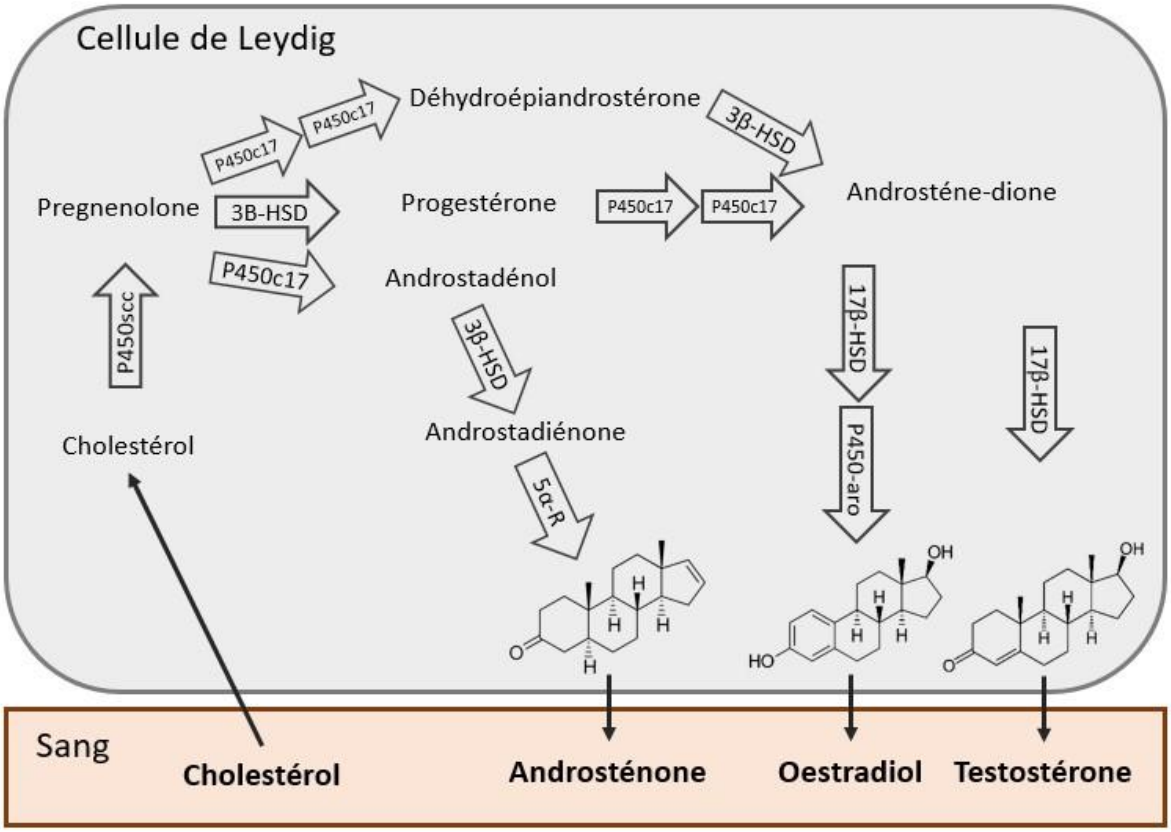


Figure 2 – Métabolisme de l'androsténone dans les testicules, d'après Parois et al., 2018.

La synthèse de l'androsténone et des autres stéroïdes sexuels est très influencée par la mise en place de la puberté et la maturation des organes reproducteurs (Bonneau et al., 1987). Une fois synthétisée dans les testicules, l'androsténone passe dans la circulation sanguine où elle reste majoritairement sous forme libre (Zamaratskaia et Squires, 2009) ou, de manière minoritaire, sous forme liée à des protéines sanguines non spécifiques. Une étude récente suggère que le transport de l'androsténone dans le sang serait facilité par l'albumine (Bone et al., 2019). La concentration en androsténone dans le plasma est variable d'un individu à l'autre avec des taux qui vont de 0,52 à 14,11 ng/ml pour des mâles entiers de 20 à 24 semaines (Zamaratskaia et al., 2004). Une variabilité de la concentration plasmatique en androsténone de 69% est visible pour un même individu au cours de la journée, elle a été décrite par Lundström en 1978 (d'après Parois, 2016) mais n'avait pas été observée lors d'une précédente étude (Andresen, 1975).

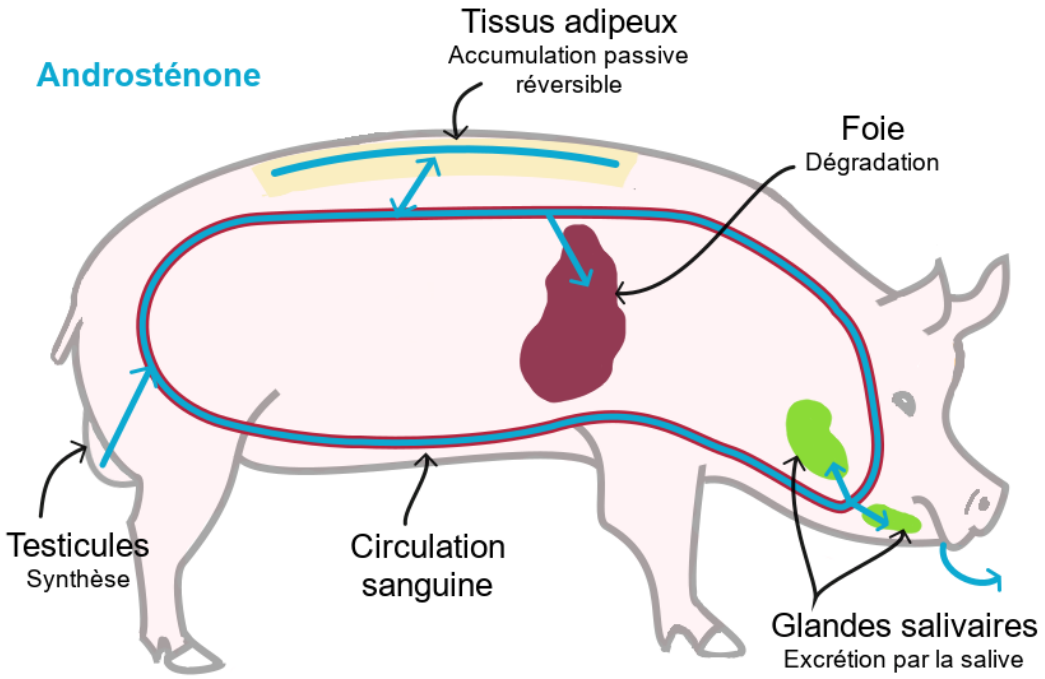


Figure 3 – Devenir de l'androsténone.

Le devenir de l'androsténone est multiple, une partie va être capté par les glandes salivaires pour être excrétée et jouer le rôle de phéromone (Figure 3). Une partie importante va être métabolisée, directement dans les testicules, par les hydroxy-stéroïdes Sulfotransferases (SULT2A1 et/ou SULTA2B1), ou dans le foie et une partie va s'accumuler dans le tissu adipeux (Zamaratskaia et Squires, 2009). Dans la salive l'androsténone, est liée de manière spécifique à la phéromaxéine ce qui la rend hydrosoluble (Booth, 1983). Il est suggéré qu'à partir de 15 ng/ml d'androsténone plasmatique l'androsténone, molécule très lipophile, s'accumule de manière plus importante dans les tissus adipeux intramusculaires, intra-abdominal et sous-cutané (Sinclair et al., 2001). Dans le foie, l'androsténone est métabolisé en deux phases, la phase I qui correspond à l'inactivation et la phase II qui correspond à la conjugaison (Figure 3). Lors de la phase I, les enzymes 3α-hydroxysteroid dehydrogenase et 3β-hydroxysteroid dehydrogenase métabolisent l'androsténone en 3α-androstenol ou 3β-androstenol. La phase II se joue principalement dans le foie mais peut également avoir lieu dans les poumons et les reins. Les enzymes hydroxy-stéroïdes sulfotransferases (SULT2A1 et/ou SULTA2B1) ou les enzymes Uridine-di-phosphate-Glucuro-nosylTransférase (UGT) vont ajouter des groupements sulfate ou glucuronyl ce qui mène à la production de 3α-androstenol sulfoconjugué, 3β-androstenol sulfoconjugué, androstenone sulfoconjugué, glucuronide 3α-androstenol et glucuronide 3β-androstenol. Ces composés sont plus hydrophiles ce qui permet leur évacuation dans l'urine (Zamaratskaia et Squires, 2009).

1.2.1.6 Métabolisme du scatol

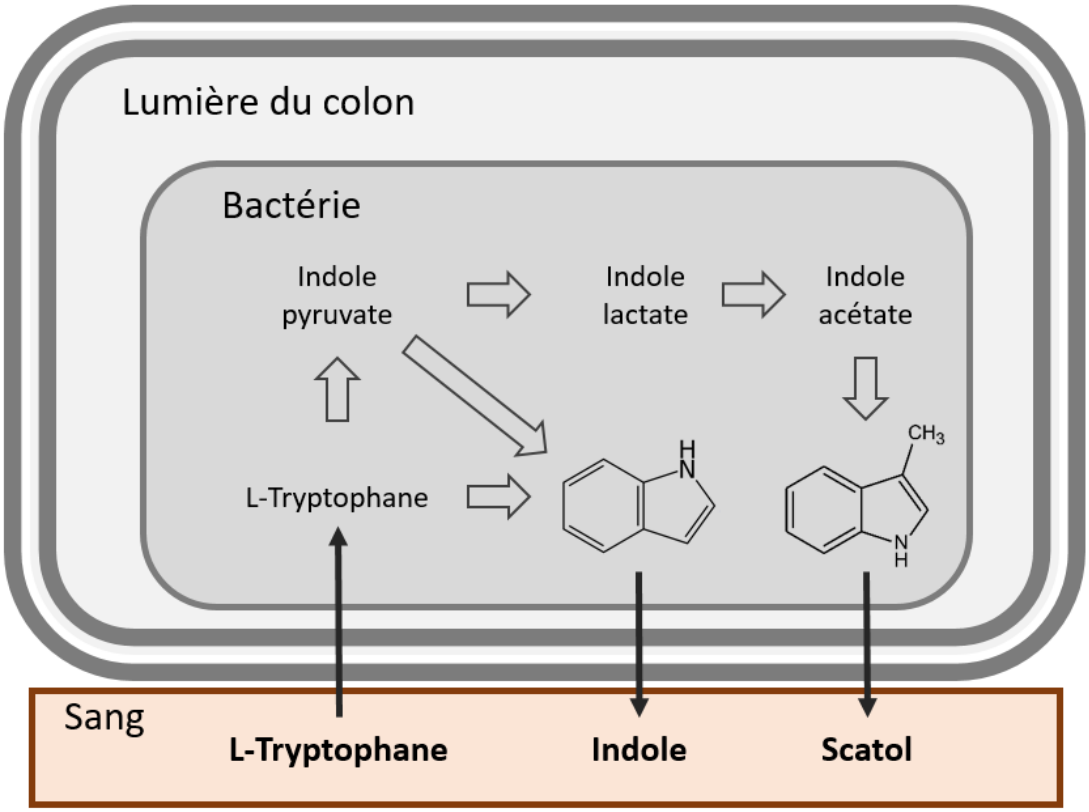


Figure 4 – Métabolisme du scatol dans le tube digestif.

Le scatol (ou skatole) est une molécule aromatique synthétisée dans le tube digestif des porcs. Il est issu de la dégradation, par les bactéries du colon, du tryptophane en indole pyruvate puis en indole lactate, puis en indole acétate puis en scatol (Figure 4). Le tryptophane est principalement d'origine endogène (issue de la dégradation des cellules bactériennes ou de la muqueuse intestinale) mais peut être d'origine alimentaire (issu de la fraction indigestible). Le scatol est directement produit dans le contenu du colon et une grande partie est excrétée dans les fèces. Une partie est absorbée par les muqueuses intestinales et passe dans le sang. Le scatol est métabolisé au niveau du foie en deux phases. La première phase consiste en l'ajout par un cytochrome CYP2E1 ou CYP2A ou par une aldéhyde oxydase d'un groupement hydroxyle (Diaz et Squires, 2000a, 2000b). La phase I mène à la production de sept métabolites : 3-hydroxy-3-methylindolenine, 3-hydroxy-3-methyloxindole, 5-hydroxy-3-methylindole, 6-hydroxy-3-methylindole, 3-methyloxindole, indole-3-carbinol et 2-amino-acetophenone (Diaz et al., 1999). La seconde phase augmente les propriétés hydrophiles des produits en ajoutant des groupements sulfate ou glucuronide (Zamaratskaia et Squires, 2009). La concentration

en scatol du tissu adipeux dépend de l'activité des cytochromes CYP2E1 et CYP2A impliqués dans la phase I (Zamaratskaia et al., 2005).

1.2.2 Comment réduire le risque d'odeur de verrat

1.2.2.1 Castration chirurgicale

La pratique la plus utilisée actuellement pour réduire l'odeur de verrat est la castration chirurgicale. La castration des porcs est une pratique très ancienne dont on retrouve des traces dans la préhistoire dès le septième millénaire avant notre ère au Turkménistan et en Asie mineure (Pastoureau, 2011).

Des mentions de la castration des animaux dédiés à la consommation humaine sont faites régulièrement au cours de l'histoire écrite. Ainsi la castration est mentionnée dans des livres bibliques au XVII^{ème} siècle avant J.C. et dans le livre « Histoires des Animaux » d'Aristote au IVème siècle avant J.C. La physiologie de différentes espèces animales est détaillée ainsi que la procédure de la castration. Des traces de castration ont été retrouvées chez de nombreux peuples anciens, Grecs, Romains, Egyptiens, Juifs, Perses, Quades et Sarmates et cette pratique semble avoir été maintenue sans interruption ou presque jusqu'au XIXème siècle (Gourdon, 1860). Les raisons de la castration ne sont pas toujours précisées mais des textes antiques font mention d'une meilleure qualité de viande chez les porcs castrés (Ekroth, 2014).

La castration chirurgicale mène à une diminution importante des odeurs de verrat. En effet le pourcentage de mâles castrés avec une concentration élevée en scatol ou en androsténone est en dessous de 1,7% contre plus de 34% pour les mâles entiers (Prusa et al., 2011).

Actuellement en Europe, la castration des porcelets peut être réalisée à vif jusqu'à 7 jours après la naissance par un personnel formé ou après 7 jours, sous anesthésie et analgésie, par un vétérinaire (Anonyme, 2008). Une revue réalisée en 2016 fait le point sur la pratique de la castration chirurgicale dans les différents pays Européens. On peut constater des différences de pratiques importantes avec l'Irlande et le Royaume-Unis qui élèvent exclusivement ou quasi exclusivement des mâles entiers et à l'inverse l'Autriche, le Danemark, l'Estonie, la Finlande, la France, l'Allemagne, la Hongrie, l'Islande, l'Italie, la Lettonie, le Luxembourg, la Norvège, la Roumanie, la Slovaquie, la Slovénie, la Suède et la Suisse castrent entre 80 et 100% des porcs mâles. Parmi ces pays la Norvège et la Suisse réalisent de manière quasi systématique une anesthésie générale et une analgésie et l'Autriche, le Danemark, la Finlande, l'Allemagne, l'Islande, le Luxembourg et la Suède réalisent une analgésie pour 72 à 99% des

castrations chirurgicales. En France, des analgésiques sont utilisés pour 50% des castrations chirurgicales (De Briyne et al., 2016).

En 2010 la Commission Européenne a déclaré vouloir favoriser l'arrêt de la castration des porcelets à l'horizon 2018 (Anonyme, 2010). Cet objectif n'a pas été rempli mais plusieurs pays ont modifié leurs pratiques voire leurs règlementations en ce sens. En Allemagne, la loi pour la protection des animaux interdit la castration sans anesthésie des porcelets à partir de 2021 (Bundestag D. Drucksache 19/5522. 2018 d'après Brinke et al., 2020). L'arrêté du 24 février 2020 interdit, en France, à partir de Janvier 2022 la castration à vif des porcelets (Anonyme, 2020). La castration sous anesthésie et analgésie pourra être pratiquée sous condition. Un COST (« European Cooperation in Science and Technology », programme européen de mise en relation des chercheurs sur un sujet de recherche et d'innovation) a également été mis en place en 2017 (IPEMA « Innovative Approaches for Pork Production with Entire Males » www.ca-ipema.eu/) avec pour mission de rassembler les chercheurs et les acteurs de la filière porcine européens « pour trouver des solutions générales, spécifiques à une région ou à une filière pour faciliter le développement d'alternatives à la castration chirurgicale des porcelets ».

La procédure de la castration chirurgicale est détaillée dans une revue de 2006 (Prunier et al., 2006). La castration entraine des signes de douleurs physiologiques (vocalisations, mouvements de défense, activation des axes surrénalien et sympathique et augmentation du rythme cardiaque) et comportementales (moins de temps passé à la mamelle et à jouer, prostration, raideur, tremblements), certains signes comportementaux sont visibles jusqu'à 5 jours après la castration (Prunier et al., 2006; Von Borell et al., 2009). Pour remédier, en partie, aux effets négatifs des douleurs immédiates et chroniques infligées par la castration, plusieurs méthodes de prise en charge de la douleur peuvent être utilisées, les différentes méthodes et leurs avantages et inconvénients sont présentés dans le tableau 1. Cependant, même avec analgésie, la castration a un effet important sur la santé et la croissance des porcelets avec une mortalité avant sevrage de 6,3% pour les porcelets castrés avec analgésique contre 3,6% pour les porcelets non castrés (Morales et al., 2017).

Méthodes	Anesthésie générale par CO2/O2	Anesthésie générale par isoflurane/ sevoflurane/ N2O	Anesthésie générale par ketamine/ azaperone	Anesthésie locale par lidocaïne	Analgesie pre-opératoire par meloxican/ flunixine/ metamizol	Analgésie post-opératoire par meloxicam/ flunixine/ metamizol
Avantages pour le bien-être animal	Anesthésie rapide, courte et efficace, nécessite une analgésie post-opératoire	Anesthésie rapide et courte. Efficace si combiné à une analgésie	Anesthétise profonde et efficace	Efficace seulement si bien aministré et en association avec un analgésique	Efficace uniquement en post-opératoire, dépend de la demie-vie du produit	Efficace après injection, dépend de la demie-vie du produit
Inconvéniants pour le bien-être animal	Génère du stress lors de la manipulation, risque de suffocation et de sur/sous-dosage	Génère du stress lors de la manipulation, risque de sur/sous-dosage	Anesthésie très longue, risque d'hyppothermie et de deshydratation. Risque de sur/sous-dosage	Génère du stress lors de la manipulation, l'injection peut etre douloureuse si trop rapide ou mal diluée	Douleur et stress pendant la castration si non associé à une anesthésie	Douleur et stress pendant la castration si non associé à une anesthésie et à une analgésie pré-opératoire
Applicabilité	Utilisé aux Pays-Bas par les éleveurs et les vétérinaires, mise en place d'une procédure automatisée	Nécessite des autorisations pour les éleveurs, des mesures d'hygiène strictes et doit prendre en compte le poids des porcelets	Srictement réservé aux vétérinaires, nécessite une surveillance par appareil	Nécessite des autorisations et une formation pour les éleveurs	Facile à mettre en place (injection intramusculaire)	Facile à mettre en place (injection intramusculaire)
Utilisation en 2016	Uniquement aux Pays-Bas	Largement utilisé en Suisse par les éleveurs, légèrement utilisé en Allemagne par les vétérinaires	Pas ou peu utilisé en élevage	Largement utilisé en Norvège par les vétérinaires et en Suède par les éleveurs	Largement utilisé par les éleveurs en Autriche, Belgique, Allemagne, Danemark et France	Utilisé dans certains cas

Tableau 1 : Présentation des méthodes de gestion de la douleur lors de la castration des porcelets, d'après un rapport de la Commission Européenne 2016.

La castration chirurgicale a également des inconvénients pour les éleveurs, la pratique de la castration augmente la mortalité des porcelets et est pénible pour le personnel sensible au bien-être animal. L'utilisation d'anesthésie ou d'analgésie ajoute un coût supplémentaire compris entre 0,30€ et 4€ par porcelet (Bonneau et Weiler, 2019) et peut également demander davantage de surveillance. La castration chirurgicale, en modifiant le métabolisme des porcs modifie leurs performances, ce point est détaillé dans une partie ci-dessous.

1.2.2.2 Immunocastration

Une des alternatives à la castration chirurgicale est l'immunocastration. Plusieurs vaccins ont été testés et commercialisés pour diminuer l'odeur des verrats chez les porcs. En Europe, un seul produit est autorisé depuis 2009 par la Commission Européenne, il s'agit du vaccin Improvac® commercialisé par Zoetis (Pfizer Ltd., CSL Limited, Parkville, Victoria, Australie) (Kress et al., 2019). Ce vaccin est autorisé dans 60 pays à travers le monde (Kress et al., 2019; Zamaratskaia et Rasmussen, 2015) et immunise contre la GnRH (Gonadotropin Releasing Hormone). Un autre vaccin est actuellement commercialisé, bien qu'interdit en Europe, il s'agit du CEVA VALORA® commercialisé par Ceva-Phylaxia, ce vaccin immunise contre la LHRH (Luteinizing Hormone Releasing Hormone). Nous avons choisi de détailler uniquement le mécanisme d'action et les effets de l'Improvac®.

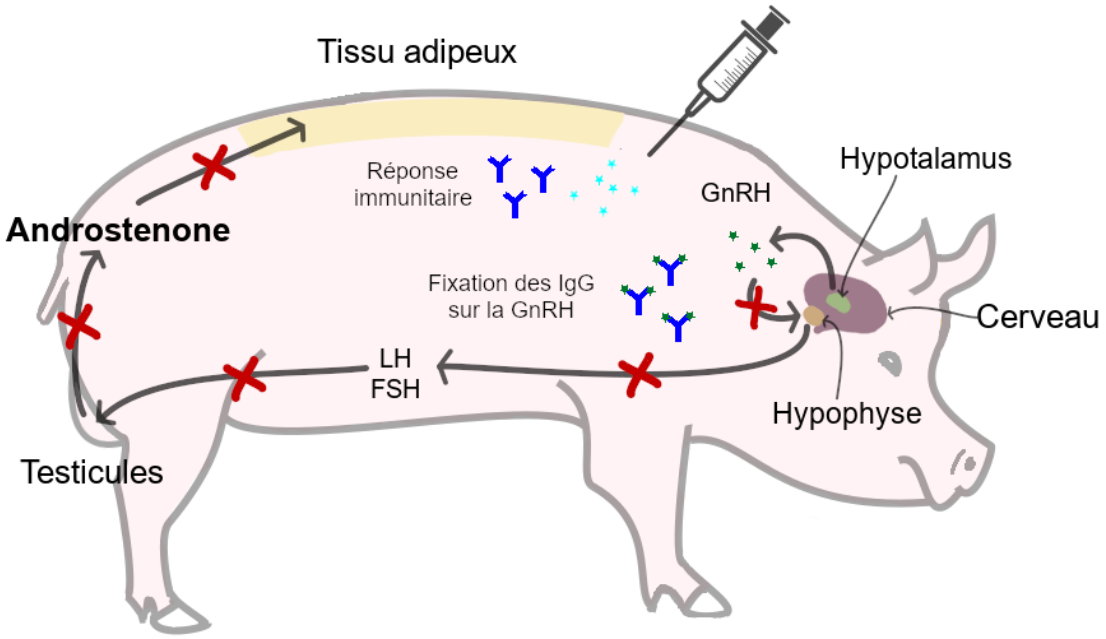


Figure 5 - Fonctionnement du vaccin Improvac® d'après Čandek-Potokar et al., 2017.

L'immunocastration consiste en une immunisation active contre la GnRH, une hormone responsable de la mise en place des fonctions reproductives (Figure 5). Le protocole vaccinal implique deux injections, la première réalisée entre 12 et 18 semaines d'âge et la deuxième, 4 à 6 semaines avant l'abattage avec un intervalle minimum de 4 semaines entre les deux injections. La première injection engendre la production d'une faible quantité d'anticorps mais ne suffit pas à impacter les organes

reproducteurs ou les performances de croissance. La seconde injection engendre la production massive d'anticorps anti-GnRH et inhibe les fonctions testiculaires et les comportements agonistes. Un retour à la normal des fonctions testiculaires étant constaté au bout de 10 à 24 semaines, les porcs abattus tardivement peuvent nécessiter une troisième injection (Kress et al., 2019; Zamaratskaia et Rasmussen, 2015). La suppression des activités testiculaires implique une suppression de la production d'androsténone. L'absence de stéroïdes testiculaires permet également l'augmentation du métabolisme hépatique de dégradation du scatol. La diminution combinée de la production d'androsténone et de l'accumulation du scatol diminue les risques d'odeur de verrat chez les porcs immunocastrés (Batorek et al., 2012a; Bonneau et Enright, 1995; Poulsen Nautrup et al., 2018; Zamaratskaia et Rasmussen, 2015).

Un faible pourcentage d'animaux (estimé entre 0 et 3%) ne répond pas ou faiblement au vaccin. Les raisons invoquées sont un mauvais état de santé ou un état de stress élevé au moment de la vaccination. Il peut également y avoir des oublis d'animaux, qui ne sont pas vaccinés ou ne reçoivent qu'une injection (Kress et al., 2019; Zamaratskaia et Rasmussen, 2015).

Le coût de l'immunocastration d'un porc est estimé entre 3€ et 4€. Ce prix peut être partiellement compensé par les différences de performances entre les mâles immunocastrés et les mâles castrés chirurgicalement (différences abordées dans la partie 1.2.4.1 Croissance, efficacité alimentaire et qualité de viande des différents types sexuels). Selon les grilles tarifaires, la production de mâles immunocastrés varie d'une perte d'1€ par tonne de viande (dans le cas de l'application du tarif mâle entier) à un gain de 21€ par tonne de viande (dans le cas de l'application du tarif mâle castré) ce qui suggère que l'immunocastration est une alternative économiquement viable mais qui peut nécessiter des ajustements des grilles tarifaires (Niemi et al., 2015).

Diverses études montrent des acceptabilités variables des consommateurs selon les pays, la principale crainte semblant être sur l'éventuelle présence de résidus dans la viande. Pour les éleveurs, les risques d'auto-injection accidentelle par les techniciens et d'une mauvaise acceptabilité par les consommateurs sont des freins à la mise en place de l'immunocastration. L'acceptabilité dépend des pays, certains pays n'utilisent pas du tout l'immunocastration alors qu'elle représente 50% de la production de porcs mâles au Brésil et en Australie (Kress et al., 2019). L'immunocastration est cependant de plus en plus utilisée à travers le monde. En effet 1,3 millions de dose d'Improvac® étaient vendues chaque mois en 2015 contre 2,5 millions en 2018, ce qui suggère que 2,36% des mâles produits en 2018 ont été immunocastrés (Kress et al., 2019; Zamaratskaia et Rasmussen, 2015).

L'immunocastration peut également avoir des effets sur le comportement et les performances de croissance, d'efficacité alimentaire et de qualité de viande. Ces points sont abordés dans une autre partie qui présente les différences de performances entre les types sexuels.

1.2.2.3 Edition du génome

Avec l'arrivée de nouvelles technologies de biologie moléculaire, est arrivée la possibilité de l'édition du génome comme alternative à la castration. L'édition génomique consiste en l'utilisation de ciseaux moléculaires pour couper la molécule d'ADN à un endroit précis. Ces ciseaux moléculaires peuvent être de plusieurs types : des nucléases à doigts de zinc, des TALEN (Transcription Activator-Like Effector Nuclease) ou un assemblage CRISPR/Cas9 (CRISPR pour Clustered Regularly Interspaced Short Palindromic Repeats). Une fois la molécule d'ADN coupée à l'endroit voulu (Figure 6), la cassure double brins formée peut être laissée telle quelle ou comblée par une séquence spécifique. L'édition de génome permet ainsi d'intégrer un nouveau gène dans un génome ou de désactiver un gène en le rendant non fonctionnel ou en le supprimant.

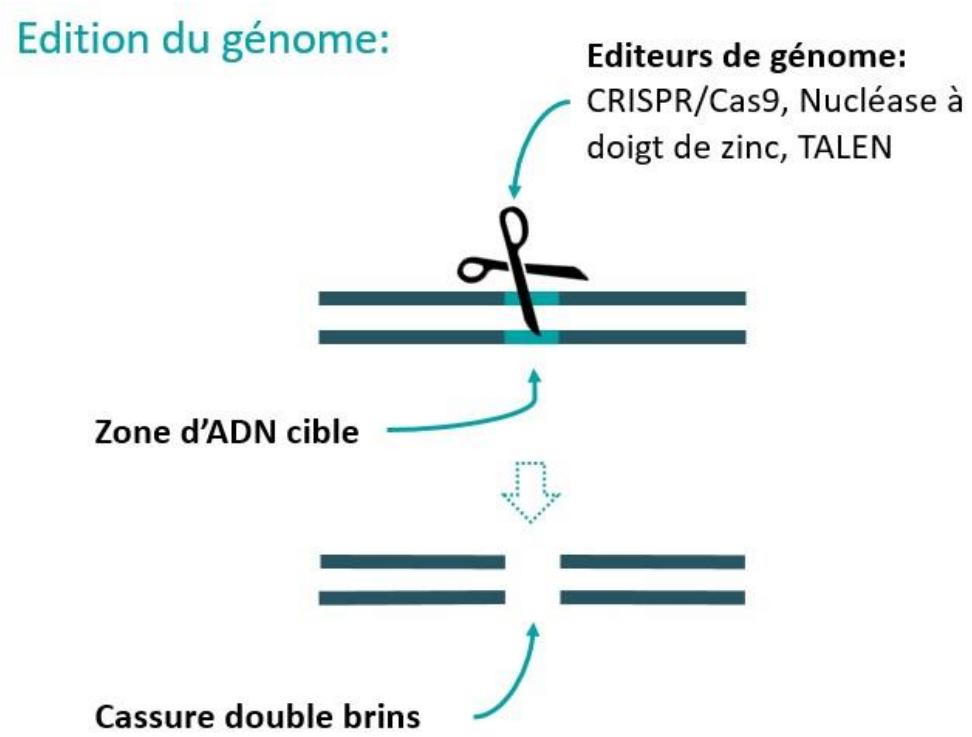


Figure 6 – Edition du génome, d'après Kurtz et Petersen, 2019

L'édition de génome est utilisée à travers le monde chez le porc, une soixantaine d'études ayant produit des porcelets édités ont été reportées entre 2011 et 2018 (Sato et al., 2019). Cette partie va présenter deux suggestions d'utilisation de l'édition de génome comme alternative à la castration des porcs.

L'équipe de Sonstegard a proposé la désactivation du gène KISS1R (KISS1 Receptor), un gène impliqué dans la mise en place de la puberté, grâce à l'utilisation de TALEN. La désactivation du gène KISS1R dans les embryons mâles produits des mâles qui demeurent pré pubères avec un phénotype proche des mâles castrés chirurgicalement (Sonstegard et al., 2017). Les auteurs suggèrent la possibilité de réactiver la puberté et les fonctions reproductives des porcs via l'injection d'hormones (FSH ou GnRH) ce qui permettrait la perpétuation de la lignée. Cette possibilité demeure cependant en cours d'étude (Sonstegard et al., 2016). Une autre étude menée par le même laboratoire sur une désactivation du gène KISS1 est mentionnée dans NationalHogFarmer (Hein, 2020).

L'équipe de Kurtz a utilisé CRISPR/Cas9 pour désactiver le gène SRY (Sex-determining Region of Y chromosome) responsable de la différentiation sexuelle en individus mâles des embryons possédant un chromosome Y. Cette désactivation engendre la production d'une population de porcs exclusivement au phénotype « femelle ». L'équipe a produit des individus génétiquement mâles au phénotype « femelle » viables et envisage la production de verrats ayant une descendance exclusivement « femelle ». Cependant, les auteurs ne mentionnent pas de solution pour gérer cette lignée sur le long terme (Kurtz et al., 2020; Kurtz et Petersen, 2019).

L'édition de génome comme alternative à la castration fait face à plusieurs contraintes : le coût de la mise en place de ces lignées qui peut être important, la difficulté de produire des animaux en grande quantité, la gestion des lignées qui sont stériles ou exclusivement femelles et l'acceptabilité. En effet, au Brésil, seuls 56% des personnes interrogées se déclarent en faveur de l'édition de génome comme alternative à la castration des porcelets (Yunes et al., 2019).

1.2.2.4 Tri de la semence

Une autre alternative pour réduire l'odeur de verrat est l'élevage de femelles, obtenues par tri de semence. Le tri de semence consiste à séparer les spermatozoïdes porteurs de X ou de Y, et dans le cas qui nous intéresse, d'inséminer les truies avec des spermatozoïdes femelles. Le tri de semence est également envisagé par les organismes de sélection pour améliorer l'efficacité de la sélection en produisant au choix, des mâles ou des femelles, selon les lignées. Le tri de semence est actuellement utilisé en élevage bovin, la méthode la plus utilisée est la cytométrie en flux (Boro et al., 2016). L'ADN des spermatozoïdes est coloré avec un marqueur fluorescent, le chromosome X étant plus grand que le chromosome Y, les spermatozoïdes femelles ont plus d'ADN que les mâles, ils vont donc avoir une fluorescence supérieure. Les spermatozoïdes colorés sont ensuite triés en fonction de l'intensité de leur fluorescence. Cette méthode permet le tri de 200 millions de spermatozoïdes par heure avec une

précision de 85 à 95%. Cette méthode demande 8 à 10h pour trier l'équivalent d'une dose pour inséminer une truie (De Cecco et al., 2010; Rath et al., 2015). Cela rend malheureusement la méthode de tri des spermatozoïdes par cytométrie en flux trop lente et trop couteuse pour être utilisée en routine en élevage porcin. De plus, lors du tri, les spermatozoïdes peuvent être dégradés, la qualité globale et la durée de vie de la semence diminuent (Rath et al., 2015). Pour compenser le faible nombre de spermatozoïdes et la diminution de la qualité, des méthodes d'insémination profonde sont préconisées (Rath et al., 2015). L'insémination profonde consiste à déposer les spermatozoïdes, par laparoscopie ou laparotomie, directement dans l'oviducte. Cette pratique permet d'obtenir une gestation avec $2x10^5$ spermatozoïdes (Rath et al., 2015). Cependant la mise en place de procédures chirurgicales comme la laparoscopie ou la laparotomie est difficilement réalisable en élevage.

Il a été montré, chez les bovins, l'existence de protéines spécifiques à chaque sexe à la surface des spermatozoïdes (Belleannee et al., 2011). Une équipe suggère la possibilité d'exploiter cette découverte pour trier les spermatozoïdes en utilisant des anticorps spécifiques à ces protéines. Cette alternative aurait pour but de pallier les défauts de la cytométrie de flux en dégradant moins les spermatozoïdes (De Canio et al., 2014).

Les désavantages de la cytométrie de flux (rythme, coûts, fragilisation des spermatozoïdes) rendent cette méthode inapplicable, en routine, pour l'espèce porcine qui demande une grande quantité de spermatozoïdes par insémination. Le développement de nouvelles méthodes de tri plus efficaces est donc nécessaire pour envisager l'utilisation de la semence sexée pour lutter contre l'odeur de verrat.

1.2.2.5 Castration chimique et gestion de l'odeur de verrat par injection d'hormones

D'autre méthodes de castration non chirurgicales ont été testées au fil des années. Ainsi différents composés tels que l'iode, le phenyl mercuric nitrate, le nitrate d'argent, des huiles minérales, l'éthanol, le formaldéhyde, le chlorure de cadmium, le chlorure de calcium, le permanganate de potassium, l'acide acétique et l'acide lactique ont été utilisés pour castrer chimiquement des porcs, la présence potentielle de résidus dans la viande et les conséquences pour le consommateur ne semblent pas avoir été évalués (Giersing et al., 2006; Singh et al., 2020). Bien que les effets secondaires ne soient généralement pas décrits, ces procédés entrainent inflammation et destruction des tissus ce qui suggère une atteinte importante au bien-être animal.

Un brevet récent propose également d'administration de benzoate d'œstradiol, un médicament habituellement utilisé dans la gestion de la ménopause chez la femme, pour diminuer les risques d'odeur de verrat et de comportements agonistes (Ko, 2020). La potentielle présence de résidus dans la viande et l'acceptabilité par le consommateur peuvent être des freins qui semblent ne pas avoir été étudiés.

1.2.3 Elevage de mâles entiers

L'élevage de mâles entiers permet d'éviter la souffrance provoquée par la castration chirurgicale, les surplus de travail et de coûts impliqués par la castration chirurgicale ou chimique et l'immunocastration, de diminuer les lipides intramusculaires et d'augmenter la production de viande maigre et l'efficacité alimentaire, ce qui réduit les dépenses liées à l'alimentation et les émissions d'azote (Bonneau et Weiler, 2019). Les mâles entiers ont également plus d'acides gras insaturés, qui seraient meilleurs pour la santé du consommateur, et moins d'acides gras saturés ce qui diminue les qualités technologiques de la viande. Les mâles entiers sont plus sujets aux comportements agonistes et aux comportements de monte ce qui peut compliquer leur manipulation et engendre du mal être pour les animaux dominés. A ces défauts de l'élevage des mâles entiers, s'ajoute évidemment la problématique de l'odeur verrat.

Pour gérer ou diminuer les risques d'odeur de verrat ou les comportement agonistes plusieurs alternatives sont proposées (Čandek-Potokar et al., 2017; Weiler et Bonneau, 2019). L'élevage de mâles entiers serait plus intéressant économiquement pour l'éleveur du fait de l'augmentation de teneur en muscle de la carcasse et l'amélioration de la vitesse de croissance et de l'efficacité alimentaire. Il est estimé une différence de 7,71€ par animal entre l'élevage de mâles entiers et l'élevage de mâles castré (Backus et al., 2016). A l'inverse, du point de vue des abattoirs, les mâles entiers sont moins intéressants et peuvent entrainer un surcout compris entre 3,36€ et 9,80€ par porc (Aaslyng et al., 2019).

1.2.3.1 Age d'abattage

L'abattage d'animaux très jeunes avant la puberté permet de fortement diminuer les risques d'odeur de verrat. En effet comme vu précédemment l'androsténone est un stéroïde produit dans les testicules et sa production est liée au développement pubertaire des verrats.

Cependant les animaux abattus jeunes sont moins gras et demandent une charge de travail équivalente à l'abattage pour une quantité de viande moindre ce qui diminue la qualité de la viande et le prix de revient des carcasses (Čandek-Potokar et al., 2017; Uniporc, 2015). Ainsi cette alternative n'est pas économiquement viable et n'est pas pratiquée actuellement.

1.2.3.2 Alimentation et système d'élevage

Comme expliqué dans la partie dédiée, le scatol est issu de la dégradation du tryptophane par les bactéries du tube digestif. Le tryptophane est principalement endogène mais une fraction provient de la partie non digestible de l'aliment. Plusieurs études montrent que des modifications dans la composition ou le mode de distribution de l'aliment peuvent influencer la production de scatol dans le tube digestif et son accumulation dans le tissu adipeux dorsal (Parois et al., 2018). Ainsi la quantité de protéines dans l'aliment et l'activité protéolytique du microbiote intestinal sont liés à la production de scatol (Jensen et al., 1995). L'apport de fibres fermentescibles dans l'aliment permet de diminuer le pH ce qui oriente la dégradation du tryptophane en indole, de diminuer l'apoptose et donc l'apport de tryptophane endogène, de favoriser l'excrétion du scatol dans les fèces en accélérant la digestion et d'orienter la composition du microbiote vers une utilisation du tryptophane par les bactéries ce qui limite sa dégradation en scatol. L'apport de fibres peut cependant augmenter la fraction non digestible de l'aliment (Pour revue, Parois et al., 2018; Zamaratskaia et Squires, 2009). La concentration en scatol diminue également avec l'apport en protéines brutes (Lin et al., 1992; Lundström et al., 1994). Plusieurs ingrédients spécifiques ont été suggérés pour diminuer l'odeur de verrat, ainsi l'utilisation d'extrait de chicorée (Hansen et al., 2008; Øverland et al., 2011), de lupin (Hansen et al., 2008), de betterave sucrière (Whittington et al., 2004), d'amidon de pomme de terre (Chen et al., 2007; Claus et al., 2003; Øverland et al., 2011) et de topinambour (Vhile et al., 2012) diminuent la concentration en scatol du gras mais peuvent impacter les performances des animaux et diminuant l'efficacité alimentaire. Le scatol ayant une demi vie courte dans le gras, une mise à jeune d'au moins 6h avant l'abattage permet de diminuer significativement sa concentration (Van Wagenberg et al., 2013).

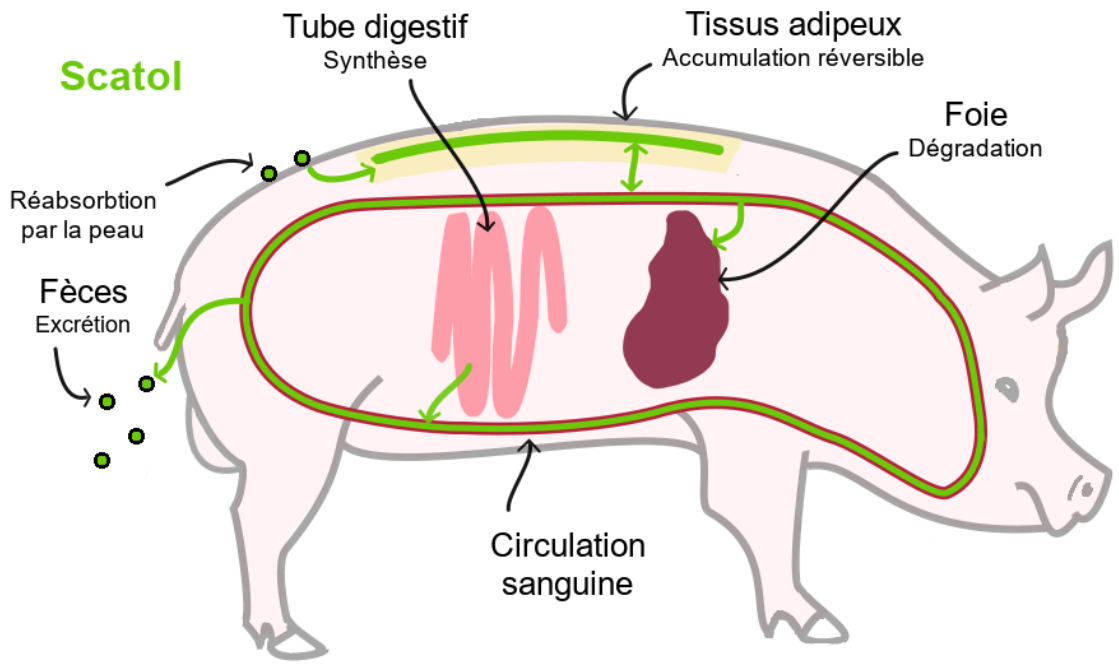


Figure 7 – Devenir du scatol.

Comme indiqué sur la figure 7, le scatol peut également être absorbé par la peau avant de s'accumuler dans le gras (Wesoly et al., 2016). Ainsi un environnement sale favorise le contact entre la peau et les fèces chargées de scatol et semble augmenter les risques d'odeur de verrat (Hansen et al., 1994).

La saison a également un effet sur l'odeur de verrat (Thomsen et al., 2015). En effet la puberté a tendance à être accélérée en automne (Prunier et al., 2013) ce qui peut influencer les risques d'odeur de verrat à un âge donné. Ainsi les porcs abattus en hiver ont un taux d'androsténone supérieur, cet effet est visible chez des porcs en élevage traditionnel (Hansen et al., 1994) et chez des porcs en élevage bio (Thomsen et al., 2015). La température a également un effet sur la concentration du tissu adipeux en scatol, les porcs ayant chaud seraient plus susceptibles de se rouler dans leurs excréments pour se refroidir (Huynh et al., 2005). L'état sanitaire, quant à lui, ne semble pas avoir d'effet sur l'androsténone, ainsi il a été montré que le stress inflammatoire n'a pas d'effet sur la concentration en androsténone du tissu adipeux dorsal (S. P. Parois et al., 2017).

1.2.3.3 Sélection génétique

Le scatol est principalement influencé par l'environnement et l'alimentation, l'androsténone, quant à lui, est très héritable et variable (E. Grindflek et al., 2011; S. P. Parois et al., 2017; Zamaratskaia, 2004). La figure 8 montre la variabilité des concentrations en androsténone en et scatol dans différentes races

et croisements. On peut constater que les porcs Duroc ont globalement des concentrations en androsténone élevées, à l'inverse, les Piétrains ont une concentration en androsténone faible. Les lignées maternelles (Landrace et Yorkshire) ont des niveaux d'androsténone moyens mais ont des concentrations en scatol plutôt élevées. On peut également constater des variabilités intra races selon les lignées.

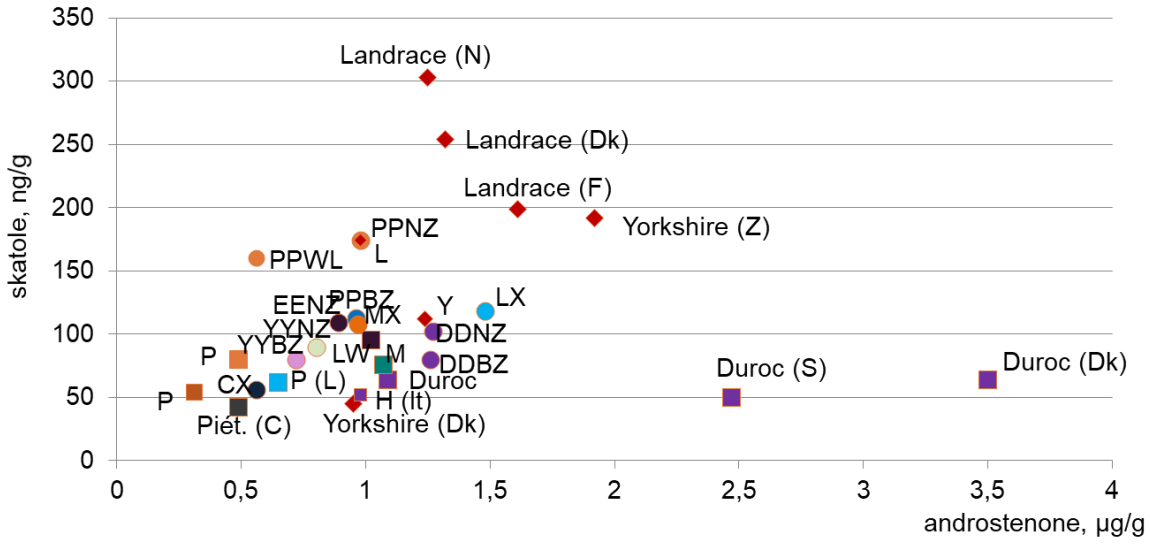


Figure 8 – Variabilité de la concentration en androsténone et en scatol du tissu adipeux dans différents types génétiques. Les lignées maternelles sont représentées par un losange, les lignées paternelles par un carré et les lignées issues de croisement par un rond. https://www.youtube.com/watch?v=FdUXlTqXT3o.

Comme mentionné dans la partie « Les stéroïdes sexuels chez les verrats » ci-dessous la concentration en scatol du tissu adipeux dorsal dépend de la concentration en stéroïdes et donc en androsténone. Une sélection génétique contre l'androsténone devrait réduire également l'accumulation du scatol dans le tissu adipeux et est une solution envisagée pour lutter contre l'odeur de verrat en respectant le bien-être animal.

Ainsi plusieurs organismes de sélection ont mis en place des lignées ayant un faible risque d'odeur de verrat. L'organisme de sélection GFS (Genossenschaft zur Förderung der Schweinehaltung) a mis en place la lignée Inodorus 2.0 composée de Piétrains sélectionnés contre l'odeur de verrat. Topigs-Norsvin a mis au point, en 2009, le programme de sélection Nador basé sur le nez humain, l'analyse des composés odorants dans des échantillons de gras et des analyses ADN. Topigs-Norsvin estime une réduction de 50% des carcasses odorantes en 10 ans dans leurs populations (Topigs-Norsvin, 2018) et indique que la lignée Nador diminue le risque d'odeur de verrat à moins de 1% des porcs abattus (Topigs Norsvin, 2020).

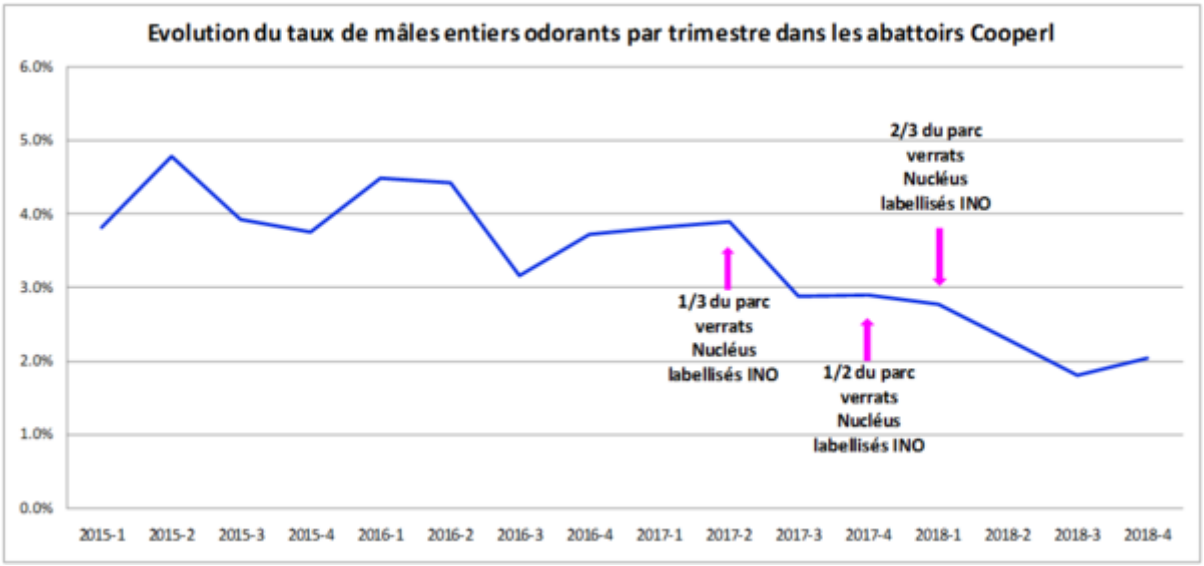


Figure 9 – Évolution du taux de mâles entiers odorants dans les abattoirs Cooperl, source : www.nucleus-sa.com.

Nucleus a mis en place un label « INO » pour qualifier les verrats à faible risque d'odeur de verrat via une analyse de l'androsténone plasmatique à 150 jours d'âge. La Figure 9 montre les résultats de l'utilisation des porcs labélisés INO sur le pourcentage de mâles entiers charcutiers odorants.

1.2.3.4 Gestion des comportements agonistes ou de monte

Les mâles entiers montrent plus de comportements agonistes ou de monte que les porcs castrés ou les femelles (Holinger et al., 2015; Rydhmer et al., 2006). Ces comportements indésirables ont un impact négatif sur le bien-être animal et dépendent de différents facteurs. Comme mentionné dans une partie ci-dessous les comportements agonistes sont également liés à la concentration en androsténone dans le gras (Giersing et al., 2000) et à la concentration plasmatique en testostérone (Parois et al., 2015a).

		Comportements			Lésions	
		Monte	Coup de tête	Cri	Avant	Arrière
Environnement	Température élevée	+	+			
	Intensité lumineuse >32 lux				-	-
	Nombre de porc par mangeoire		-			
Alimentation et abreuvement	Amidon de blé	+	+	+		
	Concentré de levure de blé		+		+	
	Épluchures de pommes de terre		+		+	
	Mélange d'épis de maïs	-	-			
	Niveau élevé de lysine digestible dans l'iléon	+	+			
	Valeur énergétique élevée	+	+			
	Alimentation à volonté		+			
	Changement brusque d'alimentation	+	+	+		
	Bonne hygiène du système d'alimentation et d'abreuvement		+			+
Gestion de l'état sanitaire	Absence d'animaux boiteux		+			
	Séparation des animaux malades	+				

Tableau 2 - Facteurs environnementaux (température, luminosité, alimentation et gestion de l'état sanitaire) influençant les comportements agonistes, d'après Backus et al., 2016**.**

Les effets de l'élevages de porcs charcutiers en cases mixtes ou en en groupes composés uniquement de mâles entiers sont encore mal connus. Deux études montrent que les mâles entiers, élevés entre eux, ont plus de lésions que les mâles entiers, élevés en groupes mixtes (Courboulay et al., 2014 ; Holinger et al., 2015 ; Rydhmer et al., 2006). Cependant, ces mêmes études, ainsi qu'une quatrième, ne montrent pas de différences sur la fréquence des comportements agonistes et de monte (Backus et al., 2016). La présence des femelles ne semble donc pas modifier la fréquence des comportements agonistes mais augmenter leur intensité ce qui provoque plus de lésions. Le nombre d'individus par cases, la surface par porcs, le nombre de modification des groupes, l'alimentation et les enrichissements ont également des effets sur la fréquence des comportements agonistes. Ainsi, doubler le nombre d'individus en conservant la même surface par porc ne modifie pas la fréquence

des comportements de monte mais augmente le nombre de lésions (Backus et al., 2016). Le journal EFSA a conclu que les comportements agonistes étaient moins importants lorsque la surface par porc était réduite (EFSA, 2005). Les porcs gardés en groupes stables après le sevrage ont moins de lésions et montrent moins de comportement agonistes et de monte que les porcs ayant subi plusieurs changements de groupes (Rydhmer et al., 2013). Le Tableau 2, réalisé d'après une étude de Backus et al. (2016) montre que la composition de l'aliment, son mode de distribution, la température, l'intensité lumineuse et l'état sanitaire des animaux ont un effet significatif sur les comportements agonistes. La même étude montre que l'enrichissement de la case avec de la paille ou un mannequin ou l'utilisation d'une lumière verte ne semblent pas influer la fréquence des comportements agonistes ou de monte (Backus et al., 2016).

1.2.4 Relations entre odeur de verrats et performance

1.2.4.1 Croissance, efficacité alimentaire et qualité de viande des différents types sexuels

En élevage porcin on peut considérer l'existence de quatre types sexuels : femelle, mâle entier, mâle castré chirurgicalement et mâle immunocastré. Les types sexuels des mâles - mâles entiers, castrés chirurgicalement ou immunocastrés - ont des statuts hormonaux distincts qui peuvent mener à des différences de performances. Des études portant sur la croissance et l'efficacité alimentaire des types sexuels ont été menées par de nombreuses équipes. Batorek et al. (2012) et plus récemment Poulsen Nautrup et al. (2018) ont réalisé des méta analyses regroupant respectivement 41 et 78 articles qui montrent les différences de croissance, d'efficacité alimentaire, de composition corporelle et de qualité de viande entre mâles entiers, mâles castrés chirurgicalement et mâles immunocastrés. Cette partie reprend brièvement les informations les plus importantes de ces méta analyses, complétées par une étude de 2009 qui présente les différences de compositions en acides gras du tissu adipeux et une étude publiée en 2019 qui s'est intéressée aux aspects économiques des différences entre les types sexuels.

Les deux méta analyses dont les résultats sont résumés dans les tableaux 3 et 4 ont montré que les porcs immunocastrés ont de meilleures performances de croissance et d'efficacité alimentaire que les porcs castrés chirurgicalement et de meilleures performances de croissance que les mâles entiers. Le rendement de carcasse est significativement inférieur chez les porcs immunocastrés par rapport aux castrés chirurgicalement, ce qui s'explique en partie par le maintien des organes génitaux, les deux

analyses n'ont pas trouvé de différence significative de rendement de carcasse entre mâles entiers et immunocastrés. Le poids du jambon, de l'épaule, de la longe et de la poitrine sont équivalents ou légèrement supérieurs chez les immunocastrés par rapport aux porcs castrés chirurgicalement et aux mâles entiers. Les porcs mâles entiers sont les plus maigres. Ils ont une épaisseur de tissu adipeux dorsal moins importante que les immunocastrés, les mâles castrés chirurgicalement étant le type sexuel le plus gras. Les porcs immunocastrés sont donc présentés comme globalement plus intéressants en terme de croissance et de qualité de carcasse (Batorek et al., 2012b; Poulsen Nautrup et al., 2018).

	Immunocastrés contre Castrés chirurgicalement			Immunocastrés contre Mâles entiers		
	n	RMD	P-Value	n	RMD	P-Value
GMQ (g/jour)	33	31.95	< 0,0001	29	65.04	< 0,0001
IC (kg/kg)	33	−0,237	< 0,0001	29	0.075	< 0,0001
Poids vif (kg)	30	2.199	0.007	26	3.049	< 0,0001
Poids CC(kg)	27	−0,989	0.013	24	1.427	< 0,0001
Rdt carcasse (% units)	23	−1,699	< 0,0001	19	−0,289	< 0,065
Viande maigre (% units)	22	1.133	< 0,0001	16	−1,302	< 0,0001
Gras dorsal (mm)	23	−2,011	< 0,0001	22	1.693	< 0,0001
Jambon (kg)	13	0.213	0.026	10	0.057	0.705
Épaule (kg)	13	0.415	0.001	10	0.391	0.052
Longe (kg)	13	−0,030	0.593	10	0.823	< 0,0001
Poitrine (kg)	13	−0,176	0.171	10	0.562	< 0,0001

Tableau 3 – Comparaison des performances entre porcs immunocastrés, porcs castrés chirurgicalement et mâles entiers, d'après Poulsen Nautrup et al., 2018**.**
GMQ : gain moyen quotidien, IC : indice de consommation, Poids CC : poids carcasse chaude, Rdt carcasse : rendement de la carcasse, n : nombre d'études, RMD : différence à la moyenne brute, I^2 : proportion de la variation totale due à l'hétérogénéité.

Dans leur méta-analyse Batorek et al., (2012) se sont intéressés à la qualité de la viande. L'étude a montré qu'il n'existe pas de différence de qualité de viande entre les deux types de castration. L'immunocastration semble avantageuse par rapport à l'élevage de mâles entiers avec plus de lipides intramusculaires et la force de cisaillement inférieure mais désavantageuse sur d'autres points avec une exsudation plus importante, un pH ultime plus bas et une luminosité de la viande plus importante, cependant les auteurs indiquent que ces résultats demandent d'avantage d'investigation car ils concernent un nombre réduit d'études.

	Immunocastré contre Castré chirurgicalement				Immunocastré contre Male entier			
	Nombre d'études	Taille de l'effet moyen	Interval de confiance	P-value	Nombre d'études	Taille de l'effet moyen	Interval de confiance	P-value
Performances								
GMQ (g/jour)	26	0,22	0,12 ; 0,33	0	19	0,62	0,14 ; 1,09	0,011
CMJ (kg)	13	-0,92	-1,43 ; -0,4	0	11	1,29	0,63 ; 1,94	0
IC (kg/kg)	13	-1,33	-1,89 ; -0,76	0	12	0,65	0,26 ; 1,03	0,001
Carcasse								
Rendement (%)	20	-0,86	-1,14 ; -0,59	0	16	-0,14	-0,16 ; 0,44	0,353
Viande maigre (%)	24	0,46	0,31 ; 0,61	0	24	-0,66	-0,93 ; -0,39	0
Épaisseur de la longe	11	-0,08	-0,21 ; 0,05	0,248	6	0,3	-0,06 ; 0,66	0,105
Épaisseur du gras dorsal	28	-0,56	-0,74 ; -0,36	0	33	0,77	0,47 ; 1,06	0
Longe (kg)	5	-0,22	-0,88 ; 0,45	0,525	5	0,13	-0,47 ; 0,75	0,669
Jambon (kg)	7	0,54	0,22 ; 0,86	0,001	6	0,04	-0,17 ; 0,24	0,723
Poitrine (kg)	4	-0,72	-1,48 ; 0,04	0,065	5	0,49	0,27 ; 0,72	0
Épaule (kg)	4	0,84	-0,02 ; 1,70	0,057	5	-0,01	-0,43 ; 0,43	0,983
Qualité de la viande								
pH ultime	12	-0,15	-0,44 ; 0,15	0,341	10	-0,16	-0,35 ; 0,03	0,093
L*	6	0,47	-0,56 ; 1,49	0,376	8	0,28	-0,03 ; 0,60	0,076
a*	5	-0,19	-0,57 ; 0,33	0,608	8	0,03	-0,32 ; 0,39	0,85
b*	5	-0,06	-0,44 ; 0,33	0,774	8	0,07	-0,24 ; 0,38	0,648
Exsudation	7	0,1	-0,05 ; 0,24	0,19	7	0,3	0,05 ; 0,55	0,019
Cisaillement	2	-0,4	21,06 ; 0,26	0,231	5	-0,56	-1,03 ; -0,10	0,017
Lipides intramusculaires	9	-0,27	-0,79 ; 0,26	0,304	5	0,38	0,17 ; 0,60	0,001

Tableau 4 – Comparaison des performances de croissance, de la carcasse et de la qualité de la viande entre porcs immunocastrés, porcs castrés chirurgicalement et mâles entiers, d'après Batorek et al., 2012. Les performances de croissance sont mesurées entre la première injection d'Improvac© et l'abattage.

L'équipe de Pauly et al. (2009) a étudié la composition en acides gras des mâles entiers, castrés chirurgicalement ou immunocastrés, cette étude montre que les acides gras poly insaturés comme l'acide linoléique et l'acide arachidonique sont moins concentrés chez les mâles entiers par rapport aux porcs immunocastrés et que les mâles castrés chirurgicalement présentent la concentration la plus élevée. Les acides gras saturés comme l'acide palmitique et l'acide stéarique présentent une répartition inverse avec une concentration plus importante chez les mâles entiers. L'étude ne montre pas de différence de concentration pour les acides gras mono insaturés.

Une étude réalisée en 2019 sur 80 porcs Duroc croisés Large White x Landrace, répartis en quatre groupes de 20 porcs, s'intéresse aux aspects économique des différences de performances entre les types sexuels (Šprysl et al., 2019). Le prix d'achat des porcelets et les performances de croissance (gain moyen quotidien, efficacité alimentaire et consommation quotidienne) par type sexuel ont été pris en compte dans l'estimation des coûts par kilo de poids vif à l'abattage. Cette étude conclut qu'il n'y a pas de différence économique importante entre l'élevage de femelles, de mâles entiers, de mâles castrés chirurgicalement ou de mâles immunocastrés avec des coûts par kilo de poids vif respectifs de 1€86,

1€87, 1€91 et 1€84. Cependant l'étude ne semble pas prendre en compte dans ses estimations les frais liés directement à l'immunocastration et à la castration chirurgicale.

1.2.4.2 Relations entre odeur de verrat et comportement

Comme décrit précédemment l'androsténone est une phéromone qui a un rôle dans la mise en place des comportements sexuels des truies. Les porcs sont des animaux grégaires qui forment des groupes hiérarchisés. La mise en place d'une hiérarchie peut mener à des comportements agonistes qui peuvent nuire au bien-être des animaux lors de fréquences et d'intensités des agressions trop importantes. Il a été montré que le taux d'androsténone dans le sang est lié au rang des verrats dans leur groupe. Les animaux dominants ont une concentration plasmatique supérieure aux animaux dominés. Le taux d'androsténone du mâle dominant semble également avoir un effet sur le taux d'androsténone des autres mâles du groupe. En effet dans les groupes où le mâle dominant a une forte concentration plasmatique en androsténone, le taux d'androsténone du second mâle dominant et le taux d'androsténone moyen du groupe sont supérieurs. Il n'y a pas de relation visible entre la concentration plasmatique en scatol et le comportement des verrats (Giersing et al., 2000). Une étude plus récente montre que les verrats dominants ont une concentration en androsténone dans le tissu adipeux supérieur aux mâles dominés (S. Parois et al., 2017). Les comportements agonistes des mâles semblent modérés par la présence de femelle mais il n'y a pas d'effet de la présence de femelles sur la concentration en androsténone du tissu adipeux (Heyrman et al., 2018; Holinger et al., 2015). La concentration en androsténone dans le tissu adipeux dorsal ne semble pas être corrélée aux comportements agonistes, ainsi des corrélations, de Pearson (0,08) et génétiques (-0,06 et -0,17), faibles à nulles ont été trouvées entre l'androsténone et le nombre de lésions sur carcasse (Parois et al., 2015a).

La situation de stress chronique subie par les porcs dominés ne semble pas non plus modifier l'excrétion de scatol dans les fèces (Giersing et al., 2000). L'élevage des mâles entiers en groupes stables permet de diminuer la fréquence des comportements agonistes qui seraient associés à une augmentation de la testostérone et de l'androsténone, ainsi les mâles entiers élevés en groupes stables ont une concentration en androsténone dans le tissu adipeux significativement inférieure, 0,82 µg/g contre 1 µg/g pour les mâles ayant subi des regroupements, aucune différence significative n'est montrée entre les deux groupes pour la concentration en scatol (Fredriksen et al., 2006).

1.2.5 Reproduction des verrats et relations avec l'odeur de verrat

1.2.5.1 L'utilisation des verrats reproducteurs en élevage porcin

En France, les organismes de sélection porcine (OSP) possèdent la génétique des porcs utilisés en élevage conventionnels. Les verrats produits par les OSP sont envoyés dans des centres d'insémination artificielle commerciaux (CIA) qui vont vendre et de distribuer la semence auprès des éleveurs naisseurs (qui produisent des porcelets charcutiers puis les vendent pour être engraissés), naisseurs-engraisseurs (qui produisent les porcelets et les engraissent jusqu'à l'abattoir) ou sélectionneurs (qui produisent les verrats et les truies parentaux). Ce fonctionnement permet un contrôle précis de la qualité génétique et sanitaire de la semence. En effet les verrats ont un suivi sanitaire fin et le regroupement de la génétique permet une meilleure gestion de la consanguinité et du progrès génétique. Les jeunes porcs produits en élevage de sélection sont évalués sur leur génétique, le phénotype (morphologie, croissance, efficacité alimentaire etc.) et leur état sanitaire (sérologie, aplombs etc.). Les meilleurs individus sont soit conservés en élevage de sélection pour produire la génération suivante soit envoyés en CIA. Le nombre de verrats en CIA en France est estimé à 3400 (Ifip, 2013).

En CIA, deux catégories de verrats cohabitent, les verrats parentaux, dits de lignée « mâle » sélectionnés pour leur croissance, leur efficacité alimentaire et la qualité de la viande et les verrats grands parentaux dits de lignée « femelle », ces verrats, sont destinés à produire les truies parentales et sont sélectionnés en plus sur les qualités maternelles telles que le nombre de tétines fonctionnelles ou le nombre de porcelets sevrés. Les porcs charcutiers sont issus du croisement d'un verrat parental, souvent de race pure et d'une truie parentale, qui peut être de race pure ou croisée. La demande en truie étant bien inférieure à la demande en porcs charcutier, la gestion des verrats de lignée « mâle » et des verrats de lignée « femelle » diffère. En effet les verrats de lignée « mâle » doivent avoir une production de semence importante pour faire face à la demande et vont avoir des carrières longues de l'ordre de deux ans. La demande en semence de lignée « femelle » est plus réduite et plus variable ce qui entraine des fréquences de collectes et des durées de carrière inférieures. Le prix d'un verrat en CIA est relativement faible (par rapport à un taureau reproducteur par exemple) et le taux de renouvellement est important (de l'ordre de 60%) donc la réforme est une problématique importante. Les motifs de réformes sont nombreux et regroupés en plusieurs catégories : la génétique, l'état sanitaire, la libido, la qualité de la semence, le comportement et la demande.

La réforme pour cause génétique permet de faire de la place pour de nouveaux verrats ayant un niveau génétique plus élevé.

L'état sanitaire est hautement contrôlé pour éviter la propagation de maladies dans les élevages, un bon état sanitaire et notamment de bons aplombs permet également au verrat d'être productif.

La collecte de semence se fait sur des mannequins, les verrats sont entrainés pendant la phase de quarantaine à monter sur le mannequin pour être collectés. Certains verrats peuvent manquer de libido ce qui augmente le temps passé à la collecte ou peut mener à un échec de collecte. De la prostaglandine (Estienne, 2014) peut être utilisée pour faciliter de débourrage ou lors des échecs de collecte. En cas d'échecs répétés et d'injections inefficaces, les verrats sont réformés.

Les caractéristiques de la semence, leurs facteurs de variation et leur importance économique sont détaillés dans la partie « Caractéristiques de la semence » ci-dessous.

Les verrats agressifs peuvent être dangereux pour eux ou pour les animaliers lors des manipulations et des collectes.

Les verrats grands parentaux de lignée « femelle » sont choisis individuellement par les éleveurs sélectionneurs alors que les verrats parentaux de lignée « mâle » font face à une demande par type génétique. Ainsi les verrats grands parentaux peuvent être réformés par manque de demande.

1.2.5.2 Facteurs de variation des caractéristiques de la semence

La spermatogénèse, c'est-à-dire le processus de production des spermatozoïdes ou gamètes mâles à partie de cellules souches (Figure 10), s'effectue à partir de la puberté et de manière continue dans les testicules. Le verrat se distingue des autres mammifères avec un rapport poids des testicules sur poids du corps (4,2.10-3), un nombre de spermatozoïdes produits par jour (16 milliards de spermatozoïdes par jour) et une capacité de stockage des spermatozoïdes élevés (185 milliards). La spermatogénèse s'effectue à une température inférieure à la température corporelle et peut être sensible aux changements de température ambiants (Le Roux 2002).

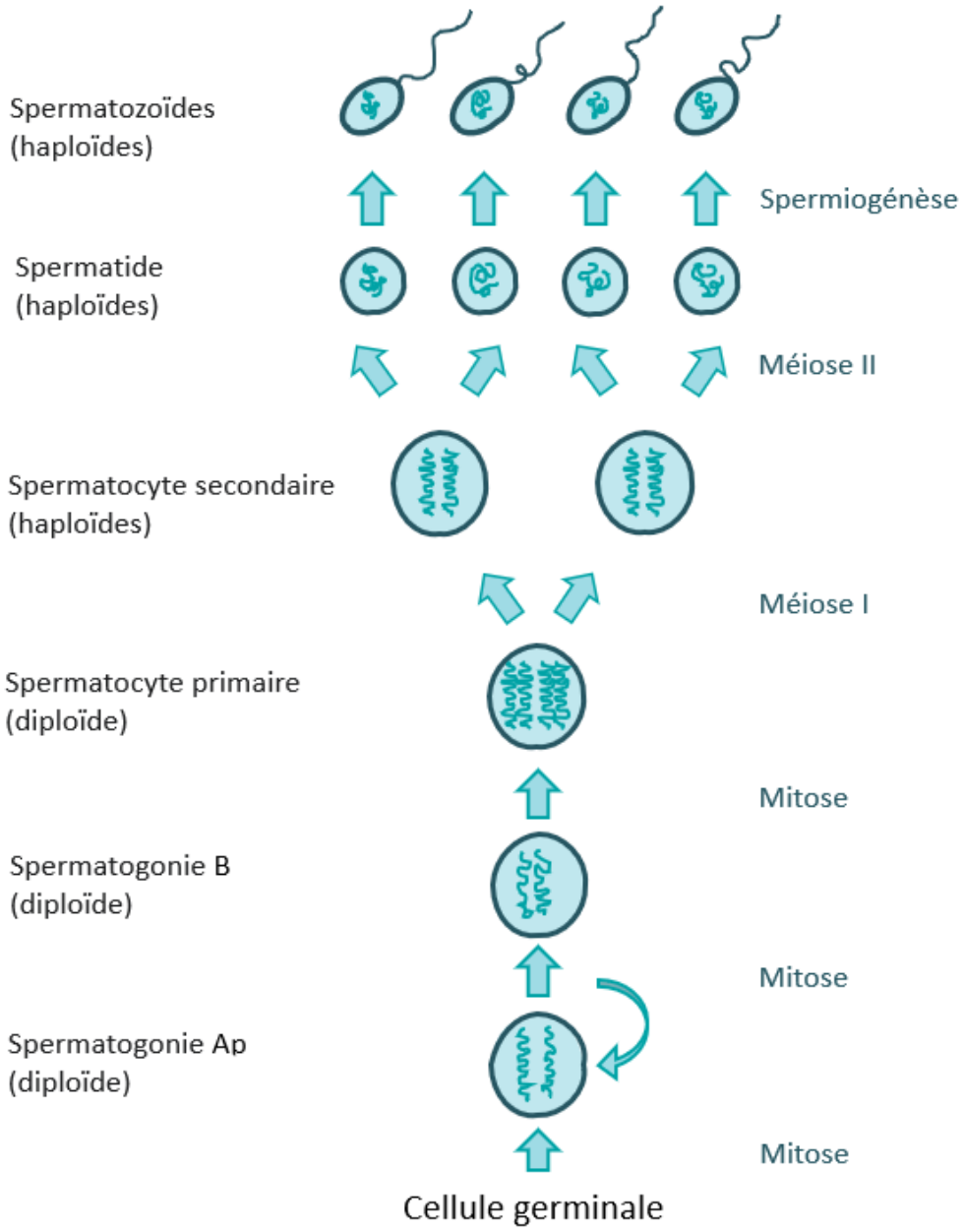


Figure 10 – Représentation schématique de la spermatogénèse chez les mammifères (d'après Yan Cheng 2010).

Nous allons parler de cinq caractéristiques de semence couramment utilisées pour catégoriser la semence des verrats. Ces caractéristiques se séparent en deux catégories, les indicateurs de la quantité de semence qui sont le volume total de semence par éjaculat, la concentration en spermatozoïdes et le nombre total de spermatozoïdes par éjaculat, calculé à partir des deux caractéristiques précédentes et les indicateurs de la qualité de la semence qui comprennent la motilité, parfois appelée viabilité qui représente le pourcentage de spermatozoïdes capables de se déplacer dans une direction et le pourcentage de spermatozoïdes anormaux qui représente le pourcentage par éjaculat de spermatozoïdes présentant des défauts de morphologie (Marques et al., 2017).

Les caractéristiques de la semence sont liées entre elles avec des corrélations génétiques variables selon les races comprises entre 0,81 et 0,91 pour la motilité et la concentration, entre 0,05 et 0,23 pour la motilité et le nombre de spermatozoïdes et entre 0,10 et 0,25 pour la concentration et le nombre de spermatozoïdes. Les caractéristiques de la semence sont également liées à la libido avec des corrélations génétiques comprises entre -0,41 et - 0,06 pour la motilité, entre -0,55 et -0,17 pour la concentration, entre -0,34 et - 0,04 pour le nombre de spermatozoïdes, (Chang et al., 2017).

L'étude des caractéristiques de la semence est intéressante car c'est un indicateur rapide à mesurer de la fertilité des verrats, la motilité et le nombre d'anormaux étant corrélés au nombre total de porcelets nés (de Araujo Lima et al., 2015). Les caractéristiques de la semence ont également un impact financier important avec des valeurs économiques allant jusqu'à 1,44 $/ml pour le volume, 0,83 $/ x$10^3$ spermatozoïdes/mm^3 pour la concentration 12,66 $/% de motilité et -10,88 $/% d'anormaux, ces valeurs sont pour une collecte par semaine et diminuent lorsque le rythme de collecte augmente (González-Peña et al., 2015).

1.2.5.2.1 Effets de l'environnement sur les caractéristiques de la semence

La saison a une influence importante sur les caractéristiques de la semence, cependant les effets peuvent être variables en fonction des régions et des types génétiques et donc des études.

Dans une étude réalisée en République Tchèque sur des verrats Czech Meat Pig, Duroc, Hampshire, Landrace, Large White, Large White tchèques, Pietrain et des croisements de ces races, le nombre de spermatozoïdes fonctionnels diminue pendant les mois de printemps et d'été et augmente pendant l'automne. Le nombre de spermatozoïdes fonctionnels correspond au nombre de spermatozoïdes total corrigé par le pourcentage de spermatozoïdes anormaux et par le pourcentage de spermatozoïdes motile (Smital, 2009). Chez des verrats Piétrain, Landrace et Duroc élevés en Allemagne, la motilité est diminuée en été et en automne par rapport au printemps et à l'hiver (Ibănescu et al., 2017). Au printemps et en hiver, des verrats Hypor élevés en Pologne ont une concentration spermatique supérieure par rapport à l'été et à l'automne, un nombre de spermatozoïdes total supérieur au printemps et une motilité plus importante au printemps et en été. La morphologie des spermatozoïdes change également avec une tête plus large au printemps et plus petite en automne ce qui pourrait être lié à l'augmentation de la fertilité à cette période (Górski et al., 2017).

Les changements de saison combinent des changements de température et de luminosité. Une hausse de température est associée à une augmentation du pourcentage d'anormaux et à une baisse de la motilité (Flowers, 2015). Chez des verrats Yorkshire élevés dans des pièces avec contrôle de la température, le volume de semence n'est pas impacté par le stress thermique alors que la motilité est fortement impactée au bout de deux semaines de traitement et remonte progressivement pendant 6 semaines après le stress thermique (Wettemann et al., 1979). Dans une étude montrant les effets d'un

stress thermique aigu de 72h sur des verrats Yorkshire, Poland China et des croisements réciproques de ces deux races, la concentration est affectée 28 jours après le traitement et reste ensuite affectée pendant 28 jours une évolution similaire est observée pour le nombre total de spermatozoïdes et la motilité avec des délais légèrement plus courts pour la motilité. Les effets sur le pourcentage d'anormaux commencent 12 jours après le traitement et se poursuivent jusqu'au 44^{ième} jour après le traitement (McNitt et First, 1970). Les effets de la température sur la semence ont été montrés comme moins importants chez les animaux jeunes (10 mois) que chez les animaux matures (Huang et al., 2010). Les études se contredisent sur les potentiels effets d'un changement de la photopériode (Flowers, 2015), une étude en milieu Méditerranéen sur des croisements de Landrace, Large White, Duroc et des croisés Duroc x Pietrain et des verrats hybrides ne montre pas d'effets importants de la photopériode sur les caractéristiques de la semence (Rivera et al., 2005). Une étude polonaise (Knecht et al., 2013) sur des verrats Landrace polonais, Large White polonais et Piétrain, montre un effet favorable de la photopériode sur le volume de semence et la motilité dépendant de la race. Les verrats croisés sont les plus sensibles aux changements de la photopériode alors que les verrats Large White polonais semblent être moins influencés.

Une étude réalisée en 1996 sur des verrats Landrace croisés Large White montre qu'une inoculation du virus du Syndrome dysgénésique et respiratoire du porc (SDRP) entraine une augmentation du pourcentage d'anormaux et une diminution de la motilité jusqu'à 49 jours après l'inoculation (Prieto et al., 1996). Plusieurs maladies infectieuses telles que la brucellose, leptospirose, la chlamydiose, la maladie d'Aujezsky, et des infections au rubulavirus et aux picornavirus ont été reportées comme diminuant la qualité de la semence. Des pathologies testiculaires telles que des varicocèles, des fibroses, des inflammations ou des hémorragies seraient des causes de stérilités reportées par une étude à l'abattoir sur des verrats réformés pour cause de stérilité (Rodriguez et al., 2017). Des vaccins permettent d'éviter certaines de ces maladies, cependant les vaccins pourraient également avoir un effet délétère sur les caractéristiques de la semence. En effet un vaccin contre le SDRP entrainerait une diminution de la viabilité des spermatozoïdes et de la concentration (Papatsiros et al., 2011).

1.2.5.2.2 Effets de la conduite d'élevage sur les caractéristiques de la semence

De nouveaux spermatozoïdes matures sont produits à un rythme de 4 à 7 jours. Pour avoir le plus grand nombre de spermatozoïdes fonctionnels et éviter au mieux les spermatozoïdes immatures ou trop vieux, un intervalle de collecte autour de 5 jours est considéré comme idéal. Au-dessus de 7 jours, il y aurait une augmentation du nombre de spermatozoïdes anormaux (Flowers, 2015). Le volume de semence, le nombre de spermatozoïdes, la concentration et la motilité augmentent en fonction de l'intervalle de collecte pour des intervalles compris entre 2 et 7 jours. Les effets de l'intervalle de

collecte dépendent de l'âge des verrats, les verrats âgés de 10 à 12 mois semblent plus impactés par l'intervalle de collecte alors que les verrats de 8 à 9 mois sont plus fortement impactés par les effets de la saison (D Knecht et al., 2017). D'après (Smital, 2009) le nombre de spermatozoïdes fonctionnels augmente progressivement pour des intervalles compris entre 1 et 10 jours pour atteindre un plateau entre 10 et 21 jours.

L'alimentation semble influencer les caractéristiques de semence de manière marginale. Une revue de (Kemp et Den Hartog, 1989) conclut que l'effet de l'apport énergétique et protéique sur les caractéristiques de la semence semble très faible. Les carences en énergie et en protéines doivent être importantes et de longue durée (6-8 semaines) pour avoir un effet sur la semence. Cependant, des effets sur la libido semblent visibles plus précocement (Flowers, 2015; Wilson et al., 2004). L'ajout de vitamines permettrait de diminuer le pourcentage d'anormaux lors de fréquences de collectes importantes mais les études se contredisent sur l'existence ou non d'effets des micro nutriments sur la semence (Flowers, 2015). Une supplémentation en sélénium et en vitamine E dans l'alimentation augmenterait la concentration et la mobilité spermatique (Wilson et al., 2004), cependant les doses efficaces sont supérieures aux doses maximales autorisées dans certains pays. Si le bénéfice de l'ajout de micronutriments dans l'alimentation ne fait pas consensus, l'excès de certains nutriments ou de toxines peut avoir des effets négatifs sur les capacités de reproduction. En effet les mycotoxines ont un effet négatif sur les caractéristiques de la semence (Wilson et al., 2004). Un excès de cuivre, une carence en fer dans le sérum et la présence de plomb dans le plasma séminal ont une influence négative sur la qualité de la semence (motilité et pourcentage de spermatozoïdes anormaux) (Wu et al., 2019), cependant aucun lien significatif n'a été trouvé avec le manganèse et sélénium dans le sérum et avec le cadmium dans le plasma séminal.

La saison de naissance des verrats à un impact sur les caractéristiques de leur semence, en effet les verrats nés au printemps produisent un volume de semence plus important que les verrats nés en été. Les verrats nés en hiver et en été ont une concentration et un nombre de spermatozoïdes motiles plus élevés que les verrats nés au printemps pour lesquels ces caractéristiques sont plus élevées que pour les verrats nés en automne. Les effets de la saison de naissance sur les caractéristiques de la semence sont visibles sur des verrats Large White polonais et Landrace polonais mais les effets ne sont pas visibles chez les verrats Duroc croisés Piétrain (Knecht et al., 2014).

La croissance intra-utérine et pendant la lactation aurait également un effet sur les capacités de reproduction. En effet, le poids à la naissance est positivement lié à la taille des testicules et la production spermatique (Auler et al., 2017; Flowers, 2015). Les porcelets élevés en petites portées (6

contre 10) ont une croissance plus importante et un plateau de production de spermatozoïdes plus haut et atteint plus rapidement que ceux élevés en grandes portées.

L'âge de mise à la reproduction a un effet sur la production de semence pendant la carrière des verrats. Des verrats mis à la reproduction à un âge compris entre 5 et 7 mois auraient une semence de moins bonne qualité que les verrats mis à la reproduction à 8 ou 9 mois (Wang et al., 2019).

Les effets du logement des verrats sur les caractéristiques de la semence sont peu étudiés. Les verrats élevés en boxes (1,8 x 2,5 m) plutôt qu'en stalles (0,9 x 2,1 m) produisent un volume de semence et un nombre total de spermatozoïdes plus important (Flowers, 2015), cependant l'effet est faible et variable d'un individu à l'autre. Le logement en groupe des jeunes verrats jusqu'à la réussite de leur deuxième collecte aurait également des effets positifs sur la libido et le nombre total de spermatozoïdes (Rodriguez et al., 2017).

1.2.5.2.3 Effets liés à l'animal sur les caractéristiques de la semence

Le volume de l'éjaculat augmente au cours de la puberté et jusqu'à 8 à 12 mois (Cameron, 1985). Le volume, la concentration et le nombre total de spermatozoïdes sont corrélés positivement au poids vif (Cameron, 1985). Dans une étude réalisée sur des verrats Landrace polonais, Large White polonais, Duroc, Pietrain, Hampshire et des croisements de ces races le volume, le nombre de spermatozoïdes total et le nombre de spermatozoïdes motiles augmentent progressivement entre 8 et 30 mois, la concentration au contraire diminue pendant cette période (D. Knecht et al., 2017). Chez des verrats Duroc, le pic de production et de qualité de semence a lieu à un âge compris entre 38 et 46 mois pour les verrats élevés dans un environnement frais (entre 14.0°C et 22.7°C) et entre 30 et 36 mois pour les verrats élevés avec des températures élevées (entre 22.9°C et 29.9°C), ce qui correspond à l'âge de fin de croissance de l'espèce (environ 3 ans). Une fois le pic de production atteint la quantité et la qualité de la semence diminue progressivement avec l'âge du verrat jusqu'à atteindre un seuil inacceptable pour les CIA. Cette durée de production acceptable est 26,8 mois en milieu chaud et 34,8 mois en milieu tempéré pour le volume et de 23,9 ; 23,6 et 21,1 mois en milieu chaud et entre 30,9 ; 31,5 et 40 mois en milieu tempéré pour le nombre de spermatozoïdes, la mobilité et les pourcentage d'anormaux (Huang et al., 2010). La durée du pic de production et du pic de qualité est plus importante et la diminution due à l'âge est plus lente en milieu tempéré qu'en milieu chaud.

La génétique joue également un rôle important dans les capacités de reproduction des verrats. En effet plusieurs études montrent que les caractéristiques de la semence (volume, nombre de spermatozoïdes, libido, motilité, nombre de spermatozoïdes anormaux et pourcentage de spermatozoïdes anormaux) et la fertilité des verrats (nés totaux) dépendent du type génétique et de

l'individu (Broekhuijse et al., 2012 ; McNitt et First, 1970 ; Savić et Petrović, 2015 ; Smital, 2009 ; Wu et al., 2019). Plusieurs études réalisées sur des types génétiques différents montrent également que les caractéristiques de semence sont héritables avec des héritabilités comprises entre 0,08 et 0,23 pour la motilité, entre 0,10 et 0,42 pour le nombre de spermatozoïdes, entre 0,04 et 0,34 pour le pourcentage d'anormaux et entre 0,21 et 0,23 pour le volume (Li et al., 2019 ; Marques et al., 2017). Il existe plusieurs gênes candidats qui influenceraient les caractéristiques de la semence. Parmi ces gènes candidats se trouvent les récepteurs ESR1 et ESR2 qui influencent le volume, la viabilité, la concentration et le nombre de spermatozoïdes vivants (Terman et al., 2006). Le gène du GNRHR (Gonadotropin Releasing Hormone Receptor) a un effet significatif sur la motilité et le pourcentage d'anormaux, le gène INHA (inhibin alpha) a un effet significatif sur le pourcentage d'anormaux et le gène INHBB (inhibin beta B) a un effet significatif sur la concentration en spermatozoïdes (Lin et al., 2006). L'allèle 1B du gène GPX-5 (glutathione peroxidase 5) est associé à une concentration en spermatozoïdes supérieure (MacKowski et al., 2004). Le gène ACTN1 (alpha-actinin 1) est associé à la fertilité des verrats alors que le gène ACTG2 (gamma-actinin2) est associé au volume de la semence (Wimmers et al., 2005). Le gène CYP21 (steroid 21-hydroxylase) a un effet significatif sur le pourcentage de spermatozoïdes normaux et le nombre de spermatozoïdes par éjaculat (Kmiec et al., 2002).

Les stéroïdes sexuels, ont un rôle dans le développement néonatal et pubertaire des fonctions reproductrices, ce qui peut suggérer des effets sur les caractéristiques de la semence des verrats adultes. A notre connaissance ce sujet est peu étudié. Une étude de Berger et Conley, (2014) montre que des verrats traités avec un inhibiteur de la production d'estrogènes testiculaires (Letrozole) de 1 à 6 semaines d'âge ou de 11 à 16 semaines d'âge ont des caractéristiques de semence et une libido similaires au lot témoin ce qui suggère qu'une diminution des taux d'estrogènes à un stade périnatal ou péri-puberté n'a pas d'impact sur la libido et les caractéristiques de semence des verrats lors de leur mise à la reproduction.

1.2.5.3 Les stéroïdes sexuels chez les verrats

L'œstradiol, tout comme la testostérone et l'androsténone, est un stéroïde produit dans les cellules de Leydig. L'œstradiol et la testostérone sont issus de la dégradation du cholestérol (**Figure 2**) en prégnénolone puis en progestérone ou en déhydroépiandrostérone puis en androsténe-dione (Parois et al., 2018; Annie Robic et al., 2014). L'androsténone, la testostérone et l'œstradiol partagent donc des précurseurs (cholestérol et prégnénolone) et enzymes (P450scc, P450c17 et 3β-HSD) ce qui peut expliquer les corrélations moyennes à élevées trouvées entre ces stéroïdes. En effet des corrélations génétiques de 0,83 à 0,95 et phénotypiques de 0,4 à 0,59 sont estimées entre l'androsténone et

l'œstradiol. Les corrélations entre l'androsténone et la testostérone sont plus faibles. Les corrélations phénotypiques sont comprises entre 0,20 et 0,25 et les corrélations génétiques entre 0,32 et 0,95 (Grindflek et al., 2011 ; Parois et al., 2015).

Chez le porc, contrairement aux autres espèces de mammifères, une quantité importante d'œstrogènes sont synthétisées par les testicules. Lors de la mise en place de la puberté les concentrations plasmatiques en testostérone et en œstradiol augmentent progressivement jusqu'à atteindre un plateau autour de 8 mois d'âge. Les concentrations plasmatiques en œstrogènes chez les verrats peuvent dépasser les concentrations mesurées chez les truies en œstrus (Claus et Hoffmann, 1980). Les œstrogènes, dont l'œstradiol, jouent un rôle important dans le développement néonatal des testicules, ainsi une inhibition de la synthèse des estrogènes chez des jeunes porcs mène à un retard de la mise en place de la puberté (At-Taras et al., 2008). Des mutations des gènes des récepteurs aux estrogènes (ESR1, allèles A et B et ESR2, allèles C et D) induisent également des modifications significatives des caractéristiques de la semence. Ainsi les génotypes AA pour le récepteur ESR1 ont un volume, une viabilité et un nombre de spermatozoïde supérieur et une concentration inférieure par rapport aux génotypes BB. Pour le récepteur ESR2 les génotypes CC ont un volume et un nombre de spermatozoïdes vivant, supérieur mais une concentration et une viabilité inférieures aux génotypes DD (Terman et al., 2006). Ces récepteurs ESR1 et ESR2 sont présents sur les cellules de Sertoli des jeunes porcs et une diminution des estrogènes endogènes conduisent à une augmentation du nombre de cellules de Sertoli chez les porcelets (Ramesh et al., 2007). A l'inverse l'apport d'œstradiol endogène diminue le nombre de cellules de Sertoli ce qui confirme le rôle de l'œstradiol comme régulateur de la production des cellules de Sertoli chez les porcelets (Berger et Nitta-Oda, 2018). Chez des porcs castrés traités à la testostérone, avec ou sans traitement à l'œstradiol ou à l'œstrone, il a été montré que les œstrogènes agissent en synergie avec la testostérone sur les glandes sexuelles accessoires avec une reprise de certaines activités sécrétrices et sur le comportement sexuel des porcs (Joshi et Raeside, 1973). Les œstrogènes auraient également un rôle anabolisant chez les verrats qui participerait à la mise en place de leur morphologie spécifique (Fowler 1976 d'après Claus et Hoffmann, 1980). Une étude plus récente suggère que les œstrogènes et les androgènes sont également impliqués dans la croissance des porcs via une régulation de la synthèse des IGF-I (Insulin-like Growth Factor-1) et des IGFBP (Insulin-like Growth Factor-Binding Protein), cette implication expliquerait les différences de performances constatées entre les types génétiques (Clapper et al., 2000).

La concentration en scatol du tissu adipeux dépend de l'activité des cytochromes CYP2E1 et CYP2A impliqués dans la phase I (Zamaratskaia et al., 2005). Plusieurs études ont montré, in vitro, un effet d'inhibition de l'androsténone et d'autres stéroïdes comme l'œstradiol et la testostérone sur l'activité des cytochromes CYP2E1 et CYP2A (Chen et al., 2008; Doran et al., 2002; Tambyrajah et al., 2004; Zamaratskaia et al., 2007). Une concentration importante en androsténone ou en œstradiol pourrait donc avoir un effet défavorable sur la dégradation du scatol dans le foie et augmenterait donc, de

manière indirecte, la concentration en scatol du tissu adipeux. Cette relation entre les stéroïdes sexuels et le scatol expliquerait l'augmentation de la concentration en scatol dans le tissu adipeux au cours de la puberté (Zamaratskaia et Squires, 2009).

1.3 But de la thèse et méthodes utilisées

La Commission Européenne et la législation de certains pays souhaitent l'arrêt de la castration chirurgicale. Les consommateurs sont également de plus en plus sensibles au bien-être animal et sont majoritairement contre la castration des porcelets. Il est donc nécessaire de trouver une alternative à la castration pour éviter les problèmes d'odeur de verrat en respectant le bien-être animal. Les alternatives proposées actuellement sont l'immunocastration qui représente un surcoût de 3 à 4€ par porc et peut être confrontée à des problèmes d'acceptabilité, le tri de semence qui est actuellement trop long et trop couteux pour être mis en place en routine chez l'espèce porcine. L'édition de génome, considérée en Europe comme un OGM (Organisme Génétiquement Modifié) et soumises aux mêmes réglementations rigoureuses, est, quant à elle, très couteuse et peut poser des problèmes de gestion des populations. Et enfin, l'élevage de mâles entiers en adaptant les systèmes d'élevage et de gestion des carcasses pour limiter les risques d'odeur de verrat. Dans ce dernier scénario, la mise en place d'une sélection contre l'androsténone est une solution à envisager. En effet les deux principales molécules responsables de l'odeur de verrat sont l'androsténone, un stéroïde produit dans les testicules, lié aux stéroïdes sexuels (œstradiol et testostérone) et très héritable. Et le scatol, un composé odorant produit par les bactéries du tube digestif et dont la variabilité est principalement régie par des facteurs environnementaux. La sélection contre l'androsténone serait une alternative viable à long terme à condition de ne pas impacter négativement les performances des animaux. Cette sélection est déjà pratiquée depuis plusieurs années par certains organismes et montre des résultats satisfaisant sur les risques d'odeur de verrat. Cependant, ses effets potentiels sur les autres caractères d'intérêt n'ont pas été complètement évalués.

Les stéroïdes sexuels ont un effet sur la croissance des porcs et un effet anabolisant qui modifie la structure des muscles (Fowler 1976 d'après Claus and Hoffmann, 1980). Une sélection contre l'androsténone pourrait donc impacter les performances des porcs charcutiers. Les stéroïdes sexuels semblent impliqués dans la fréquence et l'intensité des comportements agonistes qui peuvent avoir un effet défavorable sur le bien-être animal. Les stéroïdes sexuels et particulièrement l'œstradiol et la testostérone sont également impliqués dans le développement pubertaire des verrats et dans le maintien de la libido, une diminution de la production des stéroïdes pourrait impacter la mise en place de la puberté, la libido et les capacités de reproduction des verrats.

Le principal but de ce travail de thèse était d'évaluer les éventuels impacts d'une sélection contre l'androsténone sur la croissance, la qualité de la viande et le comportement des porcs charcutiers et la mise en place de la puberté, la libido, la durée de carrière et les capacités de reproduction des verrats et de confirmer la possibilité d'utiliser l'œstradiol plasmatique comme proxy de l'androsténone pour faciliter la sélection. Pour remplir cet objectif quatre questions ont été posées :

1 - Quelles sont les relations génétiques entre l'androsténone, l'œstradiol, les performances des porcs charcutiers et les comportements agonistes ?

2 - L'œstradiol plasmatique peut-il servir de proxy de l'androsténone dans le tissu adipeux dorsal ?

3 - Quelles sont les relations entre l'odeur de verrat, la mise en place de la puberté, la libido et les caractéristiques de la semence des verrats matures ?

4 - Quels sont les effets de l'œstradiol, proxy de l'androsténone, sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière des verrats ?

Une première étude a été réalisée pour répondre aux deux premières questions. Pour cela nous avons estimé les relations génétiques entre l'androsténone, l'œstradiol et des caractères de croissance, d'efficacité alimentaire, de qualité de viande et de carcasse et de comportement pour les porcs charcutiers. L'étude a été réalisée sur une double population apparentée composée de 670 porcs de race pure et de 734 porcs issus de croisement. Les paramètres génétiques ont été estimés par REML (Restricted Maximum Likelihood) en utilisant le logiciel VCE6.

Une deuxième étude a été réalisée pour répondre aux questions 2, 3 et 4. Un phénotypage fin a été réalisé sur une population de 114 verrats de trois types génétiques différents (Duroc, Landrace et Piétrain) en station expérimentale. Des analyses multivariées ont permis d'estimer les relations phénotypiques entre l'œstradiol et l'androsténone d'une part et entre les composés odorants et les caractéristiques de la semence et la libido d'autre part. Dans une seconde partie, les données ont été analysées grâce à des modèles linéaires pour estimer les effets de l'androsténone et de son proxy, l'œstradiol plasmatique, sur les caractéristiques de la semence et la libido des verrats.

Une troisième étude a été réalisée pour répondre à la quatrième et dernière question en confirmant, grâce à des données de terrain, les résultats des données expérimentales de la seconde étude. L'étude a porté sur 257 verrats en centres d'insémination commerciaux. La population était composée de cinq types génétiques (deux lignées paternelles et trois lignées maternelles). Ces verrats ont subi, en plus du phénotypage de routine, des tests hormonaux et comportementaux. Des modèles linéaires mixtes ont été réalisés pour estimer les effets de l'œstradiol plasmatique (proxy de l'androsténone) sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière des verrats.

II

Paramètres génétiques entre risque d'odeur de verrat et caractères de performances chez les porcs charcutiers



Article publié dans *Animal*

Abstract publié dans Advances in Animal Biosciences

En 2009, le premier programme de sélection contre l'odeur de verrat a officiellement vu le jour dans des populations commerciales en Europe. Depuis, plusieurs organismes de sélection ont également mis en place un programme de sélection pour diminuer les risques d'odeur de verrat chez les porcs charcutiers sans avoir recours à la castration. Ces programmes donnent des résultats satisfaisants en réduisant effectivement le pourcentage de porcs odorants. Cependant, les conséquences de cette sélection sur les autres caractères d'intérêt n'ont pas été montrées. Les stéroïdes sexuels ont un effet anabolisant qui contribue à la croissance et à la composition corporelle des porcs mâles entiers. Les stéroïdes sexuels sont également impliqués dans la mise en place de comportements agonistes ou de monte qui peuvent causer des lésions et nuire au bien-être des animaux. Cet aspect est d'autant plus important dans le cadre de l'élevage de mâles entiers car ils sont plus sujets à ces comportements indésirables. L'androsténone étant un stéroïde sexuel, une diminution de sa concentration dans le gras pourrait diminuer également la production des autres stéroïdes sexuels et avoir un impact sur les performances des porcs charcutiers ou la fréquence des comportements agonistes. Le but principal de cette étude est d'évaluer les relations entre l'androsténone et les caractères d'intérêt chez les porcs charcutiers. Le but secondaire est de confirmer que l'œstradiol plasmatique peut être utilisé comme proxy de l'androsténone pour faciliter la sélection. En effet l'œstradiol se mesure facilement sur des animaux vivants candidats à la sélection, alors que l'androsténone nécessite un prélèvement de gras par biopsie et des analyses biochimiques longues et couteuses.

Un total de 670 verrats de race Piétrain (d'un âge moyen de 165 jours) et 734 verrats croisés Piétrain et Large white (d'un âge moyen de 155 jours) ont été phénotypés en station expérimentale. Les deux groupes d'animaux sont issus des mêmes verrats Piétrain, ce qui permet d'avoir un apparentement entre les deux populations. Des caractères de croissance (gain moyen quotidien, consommation moyenne journalière et indice de consommation), de qualité de viande (pourcentage de viande maigre, rendement de carcasse, pH de la longe et du jambon, lipides intramusculaires et exsudation en mesure traditionnelle et pourcentage de viande maigre, surface et densité de la noix, densité du fémur et ratio de jambon sur os par tomographie assistée par ordinateur), de comportement (comptage des lésions à l'entrée en engraissement, avant abattage et sur carcasse) et les stéroïdes sexuels (androsténone dans le gras dorsal, œstradiol et testostérone dans le plasma) ont été mesurés. Les paramètres génétiques ont été estimés pour chacun de ces caractères pour les individus purs et croisés. La structure de la population permet d'estimer les relations entre les animaux de race pure et

leurs apparentés croisés, ce qui donne un aperçu des effets de la sélection (réalisée sur les animaux purs) sur les porcs charcutiers (issus de croisement).

Nous avons estimé des corrélations génétiques élevées entre l'œstradiol plasmatique et l'androsténone dans le gras (r_g = 0,57 en pur et r_g = 0,71 pour les croisés), ce qui confirme la possibilité d'utiliser l'œstradiol plasmatique comme proxy de l'androsténone.

Une sélection pour diminuer l'androsténone ou l'œstradiol chez les porcs purs aurait des conséquences favorables pour les porcs croisés apparentés avec, entre autres, une augmentation du rendement de carcasse et du pourcentage de viande maigre et une diminution du nombre de lésions et de l'indice de consommation.

Cette étude confirme que l'œstradiol peut servir de proxy de l'androsténone pour faciliter la sélection génétique contre l'odeur de verrat et suggère qu'une telle sélection aurait des effets favorables sur les performances des porcs charcutiers et la fréquence des comportements agonistes.

Animal, page 1 of 9 © The Author(s) 2020. This is an Open Access article, distributed under the terms of the Creative Commons Attribution licence (http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/), which permits unrestricted re-use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.
doi:10.1017/S1751731120000105

animal

Genetic determinism of boar taint and relationship with growth traits, meat quality and lesions

C. Dugué[1†], A. Prunier[2], M. J. Mercat[3], M. Monziols[3], B. Blanchet[4] and C. Larzul[1]

[1]*GenPhySE, université de Toulouse, INRAE, ENVT, 24, chemin de Borde-Rouge - Auzeville Tolosane 31326, F-31326 Castanet-Tolosan, France;* [2]*PEGASE, INRAE, Agrocampus Ouest, 16 le clos, F-35590 St-Gilles, France;* [3]*IFIP, La Motte au Vicomte, F-35650 Le Rheu, France;* [4]*UEPR, INRAE, Domaine de la Prise, F-35590 Saint-Gilles, France*

(Received 20 September 2019; Accepted 7 January 2020)

Breeding entire males is an alternative to surgical castration to improve their welfare. However, entire males may have a major quality defect called boar taint. Boar taint is partly due to the presence of androstenone in fat. In this study, we estimated the genetic parameters between androstenone and production traits to evaluate the consequences of selection against boar taint for traits of interest. We focused on growth traits, meat quality, lesions, hormone levels and computerised tomography measurements in purebred Piétrain (P) or Piétrain cross Large White (X) entire males. The number of measured animals varied from 670 P and 734 X for hormones concentrations to 553 P and 645 X for computerised tomography measurements. Skin lesions were measured on live pigs shortly after mixing, at the end of the fattening period, and on carcasses. Heritabilities of traits measured by tomography ranged from low to high: femur density (P: 0.34, X: 0.69), loin eye area (P: 0.53, X: 0.88) and loin eye density (P: 0.12, X: 0.18). The mean number of lesions at each stage was lower in purebred pigs than in crossbreds (entering the fattening stage 4.01 in P and 4.68 in X; before slaughter 3.72 in P and 4.22 in X; on carcass 4.50 in P and 4.96 in X). We also observed a decrease in the average number of lesions between the two stages in live pigs. We found high genetic correlations between stages in purebred pigs (0.74 to 0.76) but low correlations (−0.30 to 0.29) in crossbred pigs. Selection aiming to decrease fat androstenone is feasible ($h^2 = 0.57$ in P and $h^2 = 0.71$ in X). It would have overall positive effects on meat production and quality traits. Selection aiming to reduce plasma oestradiol would strongly reduce the level of fat androstenone ($rg = 0.89$ in P and $rg = 0.84$ in X). Selection against oestradiol is easier and less invasive since it would only require a blood sample rather than a fat biopsy in live animals.

Keywords: androstenone, oestradiol, heritability, aggressiveness, carcass

Implications

Castration of piglets involves animal welfare, economic and environmental issues and should be stopped. The aim of reducing compounds responsible for boar taint via genetic selection is to put a halt to castration of piglets. Understanding the genetic relationship between boar taint compounds and meat quality, growth traits and agonistic behaviour should determine how to select against these boar taint compounds without jeopardising other traits of interest. The results of our research suggest that indirect selection against androstenone by reducing the concentration of oestradiol in the blood should enable easier selection against boar taint without detrimental effect on the studied traits.

Introduction

Surgical castration of piglets is widely practiced in Europe. The advantages are improved meat quality and easier to raise animals due to reduced aggressive and sexual behaviours (for a review, see Von Borell *et al.*, 2009). However, castration is a painful practice which is highly contested for animal welfare reasons. European pig stakeholders consequently decided to consider ending male piglets' surgical castration without anaesthesia (Anonymous, 2010). Ending surgical castration would also have positive effects on carcass quality (leaner meat), feed efficiency and hence on production costs and environmental footprint.

Entire males may have a meat quality defect called boar taint. It is very well established that two major compounds are responsible for tainted carcasses (For reviews, see Lundström *et al.*, 2009; Parois *et al.*, 2018). Boar taint is mainly due to the accumulation of androstenone and indole compounds, especially skatole, in fat tissues. The positive relationship between androstenone and skatole contents has been largely documented (for a review, see Zamaratskaia and Suires, 2009). Recent observations suggest that plasma oestradiol measured before slaughter would be a good indicator of the stage of sexual maturation and androstenone accumulation in fat (Prunier, *et al.*, 2016).

† E-mail: claire.dugue@inrae.fr

Numerous environmental factors can influence skatole levels (Wesoly and Weiler, 2012; Parois *et al.*, 2018), whereas genetic factors are particularly important for androstenone. Genetic selection is thus a valuable option to reduce the risk of boar taint. High genetic correlations between fat androstenone and plasma oestradiol have already been estimated (Grindflek *et al.*, 2011; Parois *et al.*, 2015). As plasma oestradiol is easier, cheaper and faster to measure in live animals than fat androstenone, it would be an efficient criterion for selection against boar taint. This selection could also have a positive impact on the behaviour of male pigs by limiting sexual behaviours and aggressiveness, as already suggested in Parois *et al.* (2015). Previous studies estimated low genetic correlations between fat androstenone or skatole level and growth rate or carcass composition (Windig *et al.*, 2012; Strathe *et al.*, 2013). Merks *et al.* (2010) estimated low genetic correlations between fat androstenone and daily gain (0.19) and between fat skatole and daily gain (−0.33). However, up to now, few authors have focused on genetic parameters linking boar taint risk and behavioural and meat quality traits.

Before selecting against fat androstenone or plasma oestradiol in a purebred line, it would also be of interest to evaluate possible consequences in crossbred animals since in pigs, selection is carried out in purebred lines. In addition to boar taint, the evaluation should include phenotypes linked to behaviour, growth and carcass quality.

The aims of the present study were to estimate (1) the genetic parameters concerning androstenone and other traits of interest in a population of pure Piétrain and a population of Piétrain × Large White cross pigs and (2) the consequences of selection against fat androstenone or plasma oestradiol. The results of the present study are based on a data set that was partly used in previous papers (Parois *et al.*, 2015; Parois *et al.*, 2017).

Preliminary results are presented in Dugué *et al.* (2018).

Material and methods

Animals and management

Piétrain (P) and Piétrain × Large White (X) entire male pigs were collected on selection and multiplication farms. Both purebred and crossbred pigs were offspring from the same 96 purebred Piétrain sires. Piglets were transported to a central testing station (Le Rheu, France) at 28 to 35 days of age. Entire males were first housed in groups of 6 up to 28 kg on average. At the fattening stage, animals of the same genotypes from two different pens were mixed with free access to water and a space allowance of 1 to 1.2 m^2/pig. Animals were fed *ad libitum* at an electronic single-space feeder (ACEMA64), with pellets of standard composition (NE = 9.5 MJ/kg, total nitrogenous matter = 163 g/kg, digestible lysine content = 0.94 g/MJ NE and digestible tryptophan content = 1.7 g/kg). A total of 670 purebred Piétrain boars and 736 crossbred Piétrain × Large White boars were raised under the same conditions from post weaning to slaughter planned at the target live weight of 112 kg. Before slaughter, the animals were kept in their pen without access to food from the previous day at 1800 h until departure. During transport and lairage at the slaughterhouse, animals of the same genotypes from different pens were mixed. The mean duration between departure from the farm and slaughter was around 170 min with 20 min of transport and 150 min of lairage at the slaughterhouse. Animals were slaughtered in a commercial slaughterhouse, in compliance with national French regulations, by electrical stunning and immediate exsanguination. Carcasses were kept in a cold room at 4°C for 24 h.

Traits and measurements

Animals were weighed at the beginning of the growing period, around 35 kg of weight and the day before slaughter. Average daily gain (**ADG**) was calculated between 35 and 112 kg. The feed conversion ratio (**FCR**) and average daily feed intake (**ADFI**) were calculated from the total feed consumption recorded by the electronic feeder between 35 and 112 kg. Around 1 week before slaughter, in the morning, a 7 to 9 ml blood sample was collected in EDTA tubes by direct puncture of the external jugular vein. Blood samples were immediately centrifuged at 2500 **g** for 10 min at +4°C, and the plasma was stored at −20°C until analysis of testosterone and 17β-oestradiol with RIA kits (testosterone: Immunotech, Prague, Czech Republic, oestradiol: Orion Diagnostica, Espoo, Finland). The detection limit for testosterone was 0.2 ng/ml. The detection limit for oestradiol was 2.5 pg/ml.

On the day of slaughter, after cooling, the carcass was weighed. Carcass yield (**CY**) was calculated as the ratio of cold carcass weight to slaughter weight. The right half-carcasses were then cut following the standard procedure described by Métayer et Daumas (1998). Lean percentage (**L%**) was calculated from the weight of the primal cut using the equation provided by Daumas (2008). The left half-carcasses were analysed by IFIP computerised tomography (**CT**) scanner (Siemens emotion duo, Erlangen Germany) with the following acquisition protocol: 130 kV radiogenic tube voltage, radiogenic tube intensity 30 mA, cutting thickness 3 mm, FOV 500 mm × 500 mm, acquisition matrix 512 × 512, soft tissue reconstruction filter B30s. Tomographic images were analysed with ImageJ software (http://imagej.nih.gov/ij/) which enabled estimation of the lean percentage (**L%CT**), loin eye area (**LEA**), loin eye density (**LED**), femur density (**FemD**) and the ratio of ham muscle volume to femur length (**HFR**).

On the day after slaughter, a piece of backfat was sampled on the carcass in the neck region (between cervical and first dorsal ribs), vacuum-packed and stored at −20°C for further analysis. After thawing, a piece of fat weighing 10 to 20 g was heated and centrifugated at 11 200×**g** for 20 min at +4°C, and a 2 ml sample of the supernatant was used to extract androstenone with methanol. The compound was measured by HPLC (Batorek *et al.*, 2012). Concentrations are expressed per gram of the lipid fraction from adipose tissue. The limit of detection of the method was 0.24, 0.03

and 0.03 µg/g, respectively, for androstenone, skatole and indole (Batorek *et al.*, 2012).

pH was measured with a Xerolyt electrode (Mettler-Toledo, Australia) and a Sydel pH meter (Sydel, France) at 24 h (pH) in the *longissimus dorsi* (Ld) and the *semimembranosus* (Ham). A loin sample (weighing about 130 g) was cut from the right-half carcass at the 13th lumbar vertebra, trimmed, weighed, placed in a polystyrene punnet and stored at 4°C for 48 h at an angle of 40°C. The cut was then removed from the punnet, gently wiped and weighed. Drip loss (**DL**) was calculated as the ratio of weight loss to initial cut weight. The same cut was then stored in the punnet at −20°C for analysis of intramuscular fat (**IF**). The samples were thawed and kept at 5°C until IF was estimated by magnetic resonance imaging (AVANTO 1.5T, Siemens, Erlangen, DE) according to Davenel *et al.* (2012).

Skin lesions were observed at three periods. On live piglets, lesions were measured 48 h after entering the fattening pen (**LESFE**) and on the day before the departure of the first pen mate to the slaughterhouse. Skin lesions were also measured on both sides of the carcass after carcass cooling. Lesions more than 2 cm in length were recorded on both sides. If several small lesions were separated by less than 2 cm, only one lesion was counted.

Statistical analyses and genetic parameter estimation

Table 1 shows the number of animals, means, SD and minimum and maximum for all traits for purebred and crossbred pigs.

For testosterone, oestradiol and androstenone measurements, the detection limits of the assays were assigned to pigs whose levels were below these limits. Androstenone and sex hormones and skin lesion counts were normalised by logarithmic transformation before analysis. Heritability and genetic correlations were estimated using VCE6 software (Neumaier and Groeneveld, 1998). Supplementary Material Table S1 lists the statistical models used to estimate genetic parameters. Heritabilities and genetic correlations are considered low from 0.0 to 0.4, moderate from 0.4 to 0.6 and high from 0.6 to 1.

Table 1 *Number of animals, means and SD for all traits for purebred and crossbred pigs*

	Purebred			Crossbred		
Traits	Number	Mean	SD	Number	Mean	SD
ADG	654	939	98.5	717	1038	92.8
FCR	631	2.29	0.15	710	2.25	0.149
ADFI	631	2162	184	710	2342	224
L%	635	65.2	1.77	714	62.7	1.98
CY	637	80.4	1.31	715	79.3	1.25
pH Ld	657	5.58	0.14	734	5.62	0.16
pH Ham	657	5.68	0.18	734	5.72	0.19
IF	555	1.14	0.24	670	1.21	0.26
DL	631	7.3	2.78	709	4.91	1.98
ANDR	654	8.93	0.6	734	9.06	0.62
TES	670	10.2	0.66	733	10.3	0.64
OES	670	11	0.33	731	11.1	0.43
LESFE	642	4.01	0.85	712	4.68	0.77
LESBS	643	3.72	0.806	736	4.22	0.86
LESC	655	4.5	0.86	731	4.96	0.95
L%CT	553	69.7	2.44	646	67.4	2.44
LEA	556	5839	515	647	5363	492
LED	556	65.7	2.38	647	65.2	2.36
FemD	553	1059	56.3	645	1075	55.3
HFR	556	54 229	3830	647	49 299	3087

ADG = average daily gain; FCR = feed conversion ratio; ADFI = average daily feed intake; L% = lean percentage; CY = carcass yield; pH Ld = pH in *Longissimuss Dorsi*; pH Ham = pH in Ham; IF = intramuscular fat; DL = drip loss; ANDR = log(back fat androstenone level); TES = log(plasma testosterone level); OES = log(plasma oestradiol level); LESFE = log(lesions at fattening stage entrance); LESBS = log(lesions before slaughter); LESC = log(lesions on carcass); L%CT = lean percentage with computerised tomography measure; LEA = loin eye area; LED = loin eye density; FemD = femur density; HFR = ham muscle/bone length ratio.

Results and discussion

Estimates of heritabilities, genetic correlations and SE estimated in purebred and crossbred boars with all studied traits are shown in Supplementary Material (Tables S2 to S5).

Heritability values

For growth traits, the heritabilities estimated in our populations are within the range reported in the literature, with low to moderate values for ADG (P: 0.36, X: 0.50, Table 2), FCR (P: 0.41, X: 0.33) and ADFI (P: 0.47, X: 0.59). Previous heritabilities reported for these traits were $0.03 < h^2 < 0.49$, $0.12 < h^2 < 0.58$ and $0.13 < h^2 < 0.62$, respectively (Clutter, 2011).

The heritabilities for carcass composition, measured either by carcass cut or by CT, were high, between 0.71 and 0.80 for L% and L%CT, compared with values reported in the literature, around 0.5 (Ciobanu *et al.*, 2011). Given the numerous methods used to estimate lean percentage reported in different studies, the range of heritability values for this trait is expected to be wide. The high values found in the present populations can be partly explained by the methodology based either on standardised carcass cuts or on tomography. The range of heritability values could also be attributed to the segregation of the n allele of the RYR1 gene present in the French Piétrain pig population, which significantly affects lean meat content (Salmi *et al.*, 2010). Computerised tomography was also used to provide different measurements, such as LEA, LED, FemD and HFR. The LEA had a moderate to high heritability (P: 0.53, X: 0.88) which tended to be higher than the heritability reported in the literature ($0.47 < h^2 < 0.48$, Ciobanu *et al.*, 2011). For lean meat content, CT scanning provides a more accurate measurement of muscle area, at least compared to muscle thickness measured by ultrasound. Heritability was low for LED (P: 0.12, X: 0.18). In lamb, Karamichou *et al.* (2006) estimated low to high heritability (0.34 to 0.85) for a similar trait depending on the measurement location. The low heritability value estimated in the present study could be linked to the method of measurement, which was performed on cold carcasses instead of live animals.

Table 2 *Heritabilities for purebred and crossbred pigs*

	Purebred			Crossbred		
Traits	h^2	SE min	SE max	h^2	SE min	SE max
ADG	0.36	0.10	0.15	0.50	0.06	0.12
FCR	0.41	0.07	0.11	0.33	0.07	0.09
ADFI	0.47	0.06	0.12	0.59	0.08	0.10
L%	0.82	0.06	0.11	0.81	0.06	0.10
CY	0.34	0.03	0.10	0.49	0.08	0.10
pH Ld	0.43	0.07	0.12	0.26	0.06	0.11
pH Ham	0.34	0.06	0.10	0.28	0.07	0.09
IF	0.44	0.04	0.11	0.44	0.08	0.10
DL	0.62	0.07	0.10	0.26	0.06	0.08
ANDR	0.57	0.04	0.10	0.71	0.04	0.10
TES	0.11	0.03	0.09	0.29	0.04	0.10
OES	0.23	0.07	0.10	0.18	0.07	0.09
LESFE	0.25	0.05	0.10	0.25	0.06	0.10
LESBS	0.14	0.07	0.09	0.20	0.06	0.09
LESC	0.30	0.08	0.11	0.36	0.08	0.10
L%CT	0.75	0.08	0.10	0.71	0.08	0.10
LEA	0.53	0.07	0.11	0.88	0.08	0.11
LED	0.12	0.04	0.08	0.18	0.07	0.10
FemD	0.34	0.10	0.14	0.69	0.08	0.10
HFR	0.67	0.07	0.11	0.76	0.07	0.10

h^2 = average of the heritabilities estimated for this trait; SE min = minimum standard error estimated for this trait; SE max = maximum standard error estimated for this trait; ADG = average daily gain; FCR = feed conversion ratio; ADFI = average daily feed intake; L% = lean percentage; CY = carcass yield; pH Ld = pH in *Longissimuss Dorsi*; pH Ham = pH in Ham; IF = intramuscular fat; DL = drip loss; ANDR = log(back fat androstenone level); TES = log(plasma testosterone level); OES = log(plasma oestradiol level); LESFE = log(lesions at Fattening stage Entrance); LESBS = log(lesions before slaughter); LESC = log(lesions on carcass); L%CT = lean percentage with computerised tomography measure; LEA = loin eye area; LED = loin eye density; FemD = femur density; HFR = ham muscle/bone length ratio.

For FemD, the heritability was low in purebred pigs ($h^2 = 0.38$) and high in crossbred pigs ($h^2 = 0.68$). In lambs, it was previously shown that the heritability of bone density evaluated by the CT scanner was moderate (0.4 to 0.5, Karamichou *et al.*, 2006). FemD could be related to leg weakness, although this has not been previously demonstrated in pig. Heritability estimates reported in the literature for leg weakness scores are of the same magnitude. For example, Huang *et al.* (1995) reported heritabilities of 0.37 to 0.60 for a leg weakness score in Duroc, Yorkshire and Landrace pigs.

The heritability for ham/femur length ratio was high in both purebred and crossbred pigs. Ham muscle/bone length ratio measures ham conformation, and, like carcass lean meat content, it is influenced by the RYR1 n allele, with high development of lean tissues in the leg (Fisher *et al.*, 2000), which could partially explain the heritability estimate.

Heritabilities estimated for meat quality traits tended to be within the range of values reported in the literature for pig meat (Sosnicki, 2016). For pH, we estimated that the heritability in the present populations ranged from 0.26 to 0.43 in ham and *longissimus dorsi.* For IF measured by MRI, we estimated a heritability of 0.44 in purebred and crossbred pigs. These estimates are in good agreement with previous published values ($0.10 < h^2 < 0.40$ for pH and $0.25 < h^2 < 0.85$ for IF, Sosnicki, 2016).

Our data reveal low to moderate heritability of the number of skin lesions measured on live pigs shortly after mixing (0.25 in both P and X pigs, Table 2) or on carcasses (P: 0.30, X: 0.36). This is in good agreement with data published by Turner *et al.* (2006), who estimated a heritability of 0.22 in pure Large White and Landrace females and entire male pigs. Focusing on the lesions located in the anterior part of the body, the heritability estimate was 0.11 in one study (Turner *et al.*, 2006), 0.26 in a second (Turner *et al.*, 2009), 0.08 in a third (Desire *et al.*, 2015) and 0.13 in a fourth study (Desire *et al.*, 2016). The animals in the four studies were observed in a situation similar to that in our study, shortly after mixing at about 2 to 3 months of age. After several weeks of social stability, the heritability measured in the present study was low (P: 0.14, X: 0.20) comparable to that observed by Desire *et al.* (2015) for anterior skin lesions measured 5 weeks after grouping (0.18) but lower than that observed by Turner *et al.* (2009) also for anterior lesions but 3 weeks after grouping (0.43).

Androstenone has moderate heritability in purebred pigs ($h^2 = 0.57$) and high heritability in crossbred pigs ($h^2 = 0.71$). It is well known that androstenone is genetically determined and the heritability estimates reported in the literature are moderate to high (for a review, see Parois *et al.* 2018). Testosterone and oestradiol levels had low heritability in both genetic types (between 0.1 and 0.3) in agreement with Grindflek *et al.* (2011).

We looked at the genetic correlation between purebred and crossbred (r_{pc}). In our study, the average r_{pc} is 0.77.

In a review (Wientjes and Calus, 2017), the average of the r_{pc} for studies in which the environment and the methods of measurement are identical for purebred and crossbred, the average r_{pc} is 0.66. We therefore have a r_{pc} better than average r_{pc}, which can be explained by the structure of our population with only two breeds.

Genetic correlations with computerised tomography traits

L% was highly correlated with L%CT (P: 0.91, X: 0.83), and, in general, for these two measurement methods, correlations with the other studied traits were close (see Supplementary Material Table S2), which can be explained by the fact that the two measurement methods produced highly correlated results even though mean values differed slightly (69.7 *v.* 65.2 in P pigs, 67.4 *v.* 62.7 in X pigs, Table 1).

As expected, both LEA and HFR had high positive genetic correlations with L% and L%CT (Table 3) because they are related to muscle development, either in the loin part or in the leg part. Given the genetic parameters, it would be quite difficult to differentially select the back and the ham for different conformations, putting more emphasis on either the back or the ham.

Loin eye density and femur density were generally positively correlated with growth traits, with low (rg = 0.17 between LED and ADG in P pigs) to high rg (rg = 0.76 between LED and FCR and rg = 0.72 between FemD and

Table 3 *Genetic correlations with CT traits for purebred (P) and crossbred pigs (X)*

	LEA P		LED P		FemD P		HFR P	
Traits	rg	SE	rg	SE	rg	SE	rg	SE
ADG P	−0.09	0.23	0.17	0.25	0.45	0.18	−0.02	0.16
ADG X	0.19	0.23	0.87	0.08	−0.09	0.30	0.10	0.16
FCR P	−0.58	0.10	0.76	0.23	0.44	0.22	−0.72	0.11
FCR X	−0.56	0.13	0.63	0.33	0.83	0.11	−0.77	0.21
ADFI P	−0.53	0.11	0.39	0.50	0.72	0.15	−0.58	0.13
ADFI X	−0.32	0.16	0.62	0.44	0.72	0.19	−0.52	0.21
L% P	0.62	0.10	−0.59	0.40	−0.59	0.18	0.72	0.08
L% X	0.50	0.15	−0.59	0.36	−0.68	0.20	0.69	0.12
CY P	0.35	0.14	−0.85	0.29	−0.15	0.20	0.26	0.14
CY X	0.44	0.19	−0.50	0.56	−0.04	0.24	0.39	0.19
pH Ld P	0.13	0.18	−0.29	0.33	0.30	0.22	−0.31	0.10
pH Ld X	−0.16	0.23	−0.56	0.32	0.41	0.33	−0.31	0.11
pH Ham P	0.17	0.12	−0.84	0.28	0.36	0.24	−0.02	0.15
pH Ham X	−0.09	0.22	−0.57	0.34	0.62	0.30	−0.25	0.13
IF P	−0.38	0.15	0.06	0.31	0.33	0.17	−0.54	0.11
IF X	−0.11	0.24	−0.35	0.31	0.32	0.18	−0.58	0.15
DL P	0.09	0.14	−0.28	0.26	−0.24	0.18	0.36	0.13
DL X	0.15	0.19	0.01	0.43	−0.42	0.17	0.25	0.16
ANDR P	−0.31	0.15	0.39	0.36	0.18	0.18	−0.51	0.09
ANDR X	−0.10	0.17	−0.11	0.46	−0.34	0.24	−0.10	0.13
TES P	−0.45	0.33	−0.96	0.29	−0.30	0.33	−0.09	0.24
TES X	−0.48	0.24	−0.74	0.41	−0.63	0.16	−0.19	0.22
OES P	−0.46	0.21	0.42	0.31	0.00	0.27	−0.38	0.08
OES X	−0.60	0.24	0.31	0.34	0.02	0.42	−0.32	0.12
LESFE P	0.25	0.22	0.42	0.32	−0.11	0.27	0.06	0.09
LESFE X	0.11	0.20	−0.38	0.48	−0.59	0.30	0.21	0.20
LESBS P	−0.05	0.14	−0.09	0.33	0.41	0.36	−0.24	0.26
LESBS X	0.36	0.23	−0.83	0.28	0.03	0.35	0.33	0.21
LESC P	0.03	0.20	−0.48	0.30	0.08	0.24	−0.10	0.18
LESC X	0.19	0.25	−0.12	0.29	0.26	0.28	−0.17	0.24
L%CT P	0.55	0.11	−0.56	0.12	−0.79	0.16	0.79	0.07
L%CT X	0.60	0.14	−0.63	0.37	−0.87	0.16	0.70	0.16
LEA P			0.04	0.23	−0.01	0.19	0.67	0.09
LEA X			0.28	0.34	−0.15	0.15	0.56	0.22
LED P					0.64	0.51	−0.46	0.27
LED X					0.55	0.20	0.03	0.27
FemD P							−0.55	0.20
FemD X							−0.46	0.25

CT = computerised tomography; LEA = loin eye area; LED = loin eye density; FemD = femur density; HFR = ham muscle/bone length ratio; rg = genetic correlation; SE = standard error; ADG = average daily gain; FCR = feed conversion ratio; ADFI = average daily feed intake; L% = lean percentage; CY = carcass yield; pH Ld = pH in *Longissimuss Dorsi*; pH Ham = pH in Ham; IF = intramuscular fat; DL = drip loss; ANDR = log(back fat androstenone level); TES = log(plasma testosterone level); OES = log(plasma oestradiol level); LESFE = log(lesions at Fattening stage Entrance); LESBS = log(lesions before slaughter); LESC = log(lesions on carcass); L%CT = lean percentage with computerised tomography measure.

ADFI in P pigs, rg = 0.87 between LED and ADG and rg = 0.83 between FemD and FCR in X pigs). The relationship with bone characteristics and growth traits or lean meat content was poorly described. In their study on lambs, Karamichou *et al.* (2006) did not report genetic correlations between bone density measured by CT scanning and growth traits, but in the line selected for higher lean content, bone density was lower than in the line selected for higher fat content. The present findings confirm that selection for better feed efficiency or lean meat content would have detrimental effects on bone density and hence on leg soundness since the genetic correlations were highly positive with FCR (P: 0.44, X: 0.83) or highly negative with lean meat content as estimated by L% (P: −0.59, X: −0.68) or L%CT (P: −0.79, X: −0.87).

Karamichou *et al.* (2006) reported a high negative genetic correlation between muscle density and IF in lamb, suggesting that it would be possible to select on meat quality traits using the results of CT scans. The genetic correlations estimated between LED and pH were negative from low to high (−0.29 between LED and pH ld in P and rg = −0.84

in X between LED and pH Ham). Further investigation will be required to understand if this variability is only due to genetic type. Conversely, muscle density measured on live lambs was positively correlated with meat pH (Karamichou *et al.*, 2006). The lack of consistency between results obtained with purebred and crossbred pigs and with different muscles is an obstacle to using muscle density as a criterion for selecting based on meat quality traits.

Genetic correlation with for skin lesions

In the present study, the number of lesions was measured at three stages: at the beginning of the fattening stage, before slaughter and on carcasses. To our best of our knowledge, this is the first study to show such results.

The mean number of lesions at each stage was lower in purebred pigs than in crossbred pigs (Table 1), which could be explained by lower aggressiveness in purebred pigs. Due to their sensitivity to stress when the n allele of the RYR1 gene is present on both chromosomes, Pietrain pigs may have been indirectly selected for lower aggressiveness. Indeed, intense fighting could have been fatal for such pigs.

Before slaughter, we expected an increase in the number of lesions, as the animals were sexually mature. On the contrary, we observed lower averages (Table 1). This can be explained by the fact that the first measurement was made shortly after grouping unacquainted pigs from two pens, whereas the second measurement was made using groups of pigs formed several weeks previously. Indeed, grouping unacquainted pigs is known to trigger aggression and consequently skin lesions, whereas the number of aggressions and skin lesions decreases over time in stable groups (Turner *et al.*, 2006; Prunier *et al.*, 2013; Tallet *et al.*, 2013). The number of lesions on the carcasses was relatively high, in good agreement with the fact that pigs were grouped with unacquainted pigs in the lairage area.

We estimated high genetic correlations between periods ($0.74 < rg < 0.76$, Table 4) in purebred pigs but low correlations between periods ($-0.30 < rg < 0.29$) in crossbred pigs. A study by Turner *et al.* (2009) reported a low genetic correlation (0.28) between anterior skin lesions measured shortly after mixing and 3 weeks later, whereas the study by Desire *et al.* (2015) reported a high correlation (0.76). Animals in the study by Turner *et al.* (2009) were intact or castrated males and females from purebred Yorkshire and crossbred Yorkshire × Landrace genotypes, whereas pigs in the study by Desire *et al.* (2015) were females and castrates from a PIC commercial herd. The reasons for such differences between studies may be due to differences not only in sexual type or in genotype but also in the housing environment.

The genetic correlation between LESFE and ADG was negative and moderate in both types of pigs (P: −0.47, X: −0.53) similar to that in a previous experiment (−0.34) 24 h after mixing in Large White and Landrace pigs (Turner *et al.*, 2006) but more marked than in a more recent one (0.12) by Desire *et al.* (2015). However, Desire *et al.* (2015) distinguished between the location of the lesions on the body and 0.12 was for the front part, and in addition, they calculated the growth rate for the whole lifetime. In the present study, the correlation between skin lesions at the end of the fattening period and ADG estimated was similar in P (−0.49) but less marked in X (−0.19) pigs. Conversely, a positive correlation (0.31) between anterior skin lesions and lifespan was estimated by Desire *et al.* (2015). Again, a difference in the environmental conditions including the feeding system may

Table 4 *Genetic correlations with lesion scores for purebred (P) and crossbred pigs (X)*

	LESFE P		LESBS P		LESC P	
Traits	rg	SE	rg	SE	rg	SE
ADG P	−0.47	0.25	−0.49	0.52	−0.20	0.22
ADG X	−0.53	0.32	−0.19	0.44	−0.73	0.18
FCR P	0.12	0.22	0.54	0.36	0.22	0.21
FCR X	0.19	0.42	0.40	0.54	0.47	0.22
ADFI P	−0.55	0.22	−0.08	0.32	0.00	0.20
ADFI X	−0.40	0.35	0.21	0.46	−0.31	0.20
L% P	0.42	0.20	−0.32	0.19	0.13	0.17
L% X	0.20	0.28	−0.50	0.29	0.29	0.20
CY P	0.24	0.21	−0.16	0.24	0.20	0.22
CY X	−0.03	0.23	0.06	0.26	0.31	0.22
pH Ld P	0.50	0.21	0.60	0.30	0.16	0.20
pH Ld X	0.57	0.28	0.34	0.36	0.62	0.20
pH Ham P	0.26	0.17	0.39	0.28	0.15	0.19
pH Ham X	0.23	0.21	0.24	0.27	0.64	0.16
IF P	−0.25	0.26	−0.21	0.30	−0.01	0.19
IF X	0.11	0.25	−0.21	0.30	0.40	0.21
DL P	−0.22	0.18	−0.11	0.11	−0.05	0.09
DL X	−0.01	0.19	−0.22	0.31	0.15	0.17
ANDR P	0.24	0.09	0.21	0.12	0.15	0.19
ANDR X	−0.03	0.32	−0.53	0.12	0.18	0.25
TES P	0.21	0.32	0.82	0.36	0.50	0.42
TES X	0.67	0.29	0.34	0.50	0.39	0.25
OES P	0.21	0.28	0.38	0.39	0.48	0.27
OES X	0.04	0.32	0.20	0.45	0.66	0.22
L%CT P	0.09	0.17	−0.62	0.25	0.02	0.07
L%CT X	0.27	0.32	−0.58	0.39	0.06	0.10
LEA P	0.25	0.22	−0.05	0.14	0.03	0.20
LEA X	0.00	0.38	0.18	0.18	−0.01	0.21
LED P	0.42	0.32	−0.09	0.33	−0.48	0.30
LED X	0.40	0.38	0.89	0.10	−0.69	0.21
FemD P	−0.11	0.27	0.41	0.36	0.08	0.24
FemD X	−0.01	0.27	0.02	0.40	−0.02	0.20
HFR P	0.06	0.09	−0.24	0.26	−0.10	0.18
HFR X	0.47	0.29	−0.17	0.38	−0.21	0.23
LESFE P			0.74	0.16	0.74	0.28
LESFE X			−0.30	0.30	0.23	0.30
LESBS P					0.76	0.25
LESBS X					0.29	0.32

LESFE = log(lesions at fattening stage entrance); LESBS = log(lesions before slaughter); LESC = log(lesions on carcass); rg = genetic correlation; SE = standard error; ADG = average daily gain; FCR = feed conversion ratio; ADFI = average daily feed intake; L% = lean percentage; CY = carcass yield; pH Ld = pH in *Longissimuss Dorsi*; pH Ham = pH in Ham; IF = intramuscular fat; DL = drip loss; ANDR = log(back fat androstenone level); TES = log(plasma testosterone level); OES = log(plasma oestradiol level); L%CT = lean percentage with computerised tomography measure; LEA = loin eye area; LED = loin eye density; FemD = femur density; HFR = ham muscle/bone length ratio.

explain the discrepancy between the two studies. Indeed, in our study, pigs had free access to an electronic single-space feeder that protected them when they were feeding and with a relatively low occupation rate (10 to 12 animals per feeder) so that competition for feeding was probably low, as already pointed out by Parois *et al.* (2017). In this situation, it is likely that being aggressive has no advantage. In the study by Desire *et al.* (2015), the pigs were fed *ad libitum* but the number of feeders available per pig was not mentioned. However, it did mention that the space allowance was 0.65 m^2/pig, which is low and may limit access to the feeder and hence increase competition between pigs. The present analysis of the genetic correlations between skin lesions and feed intake produced similar results to the situation between skin lesions and the growth rate, which is to be expected since growth rate depends on feed intake.

The correlations between pH and lesions on carcasses were high in crossbred pigs (0.62 and 0.64, respectively, for Ld and Ham) and surprisingly low for purebred pigs (0.16 and 0.15, respectively, for Ld and Ham). A positive correlation was expected since when animals fight, they consume glycogen and the meat pH tends to increase. The low correlation in purebred pigs might be explained by the fact that Piétrain pigs are sensitive to stress and struggle less than the others.

Genetic correlations with androstenone and oestradiol

The genetic correlations between fat androstenone and plasma oestradiol were very high (P: 0.89, X: 0.96, Table 5). The genetic correlations between fat androstenone and plasma testosterone ranged from low to high (P: 0.80, X: 0.27). Except one, our results are in agreement with those reported by Grindflek *et al.* (2011), who estimated high genetic correlations between fat androstenone and plasma oestradiol in purebred animals (0.90 in Landrace and 0.83 in Duroc) and between fat androstenone and plasma testosterone (0.95 in Landrace and 0.80 in Duroc). Taking the high genetic correlations between fat androstenone and plasma oestradiol into account, both traits could be used to select against boar taint. Therefore, considering the genetic correlations between traits, we extrapolated the expected effects of selection aimed at reducing fat androstenone or plasma oestradiol on production and meat quality traits in purebred pigs and crossbred pigs.

Selection to reduce fat androstenone in purebred pigs would have favourable effects on the ham muscle/bone length ratio (rg = −0.51), FCR (rg = 0.47) and pH in ham (rg = −0.40) and unfavourable effects on testosterone concentration (rg = 0.80) in purebred pigs.

Selection against back fat androstenone in crossbred pigs would have favourable effects on the number of skin lesions shortly after mixing (rg = 0.89), on the FCR (rg = 0.51), CY (rg = −0.49), LEA (rg = −0.50), DL (rg = 0.40), ADFI (rg = 0.39) and lean percentage (L%CT rg = −0.47, L% rg = −0.37). It would have unfavourable effects on plasma testosterone (rg = 0.40).

Table 5 *Genetic correlations with androstenone and oestradiol for purebred (P) and crossbred pigs (X)*

	ANDR P		OES P	
Traits	rg	SE	rg	SE
ADG P	−0.16	0.23	−0.18	0.37
ADG X	0.16	0.24	0.01	0.33
FCR P	0.47	0.15	0.55	0.21
FCR X	0.51	0.16	0.49	0.28
ADFI P	0.20	0.08	0.34	0.17
ADFI X	0.39	0.12	0.33	0.09
L% P	−0.26	0.08	−0.18	0.12
L% X	−0.37	0.14	−0.38	0.22
CY P	−0.15	0.17	0.10	0.10
CY X	−0.49	0.20	−0.46	0.17
pH Ld P	−0.20	0.14	−0.03	0.25
pH Ld X	−0.10	0.24	0.32	0.31
pH Ham P	−0.40	0.16	−0.48	0.20
pH Ham X	−0.23	0.23	−0.12	0.32
IF P	−0.04	0.17	−0.16	0.23
IF X	0.32	0.19	0.07	0.30
DL P	0.08	0.10	0.02	0.17
DL X	0.40	0.21	0.17	0.30
TES P	0.80	0.23	0.89	0.09
TES X	0.40	0.24	0.80	0.21
OES P	0.89	0.09		
OES X	0.84	0.18		
LESFE P	0.24	0.09	0.21	0.28
LESFE X	0.89	0.10	0.99	0.13
LESBS P	0.21	0.12	0.38	0.39
LESBS X	0.10	0.26	−0.21	0.27
LESC P	0.15	0.19	0.48	0.27
LESC X	−0.26	0.25	−0.25	0.27
L%CT P	−0.37	0.07	−0.36	0.18
L%CT X	−0.47	0.12	−0.44	0.16
LEA P	−0.31	0.15	−0.46	0.21
LEA X	−0.50	0.17	−0.18	0.27
LED P	0.39	0.36	0.42	0.31
LED X	0.14	0.19	−0.24	0.36
FemD P	0.18	0.18	0.00	0.27
FemD X	0.27	0.17	−0.16	0.23
HFR P	−0.51	0.09	−0.38	0.08
HFR X	−0.34	0.15	−0.12	0.18

ANDR = log(back fat androstenone level); OES = log(plasma oestradiol level); rg = genetic correlation; SE = standard error; ADG = average daily gain; FCR = feed conversion ratio; ADFI = average daily feed intake; L% = lean percentage; CY = carcass yield; pH Ld = pH in *Longissimuss Dorsi*; pH Ham = pH in Ham; IF = intramuscular fat; DL = drip loss; TES = log(plasma testosterone level); LESFE = log(lesions at fattening stage entrance); LESBS = log(lesions before slaughter); LESC = log(lesions on carcass); L%CT = lean percentage with computerised tomography measure; LEA = loin eye area; LED = loin eye density; FemD = femur density; HFR = ham muscle/bone length ratio.

Selection to reduce plasma oestradiol in purebred animals would have favourable effects on fat androstenone (rg = 0.89), FCR (rg = 0.55), LEA (rg = −0.46), pH in Ham (rg = −0.48) and on skin lesion number on carcasses (rg = 0.48). It would have unfavourable effects on plasma testosterone (rg = 0.82).

Selection against oestradiol in crossbred pigs would have favourable effects on fat androstenone (rg = 0.80), on the

FCR (rg = 0.49), L% CT (rg = −0.44), carcass yield (rg = −0.46) and the number of skin lesions shortly after mixing (rg = 0.99) and unfavourable effect on testosterone concentration (rg = 0.57).

To the best of our knowledge, these results based on genetic correlations between these traits are the first ones in the existing literature.

Conclusion

Estimating the genetic parameters for a large number of production traits (carcass composition, behaviour-related, sex hormones and meat quality) provided new insights that will be useful in breeding entire males. We confirmed that selection against the risk of boar taint, focusing on androstenone, would not be detrimental to production traits or carcass composition in either purebred or crossbred animals. Some meat quality traits such as pH would be improved by such a selection. As entire males are leaner than castrated males, in breeding schemes, more consideration should be given to the organoleptic qualities of meat from entire males beyond boar taint risk. Selection for decreasing plasma oestradiol would be an interesting alternative way to reduce the level of fat androstenone at slaughter as it is technically easier to collect a blood sample from live animals than to take a sample of fat during biopsy. Selection against plasma oestradiol would also have a beneficial effect on the behaviour of entire males with less aggressive behaviours. Accounting for the influence of steroids on skatole storage would also have a beneficial effect on fat skatole. However, selection for reduced androstenone or plasma oestradiol may have an impact on reproduction ability, which thus requires further study.

Acknowledgements

The project received funding from ANR (ANR−10-GENOM_BTV- 015 UtOpIGe), Alliance R&D, FranceAgrimer, InaPorc, and INRA GISA metaprogramme (HealthyGrowth). The authors are extremely grateful to the personnel of Le Rheu test experimental station for measurement and sampling performed on live pigs and carcasses; to the INRA PEGASE staff for laboratory analyses; and the French breeding companies (Axiom, Choice Genetics France, Nucléus), members of Alliance R&D who produced the animals and provided pedigree data. The authors are indebted to A. Davenel for performing the MRI analyses.

C. Dugué 0000-0002-6781-344X

Declaration of interest

The authors declare that they have no competing interests.

Ethics statement

The experiment was carried out according to the French guidelines for animal care and use. The local ethics committee approved the protocol (R−2012-NM−01).

Software and data repository resources

None of the data were deposited in an official repository.

Supplementary material

To view supplementary material for this article, please visit https://doi.org/10.1017/S1751731120000105

References

Anonymous 2010. European declaration on alternatives to surgical castration of pigs. Retrieved on 15 December 2010 from https://ec.europa.eu/food/sites/food/files/animals/docs/aw_prac_farm_pigs_cast-alt_declaration_en.pdf

Batorek N, Škrlep M, Prunier A, Louveau I, Noblet J, Bonneau M and Čandek-Potokar M 2012. Effect of feed restriction on hormones, performance, carcass traits, and meat quality in immunocastrated pigs. Journal of Animal Science 90, 4593–4603.

Von Borell E, Baumgartner J, Giersing M, Ja N, Prunier A, Tuyttens FAM and Edwards SA 2009. Animal welfare implications of surgical castration and its alternatives in pigs. Animal 3, 1488–1496.

Ciobanu DC, Lonergan SM and Huff-Lonergan EJ 2011. Genetics of Meat Quality and Carcass Traits. In The genetics of the pig (ed. MF Rothschild and A Ruvinsky), pp. 355–389. CABI publisher, Wallingford, UK.

Clutter AC 2011. Genetics of performance traits. In The genetics of the pig (ed. MF Rothschild and A Ruvinsky), pp. 325–354. CABI publisher, Wallingford, UK.

Daumas G 2008. Taux de Muscle Des Pièces et Appréciation de La Composition Corporelle Des Carcasses. Journées de la Recherche Porcine 40, 61–68.

Davenel A, Bazin C, Quellec S, Challois S, Gispert M, Mercat MJ and Muller N 2012. Dosage Haut Débit Des Lipides Intramusculaires de La Viande de Porc Par Imagerie Par Résonance Magnétique. Journées de la Recherche Porcine 44, 53–54.

Desire S, Turner SP, D'Eath RB, Doeschl-Wilson AB, Lewis CRG and Roehe R 2015. Genetic associations of short- and long-term aggressiveness identified by skin lesion with growth, feed efficiency, and carcass characteristics in growing pigs. Journal of Animal Science 93, 3303–3312.

Desire S, Turner SP, D'Eath RB, Doeschl-Wilson AB, Lewis CRG and Roehe R 2016. Prediction of reduction in aggressive behaviour of growing pigs using skin lesion traits as selection criteria. Animal 10, 1243–1253.

Dugué C, Prunier A, Mercat MJ, Monziols M, Blanchet B and Larzul C 2018. Genetic determinism of boar taint and relationship with meat traits. Advances in Animal Biosciences 9, S09.

Fisher AV, Pouros A, Wood JD, Young-Boong K and Sheard PR 2000. Effect of pelvic suspension on three major leg muscles in the pig carcass and implications for ham manufacture. Meat Science 56, 127–132.

Grindflek E, Meuwissen THE, Aasmundstad T, Hamland H, Hansen MHS, Nome T, Kent M, Torjesen P and Lien S 2011. Revealing genetic relationships between compounds affecting boar taint and reproduction in pigs 1. Journal of Animal Science 89, 680–692.

Huang SY, Tsou HL, Kan MT, Lin WK and Chi CS 1995. Genetic study on leg weakness and its relationship with economic traits in central tested boars in subtropical area. Livestock Production Science 44, 53–59.

Karamichou E, Richardson RI, Nute GR, Mclean KA and Bishop SC 2006. Genetic analyses of carcass composition, as assessed by x-ray computer tomography, and meat quality traits in Scottish Blackface sheep. Animal Science 82, 151–162.

Lundström K, Matthews KR and Haugen J 2009. Pig meat quality from entire males. Animal 3, 1497–1507.

Merks JWM, Bloemhof S, Mathur PK and Knol EF 2010. Quantitative genetic opportunities to ban castration. In 61st EAAP Symposium, August 2010 Crete, pp. 1–7.

Métayer A and Daumas G 1998. Estimation, Par Découpe, de La Teneur En Viande Maigre Des Carcasses de Porcs. Journées de La Recherche Porcine 30, 7–11.

Neumaier A and Groeneveld E 1998. Restricted maximum likelihood estimation of covariances in sparse linear models. Genetics Selection Evolution 30, 3–26.

Parois S, Bonneau M, Chevillon P, Larzul C, Quiniou N, Robic A and Prunier A 2018. Odeurs Indésirables de La Viande de Porcs Mâles Non Castrés : problèmes et Solutions Potentielles. INRA Production Animale 31, 23–36.

Parois S, Larzul C and Prunier A 2017. Associations between the dominance status and sexual development, skin lesions or feeding behaviour of intact male pigs. Applied Animal Behaviour Science 187, 15–22.

Parois S, Prunier A, Mercat MJ, Merlot E and Larzul C 2015. Genetic relationships between measures of sexual development, boar taint, health, and aggressiveness in pigs. Journal of Animal Science 93, 3749–3758.

Prunier A, Brillouët A, Merlot E, Meunier-Salaün MC and Tallet C 2013. Influence of housing and season on pubertal development, Boar taint compounds and skin lesions of male pigs. Animal 7, 2035–2043.

Prunier A, Parois S, Faouën A and Larzul C 2016. Prédiction de La Teneur En Androsténone Du Gras Dorsal Des Carcasses de Verrats à Partir d 'Indicateurs Du Développement Sexuel. Journées de La Recherche Porcine 43, 291–292.

Salmi B, Trefan L, Bloom-Hansen J, Bidanel JP, Doeschl-Wilson AB and Larzul C 2010. Meta-analysis of the effect of the halothane gene on 6 variables of pig meat quality and on carcass leanness. Journal of Animal Science 88, 2841–2855.

Sosnicki A 2016. Pork quality. In Meat quality genetic and environmental factors (ed. W Przybylski and D Hopkins), pp. 363–390. CRC Press, New York, NY.

Strathe AB, Velander IH, Mark T, Ostersen T, Hansen C and Kadarmideen HN 2013. Genetic parameters for male fertility and its relationship to skatole and androstenone in Danish Landrace boars 1. Journal of Animal Science 91, 4659–4668.

Tallet C, Brillouët A, Meunier-salaün MC, Paulmier V, Guérin C and Prunier A 2013. Effects of neonatal castration on social behaviour, human – animal relationship and feeding activity in finishing pigs reared in a conventional or an enriched housing. Applied Animal Behaviour Science 145, 70–83.

Turner SP, Roehe R, D'Eath RB, Ison SH, Farish M, Jack MC, Lundeheim N, Rydhmer L and Lawrence AB 2009. Genetic validation of postmixing skin injuries in pigs as an indicator of aggressiveness and the relationship with injuries under more stable social conditions 1. Journal of Animal Science 87, 3076–3082.

Turner SP, White IMS, Brotherstone S, Farnworth MJ, Knap PW, Penny P, Mendl M and Lawrence AB 2006. Heritability of post-mixing aggressiveness in grower-stage pigs and its relationship with production traits. Animal Science 82, 615–620.

Wesoly R and Weiler U 2012. Nutritional influences on skatole formation and skatole metabolism in the pig. Animal 2, 221–242.

Wientjes YCJ and Calus MPL 2017. The purebred-crossbred correlation in pigs : a review of theory, estimates, and implications. Journal of Animal Science 95, 3467–3478.

Windig JJ, Mulder HA, Napel J, Knol EF, Mathur PK and Crump RE 2012. Genetic parameters for androstenone, skatole, indole, and human nose scores as measures of boar taint and their relationship with finishing traits 1. Journal of Animal Science 90, 2120–2129.

Zamaratskaia G and Suires EJ 2009. Biochemical, nutritional and genetic effects on boar taint in entire male pigs. Animal 3, 1508–1521.

SUPPLEMENTARY INFORMATION

animal journal

Genetic determinism of boar taint and relationship with growth traits, meat quality and lesions

C. Dugué[1], A. Prunier[2], M.J. Mercat[3], M. Monziols[3], B. Blanchet[4] and C. Larzul[1]

[1] *GenPhySE, université de Toulouse, INRAE, ENVT, F-31326, Castanet-Tolosan, France*

[2] *PEGASE, INRAE, Agrocampus Ouest, St-Gilles, France*

[3] *IFIP, Le Rheu, France*

[4] *UEPR, INRAE, Le Rheu, France.*

Corresponding author: Claire Dugué. Email: claire.dugue@inrae.fr

Table S1 *Statistical models used to estimate genetic parameters for purebred and crossbred pigs*

	Random effects		Fixed effects			Covariate	
				Date of		Live weight at	
	Animal	Pen	Batch	Blood sampling	Slaughter	Test start	End of fattening
ADG	x	x	x			x	
FCR	x	x	x			x	
ADFI	x	x	x			x	
L%	x	x	x				x
CY	x	x	x				x
pH Ld	x				x		x
pH Ham	x				x		x
IF	x		x				x
DL	x				sx		x
ANDR	x				x		x
TES	x			x			x
OES	x			x			x
LESFE	x	x	x				x
LESBS	x	x	x				x
LESC	x				x		x
L%CT	x	x	x				x
LEA	x				x		x
LED	x				x		x
FemD	x	x	x				x
HFR	x	x	x				x

ADG: Average Daily Gain, FCR: Feed Conversion ratio, ADFI: Average Daily Feed Intake, L%: Lean Percentage, CY: Carcass Yield, pH Ld: pH in *Longissimuss Dorsi*, pH Ham: pH in Ham IF: Intramuscular Fat, ANDR: log(Back fat androstenone level), TES: log(plasma testosterone level), OES: log(plasma œstradiol level), LESFE: log(Lesions at Fattening stage Entrance), LESBS: log(Lesions Before Slaughter), LESC: log(Lesions on Carcass), L%CT: Lean percentage with computerized tomography measure, DL: Drip Loss, LEA Loin Eye Area, LED: Loin Eye Density, FemD: Femur Density, HFR: Ham muscle/bone length ratio.

Table S2 Estimates of heritabilities (diagonal), genetic correlations (above diagonal), and SE estimated (below diagonal) in purebred (p) and crossbred (x) boars with growth traits and carcass composition.

	Growth traits						Carcass Composition			
	ADG p	ADG x	FCR p	FCR x	ADFI p	ADFI x	L% p	L% x	CY p	CY x
ADG p	**0.36**	0.50	-0.42	0.30	0.77	0.68	-0.32	-0.28	0.39	0.34
ADG x		**0.50**	-0.12	-0.05	0.46	0.86	-0.42	-0.46	0.23	-0.03
FCR p	0.07	0.26	**0.41**	-0.12	0.52	0.38	-0.58	-0.47	-0.40	-0.23
FCR x	0.23	0.19		**0.33**	0.76	0.49	-0.60	-0.50	-0.13	0.07
ADFI p	0.08	0.26	0.13	0.14	**0.47**	0.97	-0.77	-0.69	0.03	-0.02
ADFI x	0.27	0.05	0.15	0.12		**0.59**	-0.76	-0.66	0.06	-0.14
L% p	0.16	0.15	0.12	0.16	0.07	0.12	**0.82**	0.98	0.33	0.04
L% x	0.20	0.11	0.19	0.14	0.13	0.08		**0.81**	0.39	0.25
CY p	0.25	0.26	0.19	0.22	0.14	0.14	0.12	0.09	**0.34**	0.93
CY x	0.31	0.19	0.22	0.17	0.15	0.12	0.15	0.11		**0.49**
pH Ld p	0.29	0.35	0.14	0.31	0.18	0.21	0.16	0.22	0.21	0.24
pH Ld x	0.37	0.23	0.23	0.30	0.20	0.20	0.19	0.16	0.23	0.19
pH Ham p	0.22	0.28	0.19	0.27	0.23	0.19	0.09	0.17	0.15	0.22
pH Ham x	0.27	0.23	0.20	0.28	0.22	0.19	0.18	0.13	0.22	0.16
IF p	0.28	0.25	0.20	0.21	0.13	0.16	0.13	0.19	0.14	0.15
IF x	0.34	0.18	0.19	0.19	0.11	0.14	0.14	0.13	0.11	0.11
DL p	0.27	0.22	0.14	0.19	0.15	0.17	0.11	0.18	0.16	0.20
DL x	0.31	0.23	0.26	0.21	0.16	0.18	0.16	0.16	0.23	0.18
ANDR p	0.23	0.24	0.15	0.16	0.08	0.12	0.08	0.14	0.17	0.20
ANDR x	0.28	0.15	0.18	0.17	0.22	0.14	0.19	0.12	0.22	0.14
TES p	0.37	0.21	0.15	0.32	0.32	0.29	0.26	0.34	0.29	0.30
TES x	0.42	0.23	0.26	0.10	0.28	0.18	0.23	0.15	0.17	0.18
OES p	0.37	0.33	0.21	0.28	0.17	0.09	0.12	0.22	0.10	0.17
OES x	0.58	0.29	0.41	0.36	0.17	0.09	0.24	0.15	0.25	0.17
LESFE p	0.25	0.32	0.22	0.42	0.22	0.35	0.20	0.28	0.21	0.23
LESFE x	0.22	0.13	0.27	0.26	0.24	0.22	0.21	0.18	0.22	0.17
LESBS p	0.52	0.44	0.36	0.54	0.32	0.46	0.19	0.29	0.24	0.26
LESBS x	0.20	0.19	0.27	0.22	0.28	0.24	0.23	0.18	0.21	0.20
LESC p	0.22	0.18	0.21	0.22	0.20	0.20	0.17	0.20	0.22	0.22
LESC x	0.35	0.21	0.20	0.22	0.26	0.15	0.24	0.22	0.24	0.26
L%CT p	0.18	0.13	0.03	0.09	0.07	0.17	0.03	0.09	0.20	0.19
L%CT x	0.19	0.13	0.21	0.18	0.09	0.12	0.06	0.05	0.22	0.17
LEA p	0.23	0.23	0.10	0.13	0.11	0.16	0.10	0.15	0.14	0.19
LEA x	0.24	0.15	0.17	0.19	0.16	0.13	0.12	0.11	0.12	0.09
LED p	0.25	0.08	0.23	0.33	0.50	0.44	0.40	0.36	0.29	0.56
LED x	0.25	0.30	0.33	0.29	0.47	0.34	0.23	0.21	0.24	0.22
FemD p	0.18	0.30	0.22	0.11	0.15	0.19	0.18	0.20	0.20	0.24
FemD x	0.24	0.15	0.21	0.17	0.20	0.22	0.14	0.11	0.16	0.15
HFR p	0.16	0.16	0.11	0.21	0.13	0.21	0.08	0.12	0.14	0.19
HFR x	0.13	0.09	0.24	0.22	0.13	0.16	0.14	0.09	0.18	0.10

ADG: Average Daily Gain, FCR: Feed Conversion ratio, ADFI: Average Daily Feed Intake, L%: Lean Percentage, CY: Carcass Yield, pH Ld: pH in *Longissimuss Dorsi*, pH Ham: pH in Ham IF: Intramuscular Fat, ANDR: log(Back fat androstenone level), TES: log(plasma testosterone level), OES: log(plasma œstradiol level), LESFE: log(Lesions at Fattening stage Entrance), LESBS: log(Lesions Before Slaughter), LESC: log(Lesions on Carcass), L%CT: Lean

percentage with computerized tomography measure, DL: Drip Loss, LEA Loin Eye Area, LED: Loin Eye Density, FemD: Femur Density, HFR: Ham muscle/bone length ratio, SE : standard error.

Table S3 *Estimates of heritabilities (diagonal), genetic correlations (above diagonal), and SE estimated (below diagonal) in purebred (p) and crossbred (x) boars with meat quality.*

	Meat quality									
	pH Ld p	pH Ld x	pH Ham p	pH Ham x	IF p	IF x	DL p	DL x	ANDR p	ANDR x
ADG p	-0.13	0.38	-0.08	0.56	0.27	0.34	-0.28	-0.55	-0.16	0.46
ADG x	0.18	0.22	-0.24	0.24	0.31	0.29	-0.02	-0.19	0.16	0.40
FCR p	0.66	0.39	0.38	0.08	0.21	0.33	-0.32	0.00	0.47	-0.03
FCR x	0.39	0.18	0.28	-0.02	0.47	0.59	-0.38	0.00	0.51	0.13
ADFI p	0.45	0.49	0.00	0.36	0.71	0.78	-0.54	-0.44	0.20	0.13
ADFI x	0.48	0.41	0.04	0.35	0.60	0.68	-0.46	-0.37	0.39	0.28
L% p	-0.29	-0.29	0.10	-0.32	-0.46	-0.53	0.56	0.54	-0.26	-0.01
L% x	-0.22	-0.21	0.03	-0.30	-0.41	-0.48	0.42	0.40	-0.37	-0.28
CY p	0.14	0.05	0.35	0.12	-0.10	0.05	0.18	-0.12	-0.15	0.04
CY x	0.21	0.10	0.22	0.07	-0.10	0.04	-0.10	-0.40	-0.49	-0.40
pH Ld p	**0.43**	0.93	0.59	0.86	0.27	0.19	-0.64	-0.84	-0.20	-0.45
pH Ld x		**0.26**	0.59	0.86	0.19	0.18	-0.49	-0.47	-0.10	-0.08
pH Ham p	0.12	0.12	**0.34**	0.94	-0.11	0.13	-0.10	-0.25	-0.40	-0.38
pH Ham x	0.09	0.09		**0.28**	-0.31	-0.07	-0.36	-0.50	-0.23	-0.20
IF p	0.15	0.25	0.21	0.25	**0.44**	0.96	-0.51	-0.31	-0.04	-0.23
IF x	0.20	0.18	0.21	0.25		**0.44**	-0.34	-0.13	0.32	0.20
DL p	0.13	0.17	0.16	0.21	0.14	0.19	**0.62**	0.97	0.08	0.20
DL x	0.11	0.16	0.24	0.18	0.20	0.20		**0.26**	0.40	0.29
ANDR p	0.14	0.24	0.16	0.23	0.17	0.19	0.10	0.21	**0.57**	0.74
ANDR x	0.20	0.19	0.20	0.19	0.22	0.15	0.19	0.12		**0.71**
TES p	0.37	0.40	0.26	0.28	0.29	0.25	0.13	0.24	0.23	0.24
TES x	0.22	0.30	0.24	0.25	0.23	0.18	0.10	0.17	0.24	0.18
OES p	0.25	0.31	0.20	0.32	0.23	0.30	0.17	0.30	0.09	0.21
OES x	0.29	0.29	0.28	0.31	0.31	0.24	0.24	0.26	0.18	0.06
LESFE p	0.21	0.28	0.17	0.21	0.26	0.25	0.18	0.19	0.09	0.32
LESFE x	0.31	0.29	0.26	0.24	0.23	0.22	0.21	0.20	0.10	0.17
LESBS p	0.30	0.36	0.28	0.27	0.30	0.30	0.11	0.31	0.12	0.12
LESBS x	0.30	0.26	0.25	0.27	0.19	0.19	0.26	0.26	0.26	0.19
LESC p	0.20	0.20	0.19	0.16	0.19	0.21	0.09	0.17	0.19	0.25
LESC x	0.34	0.22	0.17	0.12	0.20	0.20	0.11	0.17	0.25	0.17
L%CT p	0.13	0.27	0.16	0.15	0.11	0.19	0.11	0.13	0.07	0.09
L%CT x	0.18	0.28	0.18	0.17	0.14	0.15	0.15	0.17	0.12	0.12
LEA p	0.18	0.23	0.12	0.22	0.15	0.24	0.14	0.19	0.15	0.17
LEA x	0.17	0.16	0.15	0.12	0.14	0.14	0.15	0.18	0.17	0.12
LED p	0.33	0.32	0.28	0.34	0.31	0.31	0.26	0.43	0.36	0.46
LED x	0.24	0.27	0.34	0.32	0.27	0.15	0.26	0.33	0.19	0.14
FemD p	0.22	0.33	0.24	0.30	0.17	0.18	0.18	0.17	0.18	0.24
FemD x	0.22	0.25	0.20	0.22	0.14	0.14	0.16	0.17	0.17	0.13
HFR p	0.10	0.11	0.15	0.13	0.11	0.15	0.13	0.16	0.09	0.13
HFR x	0.11	0.11	0.13	0.09	0.13	0.16	0.17	0.16	0.15	0.11

ADG: Average Daily Gain, FCR: Feed Conversion ratio, ADFI: Average Daily Feed Intake, L%: Lean Percentage, CY: Carcass Yield, pH Ld: pH in *Longissimuss Dorsi*, pH Ham: pH in Ham IF: Intramuscular Fat, ANDR: log(Back fat androstenone level), TES: log(plasma testosterone level), OES: log(plasma œstradiol level), LESFE: log(Lesions at Fattening stage Entrance), LESBS: log(Lesions Before Slaughter), LESC: log(Lesions on Carcass), L%CT: Lean percentage with computerized tomography measure, DL: Drip Loss, LEA Loin Eye Area, LED: Loin Eye Density, FemD: Femur Density, HFR: Ham muscle/bone length ratio, SE : standard error.

Table S4 *Estimates of heritabilities (diagonal), genetic correlations (above diagonal), and SE estimated (below diagonal) in purebred (p) and crossbred (x) boars with hormones and lesions score.*

	Hormones					Lesions score				
	TES p	TES x	OES p	OES x	LESFE p	LESFE x	LESBS p	LESBS x	LESC p	LESC x
ADG p	0.19	-0.44	-0.18	0.06	-0.47	-0.23	-0.49	0.46	-0.20	0.18
ADG x	-0.26	0.14	0.01	0.43	-0.53	0.21	-0.19	0.36	-0.73	-0.13
FCR p	-0.29	-0.02	0.55	0.40	0.12	-0.41	0.54	0.07	0.22	-0.33
FCR x	-0.05	-0.24	0.49	0.21	0.19	-0.03	0.40	0.42	0.47	-0.07
ADFI p	0.00	-0.27	0.34	0.34	-0.55	-0.42	-0.08	0.32	0.00	0.06
ADFI x	0.26	-0.09	0.33	0.33	-0.40	0.13	0.21	0.54	-0.31	-0.16
L% p	-0.07	0.03	-0.18	-0.01	0.42	0.28	-0.32	-0.09	0.13	-0.14
L% x	0.05	0.06	-0.38	-0.26	0.20	0.11	-0.50	-0.13	0.29	0.07
CY p	-0.01	-0.12	0.10	-0.01	0.24	0.21	-0.16	0.41	0.20	-0.04
CY x	-0.20	-0.05	-0.46	-0.56	-0.03	-0.02	0.06	0.22	0.31	0.14
pH Ld p	0.25	-0.16	-0.03	-0.24	0.50	-0.11	0.60	0.33	0.16	0.04
pH Ld x	0.39	0.06	0.32	0.11	0.57	0.08	0.34	0.45	0.62	0.52
pH Ham p	-0.22	-0.47	-0.48	-0.37	0.26	-0.10	0.39	0.39	0.15	0.16
pH Ham x	0.21	-0.08	-0.12	0.00	0.23	0.26	0.24	0.40	0.64	0.64
IF p	0.00	-0.22	-0.16	-0.19	-0.25	-0.10	-0.21	0.51	-0.01	-0.43
IF x	0.37	0.13	0.07	0.04	0.11	0.12	-0.21	0.51	0.40	-0.04
DL p	-0.09	0.28	0.02	0.34	-0.22	0.06	-0.11	0.06	-0.05	-0.05
DL x	0.05	0.24	0.17	0.41	-0.01	0.11	-0.22	-0.23	0.15	0.16
ANDR p	0.80	0.40	0.89	0.84	0.24	0.89	0.21	0.10	0.15	-0.26
ANDR x	0.76	0.27	0.80	0.96	-0.03	0.38	-0.53	-0.09	0.18	-0.21
TES p	**0.11**	0.75	0.82	0.88	0.21	0.98	0.82	0.42	0.50	0.43
TES x		**0.29**	0.57	0.67	0.67	0.27	0.34	0.06	0.39	0.33
OES p	0.27	0.31	**0.23**	0.94	0.21	0.99	0.38	-0.21	0.48	-0.25
OES x	0.23	0.23		**0.18**	0.04	0.96	0.20	-0.18	0.66	-0.03
LESFE p	0.32	0.29	0.28	0.32	**0.25**	0.20	0.74	0.17	0.74	0.84
LESFE x	0.07	0.22	0.13	0.27		**0.25**	-0.30	0.24	0.23	0.05
LESBS p	0.36	0.50	0.39	0.45	0.16	0.30	**0.14**	0.59	0.76	0.68
LESBS x	0.38	0.32	0.27	0.27	0.38	0.08		**0.20**	0.29	-0.05
LESC p	0.42	0.25	0.27	0.22	0.28	0.30	0.25	0.32	**0.30**	0.92
LESC x	0.49	0.23	0.27	0.26	0.23	0.27	0.34	0.31		**0.36**
L%CT p	0.28	0.25	0.18	0.32	0.17	0.27	0.25	0.31	0.07	0.05
L%CT x	0.30	0.24	0.16	0.35	0.32	0.12	0.39	0.22	0.10	0.10
LEA p	0.33	0.24	0.21	0.24	0.22	0.20	0.14	0.23	0.20	0.25
LEA x	0.37	0.13	0.27	0.21	0.38	0.23	0.18	0.18	0.21	0.16
LED p	0.29	0.41	0.31	0.34	0.32	0.48	0.33	0.28	0.30	0.29
LED x	0.51	0.32	0.36	0.31	0.38	0.38	0.10	0.30	0.21	0.24
FemD p	0.33	0.16	0.27	0.42	0.27	0.30	0.36	0.35	0.24	0.28
FemD x	0.30	0.09	0.23	0.30	0.27	0.09	0.40	0.17	0.20	0.22
HFR p	0.24	0.22	0.08	0.12	0.09	0.20	0.26	0.21	0.18	0.24
HFR x	0.29	0.13	0.18	0.14	0.29	0.16	0.38	0.16	0.23	0.17

ADG: Average Daily Gain, FCR: Feed Conversion ratio, ADFI: Average Daily Feed Intake, L%: Lean Percentage, CY: Carcass Yield, pH Ld: pH in *Longissimuss Dorsi*, pH Ham: pH in Ham IF: Intramuscular Fat, ANDR: log(Back fat androstenone level), TES: log(plasma testosterone level), OES: log(plasma œstradiol level), LESFE: log(Lesions at Fattening stage Entrance), LESBS: log(Lesions Before Slaughter), LESC: log(Lesions on Carcass), L%CT: Lean percentage with computerized tomography measure, DL: Drip Loss, LEA Loin Eye Area, LED: Loin Eye Density, FemD: Femur Density, HFR: Ham muscle/bone length ratio, SE : standard error.

Table S5 *Estimates of heritabilities (diagonal), genetic correlations (above diagonal), and SE estimated (below diagonal) in purebred (p) and crossbred (x) boars with CT measurements.*

	CT measurements									
	L%CT p	L%CT x	LEA p	LEA x	LED p	LED x	FemD p	FemD x	HFR p	HFR x
ADG p	-0.16	-0.72	-0.09	-0.62	0.17	-0.79	0.45	0.40	-0.02	-0.69
ADG x	-0.21	-0.40	0.19	-0.32	0.87	-0.03	-0.09	0.00	0.10	-0.35
FCR p	-0.88	-0.55	-0.58	-0.29	0.76	0.31	0.44	0.13	-0.72	-0.35
FCR x	-0.88	-0.68	-0.56	-0.26	0.63	0.13	0.83	0.47	-0.77	-0.51
ADFI p	-0.82	-0.86	-0.53	-0.56	0.39	-0.27	0.72	0.39	-0.58	-0.76
ADFI x	-0.80	-0.71	-0.32	-0.44	0.62	-0.15	0.72	0.27	-0.52	-0.56
L% p	0.91	0.90	0.62	0.57	-0.59	-0.19	-0.59	-0.46	0.72	0.51
L% x	0.84	0.83	0.50	0.44	-0.59	-0.42	-0.68	-0.52	0.69	0.58
CY p	0.15	0.34	0.35	0.29	-0.85	-0.48	-0.15	-0.36	0.26	0.17
CY x	0.05	0.26	0.44	0.57	-0.50	0.06	-0.04	-0.06	0.39	0.47
pH Ld p	-0.49	-0.46	0.13	0.00	-0.29	0.70	0.30	-0.06	-0.31	-0.14
pH Ld x	-0.30	-0.30	-0.16	-0.19	-0.56	0.46	0.41	0.21	-0.31	-0.14
pH Ham p	-0.13	0.03	0.17	-0.05	-0.84	-0.11	0.36	-0.23	-0.02	-0.12
pH Ham x	-0.37	-0.22	-0.09	-0.16	-0.57	0.17	0.62	0.12	-0.25	-0.18
IF p	-0.54	-0.66	-0.38	-0.61	0.06	-0.25	0.33	0.17	-0.54	-0.62
IF x	-0.49	-0.53	-0.11	-0.35	-0.35	-0.62	0.32	0.17	-0.58	-0.49
DL p	0.62	0.53	0.09	0.07	-0.28	-0.64	-0.24	0.13	0.36	0.06
DL x	0.47	0.36	0.15	0.14	0.01	-0.53	-0.42	-0.03	0.25	0.01
ANDR p	-0.37	-0.47	-0.31	-0.50	0.39	0.14	0.18	0.27	-0.51	-0.34
ANDR x	-0.01	-0.20	-0.10	-0.19	-0.11	-0.05	-0.34	0.13	-0.10	-0.26
TES p	-0.11	-0.10	-0.45	-0.45	-0.96	-0.42	-0.30	0.26	-0.09	-0.21
TES x	0.07	0.08	-0.48	-0.18	-0.74	0.05	-0.63	0.03	-0.19	0.15
OES p	-0.36	-0.44	-0.46	-0.18	0.42	-0.24	0.00	-0.16	-0.38	-0.12
OES x	-0.13	-0.23	-0.60	-0.34	0.31	-0.34	0.02	0.09	-0.32	-0.50
LESFE p	0.09	0.27	0.25	0.00	0.42	0.40	-0.11	-0.01	0.06	0.47
LESFE x	0.38	0.06	0.11	-0.08	-0.38	0.21	-0.59	-0.10	0.21	-0.10
LESBS p	-0.62	-0.58	-0.05	0.18	-0.09	0.89	0.41	0.02	-0.24	-0.17
LESBS x	0.05	-0.21	0.36	-0.14	-0.83	0.19	0.03	0.32	0.33	-0.18
LESC p	0.02	0.06	0.03	-0.01	-0.48	-0.69	0.08	-0.02	-0.10	-0.21
LESC x	0.03	0.08	0.19	0.09	-0.12	-0.20	0.26	0.05	-0.17	0.14
L%CT p	**0.75**	1.00	0.55	0.50	-0.56	-0.09	-0.79	-0.48	0.79	0.63
L%CT x		**0.71**	0.60	0.63	-0.63	-0.18	-0.87	-0.62	0.70	0.79
LEA p	0.11	0.14	**0.53**	0.88	0.04	0.50	-0.01	-0.18	0.67	0.51
LEA x	0.14	0.06		**0.88**	0.28	0.36	-0.15	-0.07	0.56	0.73
LED p	0.12	0.09	0.23	0.33	**0.12**	0.69	0.64	0.65	-0.46	0.10
LED x	0.37	0.38	0.34	0.22		**0.18**	0.55	0.23	0.03	0.28
FemD p	0.16	0.15	0.19	0.18	0.51	0.41	**0.34**	0.86	-0.55	-0.66
FemD x	0.16	0.14	0.15	0.10	0.20	0.33		**0.69**	-0.46	-0.49
HFR p	0.07	0.17	0.09	0.12	0.27	0.32	0.20	0.20	**0.67**	0.82
HFR x	0.16	0.12	0.22	0.06	0.27	0.21	0.25	0.16		**0.76**

ADG: Average Daily Gain, FCR: Feed Conversion ratio, ADFI: Average Daily Feed Intake, L%: Lean Percentage, CY: Carcass Yield, pH Ld: pH in *Longissimuss Dorsi*, pH Ham: pH in Ham IF: Intramuscular Fat, ANDR: log(Back fat androstenone level), TES: log(plasma testosterone level), OES: log(plasma œstradiol level), LESFE: log(Lesions at Fattening stage Entrance), LESBS: log(Lesions Before Slaughter), LESC: log(Lesions on Carcass), L%CT: Lean percentage with computerized tomography measure, DL: Drip Loss, LEA Loin Eye Area, LED: Loin Eye Density, FemD: Femur Density, HFR: Ham muscle/bone length ratio, SE : standard error.

s09

Genetic determinism of boar taint and relationship with meat traits

C Dugué*[1], A Prunier[2], M J Mercat[3], M Monziols[3], B Blanchet[4], C Larzul[1]
[1]*GenPhySE, université de Toulouse, INRA, ENVT, Castanet-Tolosan,* [2]*PEGASE, INRA, Agrocampus Ouest, St-Gilles,* [3]*IFIP, Le Rheu,* [4]*UEPR, INRA, Le Rheu, France.*
*claire.dugue@inra.fr

Application The genetic parameters estimated between two selection criteria against boar taint and meat traits give insight in improving meat quality in entire male pigs.

Introduction Entire male meat may have a major quality defect called boar taint, partly due to the presence of androstenone in fat. The purpose of this study is to evaluate the feasibility of a selection to directly decrease the androstenone level in back fat, or indirectly by a selection on the level of estradiol in plasma, a criterion highly correlated to androstenone level (Parois *et al.,* 2015) and to estimate the consequences on meat production and quality traits in purebred or crossbred pigs.

Material and Methods Pure Pietrain and Pietrain Large White crossbred pigs were measured for hormones levels (estradiol and testosterone) in plasma one week before slaughter. They were also measured for growth traits (average daily gain, feed conversion ratio, average daily feed intake), carcass composition (carcass yield, lean percentage) and quality traits (pH in *Ld* and ham, drip loss and intramuscular fat in loin and back fat androstenone level). The number of skin lesions was measured at three stages. Carcass additional measures were obtained by computerized tomography (CT) (loin eye area, loin eye density, femur density, ham muscle/bone length ratio). The number of measured animals varied from 712 purebred and 736 crossbred for growth traits to 553 purebred and 556 crossbred for CT measurements. Genetic parameters were estimated with the VCE6 software.

Results As expected heritabilities were of medium values for estradiol level (0.23 in purebred, 0.17 in crossbred) and high values for androstenone level (0.57 in purebred and 0.71 in crossbred). A selection to decrease back fat androstenone level in purebred would lead to a decrease in testosterone level (r_g=0.8), feed conversion ratio (r_g=0.47) and skin lesions number at fattening stage entrance (r_g=0.89), and to an increase in carcass yield (r_g=-0.5), lean percentage (r_g=-0.47), and in purebred pigs, increase in ham muscle/ bone length ratio (r_g=-0.51) and pH of ham (r_g=-0.4). This selection should also decrease femur density (0.27), average daily consumption (r_g=0.39), feed conversion ratio (r_g=0.51) and drip loss (r_g=0.4) and increase loin eye area (r_g=-0.5) in crossbred pigs. A selection to decrease estradiol in purebred would decrease back fat androstenone level in purebred (r_g=0.89) and in crossbred (r_g=0.8) and feed conversion ratio (r_g=0.55). In purebred, it would increase loin eye area (r_g=-0.46), ham muscle/ bone length ratio (r_g=-0.38) and ham pH (r_g=-0.47). The favourable effects on crossbred pigs would be a decrease of skin lesions number at fattening stage entrance (r_g=0.99) and increase of carcass yield (r_g=-0.46) and lean percentage (r_g=-0.44). It would lead to unfavourable effects on testosterone level in purebred (r_g=0.82) and in crossbred (r_g=0.57).

Table 1 Expected effects of a selection against androstenone or against estradiol

Selection against	Effects	Purebred	Crossbred
Androstenone h^2 = 0,57 in purebred h^2 = 0,71 in crossbred	Favourable effects on:	CT carcass measures Growth traits Technological quality	CT carcass measures Growth traits Technological quality Carcass composition Skin lesions
	Unfavourable effects on:	Testosterone level	CT bone measures
Estradiol h^2 = 0,23 in purebred h^2 = 0,17 in crossbred	Favourable effects on:	Androstenone level Growth traits Carcass composition Technological quality	Androstenone level Skin lesions Carcass composition
	Unfavourable effects on:	Testosterone level	Testosterone level

Conclusion Heritability and genetic correlations indicate that a selection to decrease estradiol level would have overall favourable effects on meat production and quality traits.

Acknowledgments The authors are extremely grateful to the UEPR personnel, PEGASE technicians and IRSTEA. This study has been granted by ANR (ANR-10-GENOM_BTV-015, ANR-15-CE20-0008), Alliance R&D, InaPorc and FranceAgrimer.

References

Parois S, Prunier A, Mercat MJ, Merlot E and Larzul C 2015. Genetic Relationships between Measures of Sexual Development, Boar Taint, Health and Aggressiveness in Pigs. Journal of Animal Science 93, 3749-3758.

III

Développement de la puberté et risque d'odeur de verrat



L'androsténone est un stéroïde produit dans les testicules des porcs et est une des principales molécules responsables de l'odeur de verrat. Une sélection contre l'androsténone permet des diminuer les risques d'odeur de verrat en évitant la castration des porcelets. Dans la première partie du travail de thèse nous avons pu montrer qu'une telle sélection devrait avoir des effets globalement favorables sur les performances des porcs charcutiers et sur la fréquence de comportements agonistes. L'androsténone est un stéroïde dont la production est liée à celle d'autres stéroïdes sexuels comme l'œstradiol et la testostérone. Ces deux stéroïdes sont impliqués dans la mise en place et le maintien des fonctions reproductrices des verrats. Le but de cette étude est d'évaluer les effets, potentiellement indésirables, d'une diminution de l'androsténone sur les capacités de reproduction des verrats.

Un total de 114 verrats de trois types génétiques différents a subi un phénotypage fin en station expérimentale par lot de 8 à 10 verrats du même type génétique. Le phénotypage a permis d'enregistrer des caractères de croissance (âge à 100kg), de mise en place et de maintien de la libido (réussite au débourrage et fréquence des refus pendant la période des collectes), de qualité de la semence (mobilité, motilité, viabilité), de quantité de semence (volume, concentration, nombre de spermatozoïdes), d'état sanitaire (contrôle des aplombs, contrôle de l'état de santé global), de comportement (test de relation homme animal, score de larmes), de développement du tractus génital (poids des testicules, de l'épididyme, des glandes de cowper et des vésicules séminales), de développement de la puberté (œstradiol et testostérone plasmatique à environ 180 jours et à environ 280 jours) et du risque d'odeur de verrat (concentration du gras dorsal en androsténone, scatol et indole à environ 180 jours et à environ 280 jours).

Ces nombreuses données ont permis, dans un premier temps, la réalisation d'analyses multivariées pour estimer les relations entre les différents caractères. Et dans un second temps, des modèles linéaires ont permis d'estimer les effets de l'androsténone ou de l'œstradiol sur les caractères de performances des verrats : caractéristiques de la semence et indicateurs de la libido.

Les analyses en composantes principales confirment les relations fortes entre l'androsténone et les stéroïdes sexuels (œstradiol et testostérone) mais ne mettent pas en évidence de relations entre les composés odorants et les caractéristiques de la semence ou les indicateurs de la libido chez les verrats. Les modèles linéaires confirment ces résultats, en ne montrant pas d'effets de l'androsténone ou de

l'œstradiol sur les caractéristiques de la semence. Les modèles linéaires suggèrent également un effet défavorable de l'androsténone sur la réussite au débourrage.

Cette étude suggère qu'une sélection pour diminuer le risque d'odeur de verrats n'aurait pas d'effets indésirables sur les performances de verrats matures. Les relations visibles entre l'androsténone et l'œstradiol plasmatique confirment que ce dernier peut servir de proxy de l'androsténone chez les jeunes animaux et suggère qu'une sélection contre l'androsténone pourrait retarder la puberté des verrats.

3.1 Préparation des données

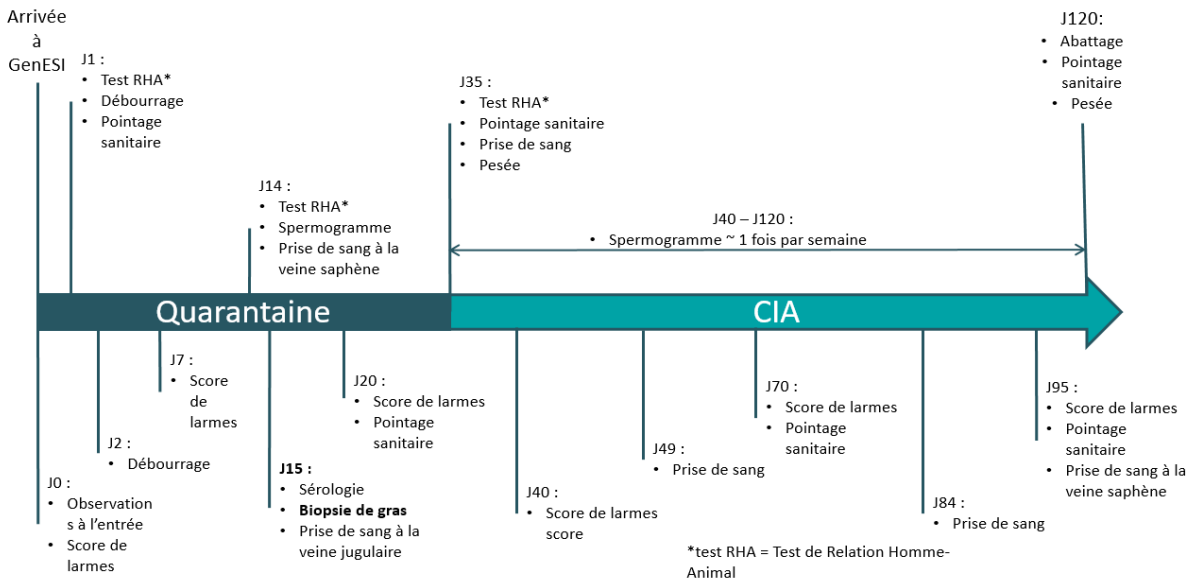


Figure 11 – Schéma des prélèvements et mesures réalisées en station expérimentales sur chaque verrat.

La figure 11 détaille le phénotypage fin subit par les verrats au cours du temps. Les entrées des verrats en station expérimentale, l'enregistrement des mesures et les collectes d'échantillons se sont étalées de janvier 2016 à février 2019.

3.1.1 Biopsies de gras dorsal

Les biopsies de gras ont été réalisées d'après des travaux de Baes et al., 2012, cette étude préconise un minimum de 70mg de gras liquide pour réaliser les analyses des composés odorants. Les biopsies de gras dorsal ont été réalisées à un jeune âge (environ 180 jours), les animaux avaient peu de gras ce qui a rendu le prélèvement difficile à impossible. Ainsi 17 animaux n'ont pas pu être prélevés et seulement 21 échantillons sur 92 prélevés ont atteint le poids minimum de 70mg. Le protocole incluant des mesures d'œstradiol plasmatique (proxy de l'androsténone) au même âge que les biopsies, nous avons étudié les relations entre l'androsténone mesurée sur les biopsies et l'œstradiol plasmatique pour évaluer la pertinence d'un nouveau seuil, à 35mg de gras liquide. Nous avons comparé les relations entre l'androsténone et son proxy dans deux possibilités : en conservant uniquement les animaux ayant un prélèvement supérieur à 70mg de gras liquide ou en conservant les animaux ayant un prélèvement supérieur à 35mg de gras liquide. L'observation des données (Figure 11) a montré peu de différences entre les deux propositions, nous avons donc conservé dans le reste des analyses les mesures des composés odorants réalisées avec plus de 35mg de gras liquide ce qui correspond à 85 animaux sur 92 prélevés.

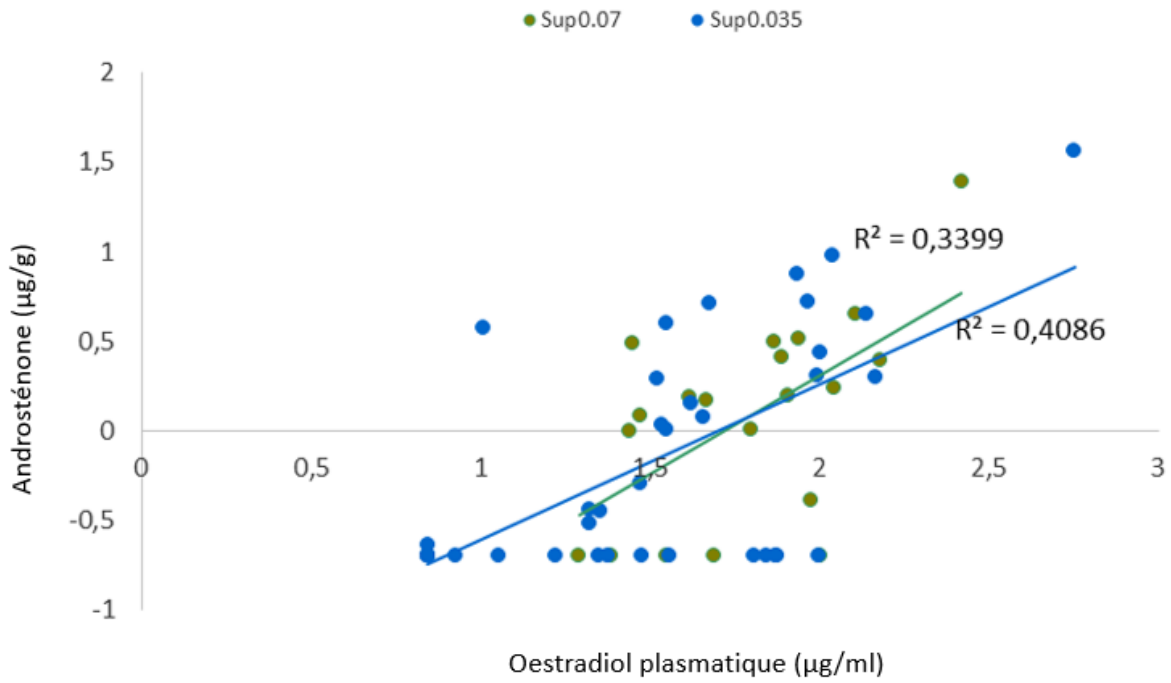


Figure 12 – Relations entre androsténone dans le gras et œstradiol plasmatique selon le volume de l'échantillon de gras liquide.

3.1.2 Dosages hormonaux

Chez le porc la veine jugulaire est le site de prélèvement de référence pour les dosages hormonaux mais demande une contention, la veine saphène permet un prélèvement sans contention pendant la collecte de semence, l'animal étant immobile sur le mannequin. Dans le protocole les jeunes verrats ont été prélevés sur les deux veines à un jour d'intervalle. Le but de ces doubles prélèvements était de vérifier si les dosages d'œstradiol et de testostérone était liés entre les deux sites et donc si les deux sites de prélèvement pouvaient être utilisés pour doser l'œstradiol, proxy de l'androsténone.

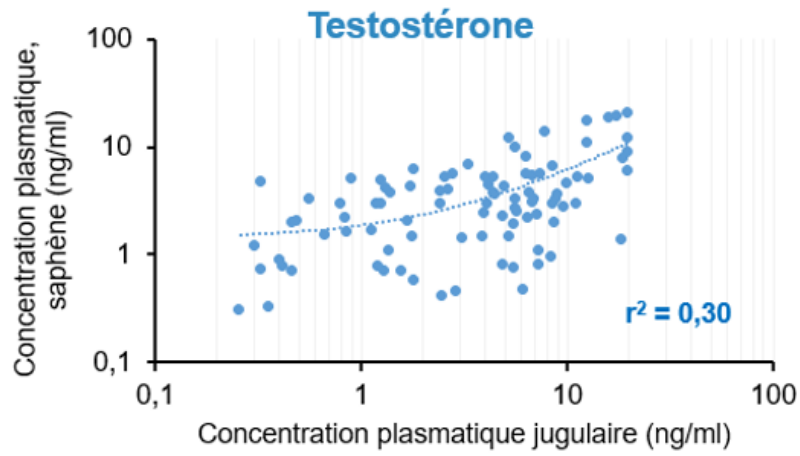


Figure 13 – Relations entre les concentrations plasmatiques en testostérone dans la veine saphène et dans la veine jugulaire.

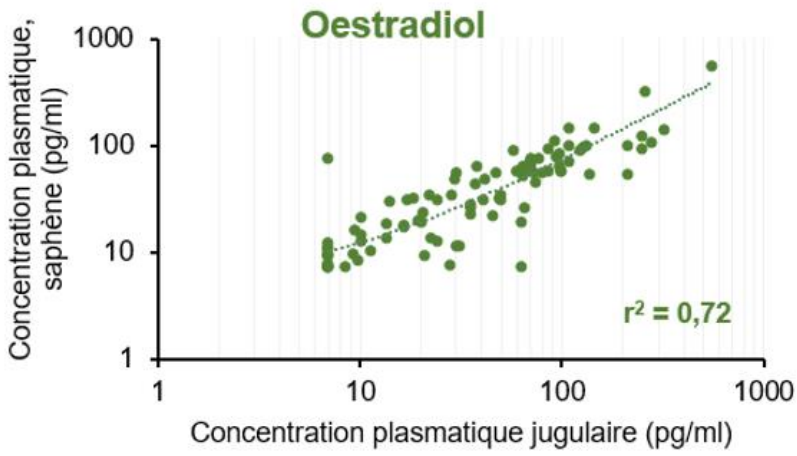


Figure 14 – Relations entre les concentrations plasmatiques en œstradiol dans la veine saphène et dans la veine jugulaire.

La comparaison des valeurs obtenues dans les deux prélèvements (figures 13 et 14) montre une relation moyenne pour les concentrations en testostérone et une corrélation élevée pour les concentrations en œstradiol.

Pour chaque dosage, on a utilisé pour la suite des analyses le site de prélèvement le plus représenté sauf en cas de valeur manquante.

3.1.3 Caractéristiques de la semence

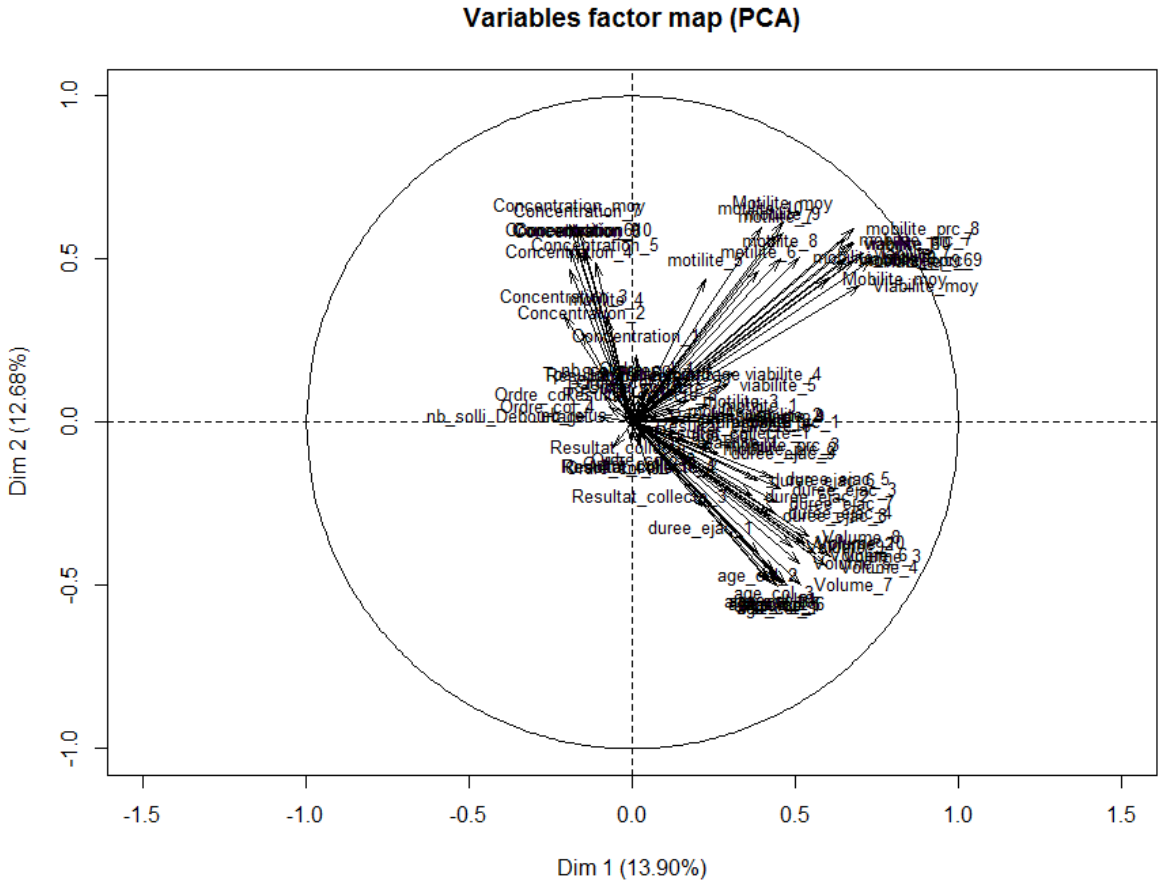


Figure 15 – Cercle des corrélations tracé pour le premier plan de l'analyse en composantes principales (axes 1 et 2) incluant les caractéristiques de la semence.

Comme indiqué dans la figure 10, les verrats ont été collectés chaque semaine pendant 10 à 15 semaines. Nous avons réalisé une analyse en composantes principales pour estimer l'évolution des caractéristiques de la semence entre les collectes. Nous pouvons voir sur la figure 15 que chaque caractéristique de la semence évolue de manière similaire d'une collecte à l'autre et par rapport à la moyenne. Inclure des mesures répétées dans une ACP risque de fausser les résultats en donnant un

poids supérieur à ces données. Nous avons donc choisi d'utiliser pour la suite des analyses la moyenne par verrat de chaque caractéristique de la semence.

3.2 Article scientifique

Male pig pubertal development and risk of boar taint

Claire DUGUÉ (1), Armelle PRUNIER (2), Stéphane FERCHAUD (3), Doryan GRIVAULT (3), Marie-José MERCAT (4), Sylviane BOULOT (4), Catherine LARZUL (1)

(1) GenPhySE, INRAE, 31326 Castanet-Tolosan, France

(2) INRAE, UE1372 GenESI, La Gouvanière, Venours, 86480 Rouillé, France

(3) IFIP-Institut du Porc, La Motte au Vicomte, BP 35104, 35651 Le Rheu, France

(4) PEGASE, INRAE, Agrocampus Ouest*, 35590 Saint Gilles, France*

claire.dugue@inrae.fr

Highlight

- Plasma œstradiol can be used as a proxy for backfat androstenone content in pigs.
- No clear link between androstenone or œstradiol and semen characteristics in boars.
- No clear link between androstenone or œstradiol and libido in boars.

Abstract

In Europe, the majority of male piglets are still castrated without anaesthesia. This painful practice avoids a meat quality defect called boar taint. Boar taint is partly due to the accumulation of androstenone in the fat. Androstenone is a steroid produced by the testes. To decrease the risk of boar taint in non-castrated males, a selection against androstenone is considered, but negative impacts on subsequent male reproduction ability must be avoided. The purpose of this study is to estimate the relationships between fat androstenone, plasma sexual hormones and numerous other traits in boar. Data were collected from 160 to 280 days of age, for 36 Duroc boars, 40 Landrace boars and 38 Pietrain boars, before and after entry in semen production center. We included 34 traits: characteristics of the semen (number of spermatozoids, mobility, motility, normal spermatozoids, volume and concentration), the duration of ejaculation, two libido indicators (number of training sessions before a successful collection and percentage of mount refusals), plasmatic hormones (testosterone and œstradiol), age at 100 kg, indicators of animal behaviour, health and welfare (human-animal relationship test, tears, health and leg scores), concentrations of boar taint compounds in back fat (androstenone, skatole and indole) at usual slaughter age (biopsy at 180 days) and in mature boars (from the carcass at 280 days) and the weight of genital tract at 280 days (testes, epididymis, Cowper's glands and seminal vesicles). We found a high correlation (0.57) between plasma œstradiol and androstenone in fat at around 180 days of age. This confirms that plasma œstradiol can be used as a proxy for androstenone at usual slaughter age. We found no link between androstenone or œstradiol in 180-day-old pigs and libido indicators or semen characteristics. These results suggest that a genetic

selection for lower fat androstenone or plasma œstradiol in pigs at usual slaughter age would have low impact on libido or semen production capacities of mature boars.

Funding: This work was supported by ANR (ANR-15-CE20-0008 AROME) and Alliance R&D (IFIP and breeding companies: AXIOM, NUCLEUS and CHOICE Genetics).

Introduction

Most male piglets are still castrated in Europe (De Briyne et al., 2016) to avoid a meat quality problem named boar taint (Lundström et al., 2009; Parois et al., 2018). Boar taint is mainly due to two molecules, androstenone, a steroid produced in the testes and skatole, which is produced by the degradation of tryptophan by bacteria in the digestive tract. These two molecules accumulate in fat tissues and give meat an unpleasant odour/flavour of urine or feces. European pig producers agreed to stop the surgical castration of piglets to improve animal welfare since castration is a painful practice (Anonyme, 2010). The cessation of castration reduces production costs and the workload of farmers (De Roest et al., 2009). Entire male pigs have better growth performance, leaner carcasses and better feed efficiency (Lundström et al., 2009). Lower environmental footprint and nitrogen output are also expected due to better feed efficiency.

The skatole content in backfat can be reduced by optimizing numerous factors such as using a diet with a high level of fibers and a high prececal digestibility of tryptophan, fasting the animals long enough before slaughter or maintaining a clean environment (Parois et al., 2018; Wesoly and Weiler, 2012). The concentration of androstenone in backfat is more influenced by genetic factors (Parois et al., 2018). The concentration of androstenone in backfat has a moderate to high heritability (Dugué et al., 2020; Parois et al., 2018, Grindflex et al., 2011) and exhibits large variability in commercial pig populations (Zamaratskaia et al., 2004). Testicular steroids and, in particular, androstenone, have an inhibitory influence on liver skatole catabolism (Zamaratskaia and Squires 2009). Moreover, a moderate to high genetic correlation between fat androstenone and skatole has been estimated (0.36 to 0.61 in Parois et al., 2015; Strathe et al., 2013). Therefore, an efficient genetic selection against androstenone concentration in backfat should result in a decrease in backfat skatole. However, before implanting such a selection, all consequences should be evaluated.

A previous study (Dugué et al., 2020) showed that selection against androstenone would have no unfavourable impact on production traits and agonistic behaviour. Androstenone being a testicular steroid sharing multiple pathways with important sex hormones such as testosterone and 17β−œstradiol (A Robic et al., 2014), a selection against androstenone could have an impact on sexual precocity and on the reproductive abilities of mature boars. This hypothesis has been very scarcely investigated and results are conflicting. On one hand, 6-month boars with a low concentration of fat

androstenone had fewer and smaller Leydig cells compared to other boars (Bonneau et al., 1987). In addition, the sperm production of Pietrain boars was lower in those having male offspring with low androstenone content at slaughter, around 110 kg live weight (Mercat et al., 2015). On the other hand, (Strathe et al., 2013) showed very low genetic correlations with a generally favourable trend between fat androstenone and different semen traits in Landrace mature boars.

The purpose of the present study was to estimate the relationships between fat androstenone, plasma steroids, libido and semen characteristics of boars with measures at different ages along the pubertal development with specific objectives were two main questions:

1 - What is the relationship between boar taint, onset of puberty, libido and semen characteristics of mature boars?

2 - What are the effects of œstradiol, a proxy for androstenone, on semen characteristics and on the libido of boars?

Material and methods

Animals

The experimental design was approved by the local Ethics Committee in Animal Experiment from Poitou-Charentes and was authorized by the French Ministry of Higher Education and Research (CE84-32481).

A total of 114 male pigs, 36 Duroc, 40 Landrace and 38 Pietrain boars underwent fine phenotyping in the INRA GenESI experimental unit (Le Magneraud, F17700 Surgères) between 2016 and 2019. They were observed in batches of 8 to 10 boars, separated by 2 to 4 months. Duroc and Landrace boars were randomly selected by promoting the diversity of parental origins. Pietrain boars were selected according to their genomic value for androstenone. In each batch, five boars with the highest genomic value and five boars with the lowest genomic value were selected from 40 to 60 candidate boars. Genomic values were estimated from genotyping of candidates and from a previously established reference population (Tusell et al., 2016).

Boars arrived in the experimental unit at 164 ± 6.1 days of age (mean ± SD). After 35 days of quarantine, they entered the artificial insemination center where they remained for about two to three months. The boars were slaughtered in a commercial slaughterhouse at 283 days ± 1.8 days of age. Throughout the experiment, the animals were reared in 8 m^2 individual pens with solid floor covered by straw. They were fed once a day (2.5 kg per day on average) during the quarantine period and twice a day (3.5 kg per day on average) after quarantine.

Traits and measures

The breeding companies provided the age at 100kg. The age was estimated from the weight measured at the end of an on-farm test period and adjusted to 100 kg using a method initially described by Jourdain et al. (1989) with factors adapted to each line.

A human animal relationship (HAR) test was carried out twice one week after arrival, at an average age of 172 days ± 15, and the end of the quarantine period, at an average age of 205 days ± 15. The method was adapted from (Destrez et al., 2010)). An unfamiliar person entered the home pen and stood immobile for 10 seconds, 2 m from the boar, approached at 50 cm and crouched and, after 10 s, tried to touch and scratch the boar between the ears. The animal's response was scored from 0 to 6: 0 (boar moved away when approached), 1 (boar moved away, when approached, but came back), 2 (boar moved away when the person squats), 3 (boar moved away, when the person squats, but came back), 4 (boar moved away when touched between the ears), 5 (boar moved away, when touched between the ears, but comes back) and 6 (boar accepts to be touched between the ears).

A brown tears score (Deboer et al, 2015) was assigned for each eye at an average age of 172 days ± 15 and before slaughter at an age of 281 days ± 13. Scores between 0 (no trace) and 6 (large brown trace) were assigned to each eye. For analysis, the scores for both eyes were added.

Health and leg status were assessed twice at ages 172 ± 15 and 260 ± 15 days of age. Boars in good health were scored zero, while boars with at least one trouble including skin problem, wound, lameness, respiratory problem, or diarrhoea, got a score of one. Quality of leg structure refers to the shape of legs and hooves. Boars with correct leg structure have a score of zero and boars with any leg structure defect have a score of one.

Starting the day after their arrival in quarantine, boars were trained to jump and ejaculate on a dummy in their home pen. If no ejaculation was obtained within 10 min, the training was stopped. The trainings took place several times a day (maximum 3) until successful ejaculation. For each session, the result (ejaculation or not) was registered. For each boar, the number of training sessions before successful ejaculation (Nb_training) was calculated.

Following the quarantine, boars were submitted weekly to semen collection for 10 to 15 weeks in a specific room. The total number of attempts and the number of successful attempts were registered and used to calculate the percentage of refusals (Prct_refusal). Nb_training and Prct_refusal were considered as libido indicators respectively before and during routine semen production. Semen characteristics include measurements of the total volume of each ejaculate and ejaculation duration (Ejac_time). Sperm quality movements were categorized according to the Bishop scale (Motility), the percentage of mobile spermatozoids (Prct_mobil) and the percentage of normal spermatozoids

(Prct_normal) were evaluated with optical microscopy (Bishop et al., 1954; Boulot and Ferchaud, 2013). Sperm concentration was measured by photometry (Concentration)

Blood samples were collected at 180 ± 15 days of age (14 days after entering the quarantine, all samples in the jugular vein), at 226 ± 34 days of age (11 samples in the jugular vein and 81 samples in the saphenous vein) and at 281 ± 13 days of age (12 samples in the jugular vein and 58 samples in the saphenous vein). Blood samples were immediately centrifuged and plasma samples were frozen at -20°C until analysis for testicular hormones.

Fat samples were collected at 180 ± 15 days of age by biopsy in the neck (Baes et al., 2012). Immediately after slaughtering, a backfat sample was taken in the neck region, between the cervical and first dorsal ribs. Samples were frozen at -20°C until analysis for boar taint compounds.

The genital tract was collected at slaughterhouse. After trimming from surrounding tissues, testes (Testes), epididymis (Epididymes), Cowper's glands (Cowper) and seminal vesicles (Vesicles) were weighed to evaluate the development of the different components of the genital tract.

Plasma testosterone (Testo_180, Testo_226 and Testo_280) and œstradiol (E2_180, E2_226 and E2_280 were analysed as described by Parois et al (2017), using ELISA kits (ST AIA-Pack Testosterone, ST AIA-Pack hsE2; Tosoh Corporation, Tokyo, Japan) developed for an automatic analyser (AIA 1800; Tosoh Corporation). Detection limit was 0.52 ng/ml for testosterone and 7 pg/ml for œstradiol. For fat samples collected at slaughter, androstenone (Andro_280), skatole (Skat_280) and indole (Ind_280) were measured by HPLC as previously described (Batorek et al., 2012b). For fat biopsy samples, boar taint compounds (Andro_180, Skat_180 and Ind_180) were measured by HPLC as described by Parois et al. (2017). Due to a very low quantity of liquid fat (less than 35 mg), the concentration of boar taint compounds could not be measured in seven biopsies. The detection limit was 0.24 µg/g for androstenone and 0.03 µg/g for skatole and indole. Concentrations of the three molecules were expressed per gram of liquid fat.

Statistical analyses

The detection limit value was assigned to boars with value below this limit for hormones and boar taint compounds. Table 1 shows, for all the variables studied, the number of individuals with a measure, means and the standard deviations.

The concentrations of androstenone, skatole, indole, testosterone and œstradiol were normalized by a log transformation before analysis.

All data were analysed with the3.5.0 version of the R software. Principal component analyses (PCA) were carried out with the FactomineR package. The data were centred and reduced and the missing

values were replaced by the average of the trait. This method allows all animals to be kept in the multivariate analysis with a neutral incidence for imputed data. Supplementary file S1 shows the first plan (axes 1 and 2) of a PCA describing the relationships between the 34 variables studied. As it was too complex to analyse, we performed PCAs with subsets of variables.

The average characteristics of semen for each boar was used for all analyses.

Table 1 Number of animals, means and standard deviation for all traits.

	Trait[4]	Number	Mean	Standard deviation
Semen characteristics	Concentration	113[1]	405.0	134.5
	Spz_Motility	113[1]	3.46	0.34
	Prct_mobil_spz	113[1]	88.93	7.47
	Prct_normal_spz	113[1]	90.26	8.40
	Ejac_time	113[1]	295.3	76.93
	Volume	113[1]	136.6	54.22
	Nb_spz	113[1]	53007	20175
	N of collects/boar	113[1]	12.73	1.07
Steroid hormones	Testo_180	114	1.17	1.11
	E2_180	114	3.57	1.02
	Testo_225	92[2]	1.53	0.72
	E2_225	92[2]	4.04	0.86
	Testo_280	70[2]	1.74	0.94
	E2_280	70[2]	4.63	1.00
Boar taint compounds	Andro_180	60[3]	2.49	5.68
	Skatole_180	60[3]	0.16	0.37
	Indole_180	60[3]	0.06	0.11
	Andro_280	93[3]	7.60	6.23
	Skatole_280	93[3]	0.26	0.29
	Indole_280	93[3]	0.10	0.08
Libido indicators	Nb_training	114	2.06	2.05
	Prct_refusal	114	0.19	0.28
Genital tract	Testes	113	836.5	156.9
	Epididymis	113	270.5	59.8
	Cowper	74[2]	293.9	90.8
	Vesicles	89[2]	193.0	76.7
Growth[1]	Age_100Kg	99[2]	145.1	9.80
Animal welfare / Behaviour	HAR_172	114	2.28	2.19
	HAR_205	114	5.25	1.08
	Leg_score_172	114	0.32	0.47
	Leg_score_260	112	0.78	0.42
Health status	Tears_165	84[2]	3.38	2.35
	Tears_260	92[2]	4.33	2.35
	Health_172	114	0.24	0.43
	Health_260	112[2]	0.51	0.50

[1] One pig is missing since it was culled at 201 days of age following 19 unsuccessful training sessions

[2] Except the pig that was culled, missing values are due to lack of sampling on the first batches of animals or measure for organizational reasons, independent from any animal problem.

[3] Missing values are due to insufficient quantity of fat.

[4]Concentration: concentration in million spermatozoids per ml, Motility: type and speed of spermatozoids movement was categorized according to the Bishop scale, Prct_mobil: percentage of mobile spermatozoids, Prct_normal: percentage of normal spermatozoids, Ejac_time: time of ejaculation in seconds, Nb_spz: number of spermatozoids per ejaculate in millions, N of collects/boar: number of collections per boar, Testo/E2: plasma concentration of testosterone (ng/ml) or œstradiol (pg/ml) at an average age of 180/226/280 days, Androstenone/Skatole/Indole: backfat concentration of androstenone/skatole/indole (mg/g) at an average age of 180 and 280 days, Nb_training: number of training sessions before successful collection, Prct_refusal: ratio of refusal after training success, Testes/Epididymis/Cowper/Vesicles: weight (g) of genital tract elements, age_100kg: age at 100kg, HAR: Human-Animal relationship test at 172 or 205 days, Tears: tears score at an average age of 165 and 260 days Leg_score/health: leg score/health score at average age of 172 and 260 days.

Effects of œstradiol, androstenone and testosterone measured at 180 ± 15 days on sperm concentration, sperm counts, percentage of normal spermatozoids and volume were analysed with mixed linear models using the lme4 and lmerTest packages. The lsmeans package was used for adjusted means calculation. Semen characteristics at the different ages were included in the models but since they were repeated data, an individual effect was also included. Effects of hormone levels on the first training session (successful or not) was analysed with generalized linear models.
The fixed effects tested in the models were month of collection, genetic type, age at collection at around 165 and 260 days old, androstenone, œstradiol and testosterone. Four classes of age at collection were defined: 172-200, 200-230, 230-260 and 260-294 days.

Results

The PCA performed on subsets of variables described (1) the relationships between boar taint compounds and steroids hormones, (2) the relationships between boar taint compounds, steroids hormones, libido indicators and semen characteristics and (3) the relationships between boar taint compounds, steroids hormones, behaviour towards human, tears staining and health, welfare indicators and age_100. Pearson correlations between studied variables are show in supplementary file S2 A, B, C and D. Pearson correlation between androstenone in backfat and plasma œstradiol, was equal to 0.44 (p-value: 0.0001, 72 boars) at 180 days of age and to 0.36 (p-value: 0.3184, 66 boars) at 280 days of age.

Relationships between boar taint compounds and steroid hormones

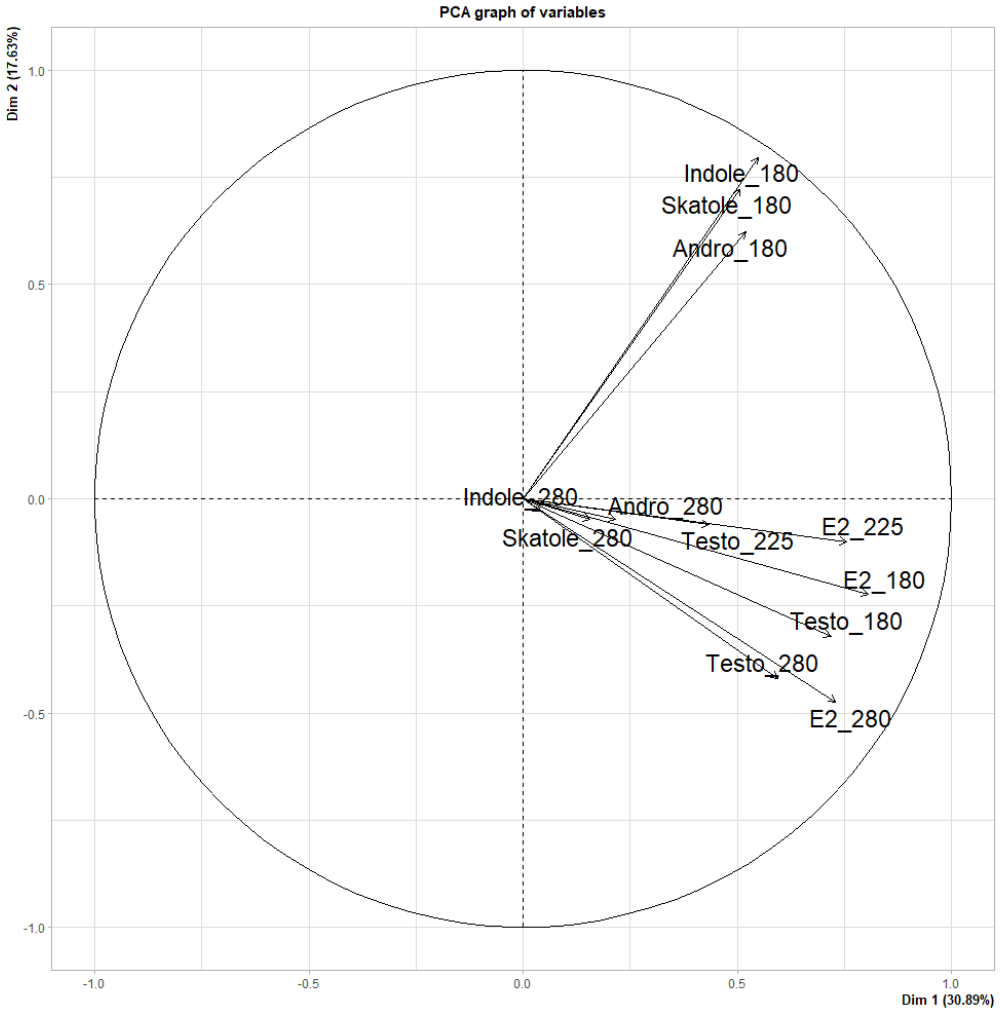


Figure 1 – Circle of correlations drawn for the first plan of the principal component analysis (axes 1 et 2) including levels androstenone (Andro), skatole and indole in adipose tissue at an average age of 180 or 280 days (_180 or _280, respectively) and plasma levels of œstradiol (E2) and testosterone (Testo) at an average age of 180, 225 or 280 days (_180_ or 225 or _280, respectively).

The first plan of PCA explained nearly 31% of the variability (Figure 1) and groups the steroid hormone levels at 180 and 280 days and boar taint compounds at 180 days. The boar taint compounds at 280 days show little variability in this plan and are separated from assays at 180 days by axis 3 (results not shown).

The graph of individuals for this PCA (supplementary files Figure S2), shows that Duroc boars appear to be partly separated from other genetic types on axis 1. Landrace and Pietrain NN boars appear to have greater variability.

Relationships between boar taint compounds, steroid hormones, semen characteristics, libido and genital tract development

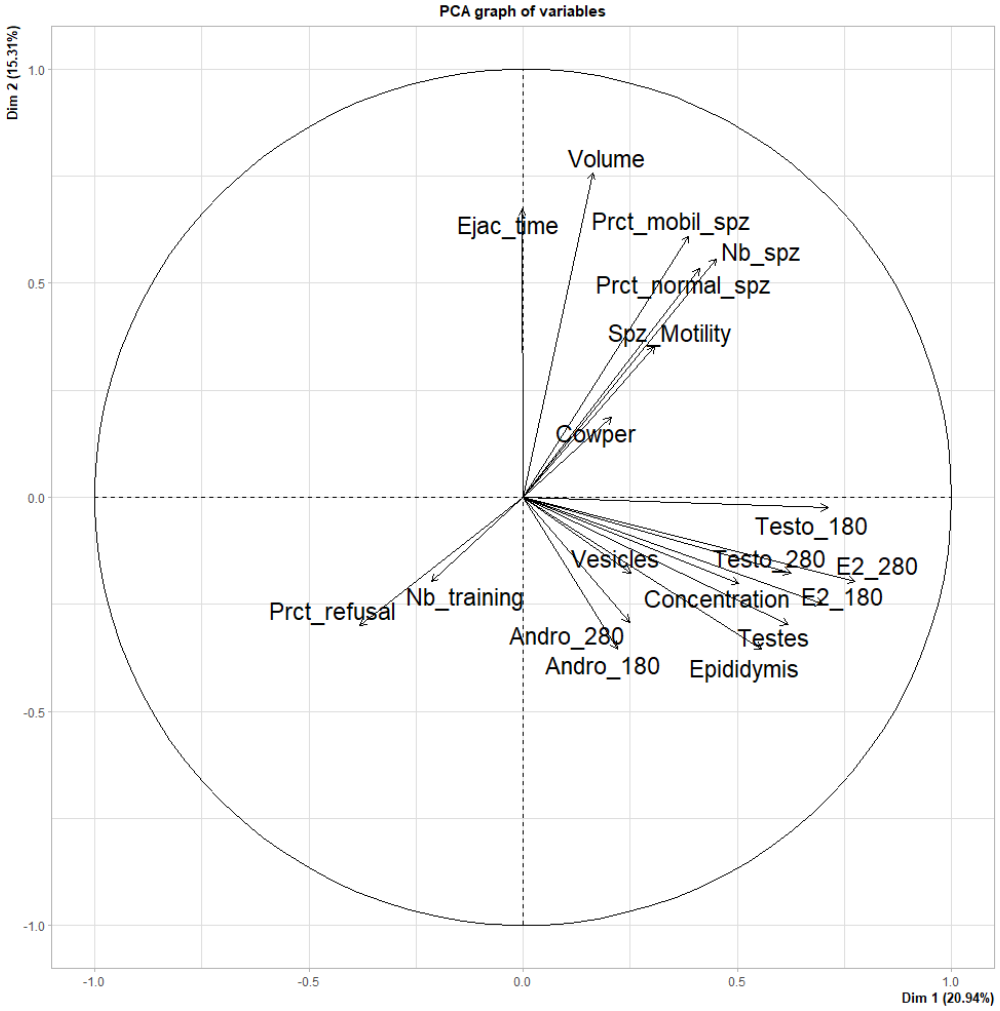


Figure 2 - Circle of correlations drawn for the first plan of the principal component analysis (axes 1 et 2) including levels of androstenone in adipose tissue at an average age of 180 or 280 days (Andro_180 and Andro_280), plasma levels of sex hormones at an average age of 180 or 280 days (E2_180, E2_280, Testo_180 and Testo_280), semen characteristics (Concentration, Spz_Motility, Prct_mobil_spz, Prct_normal_spz, Nb_spz, Volume), Ejac_time, indicators of libido (Nb_training, Prct_refusal) and weight of the different parts of the genital tract (Testes, Epididymis, Cowper, Vesicles).

The first plan of the PCA represented 20.94% of the variability (Figure 2). Œstradiol and testosterone at 180 and 280 days are grouped with the genital tract elements' weights (except Cowper gland) on the first axis. Androstenone levels are between first and second axes but they show low variability. Semen characteristics (except concentration) are grouped on the second axis and they are not related to hormone or androstenone contents. The libido indicators show little variability and do not appear to be related to androstenone or steroid hormonal levels. They seem not or very little related to semen

characteristics. Supplementary file S2-B shows low to non-existent correlations between the indicators of libido and semen characteristics.

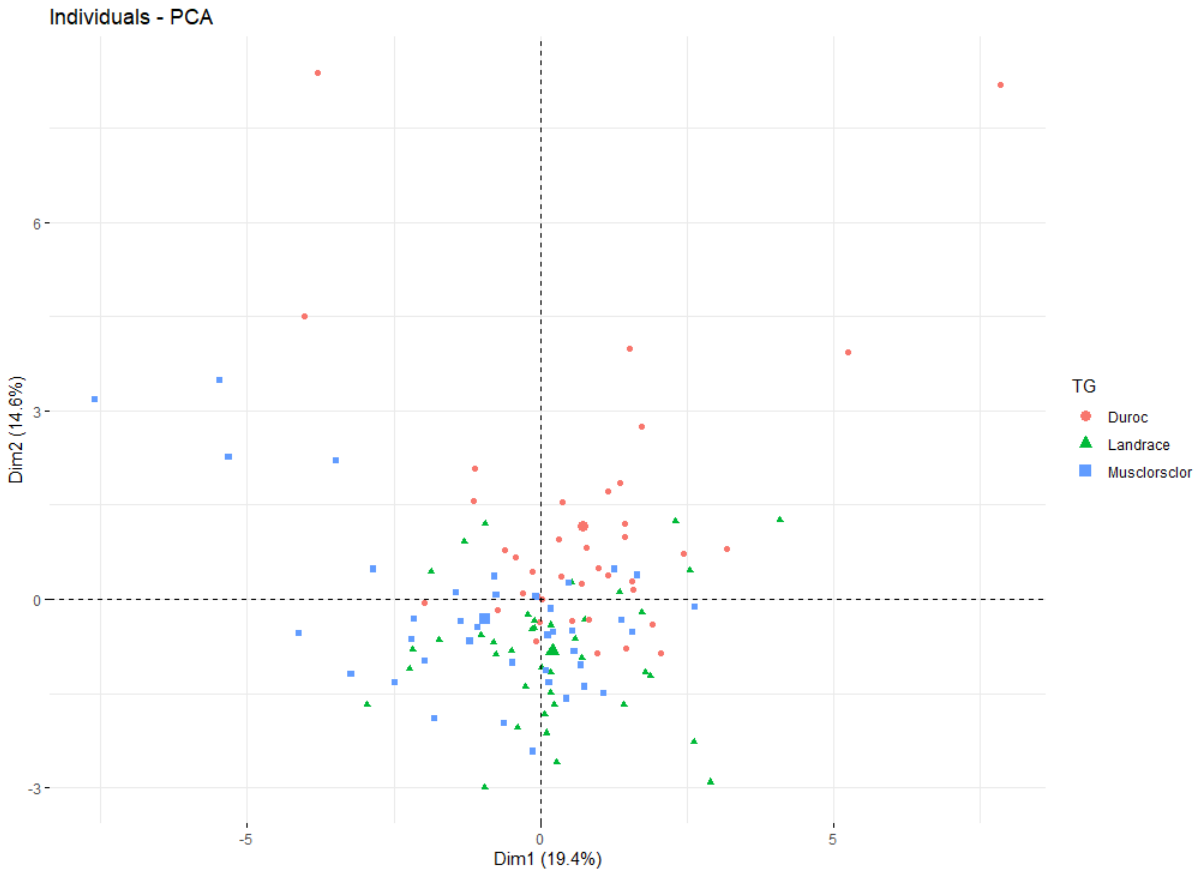


Figure 3 - Projection of individuals for the first plan of the principal component analysis (axes 1 et 2) including levels of androstenone in adipose tissue at an average age of 180 or 280 days (Andro_180 and Andro_280), plasma levels of sex hormones at an average age of 180 or 280 days (E2_180, E2_280, Testo_180 and Testo_280), semen characteristics (Concentration, Spz_Motility, Prct_mobil_spz, Prct_normal_spz, Nb_spz, Volume), Ejac_time, indicators of libido (Nb_training, Prct_refusal) and weight of the different parts of the genital tract (Testes, Epididymis, Cowper, Vesicles).

The graph of individuals of this PCA (Figure 3) shows that there are differences in the relationships between the variables studied (steroids hormones concentration, androstenone concentration in backfat, semen characteristics and indicators of libido) according to genetic type. Duroc boars appear to be partly separated from other genetic types.

Relationships between boar taint compounds, behaviour towards human, tears staining and sanitary indicators

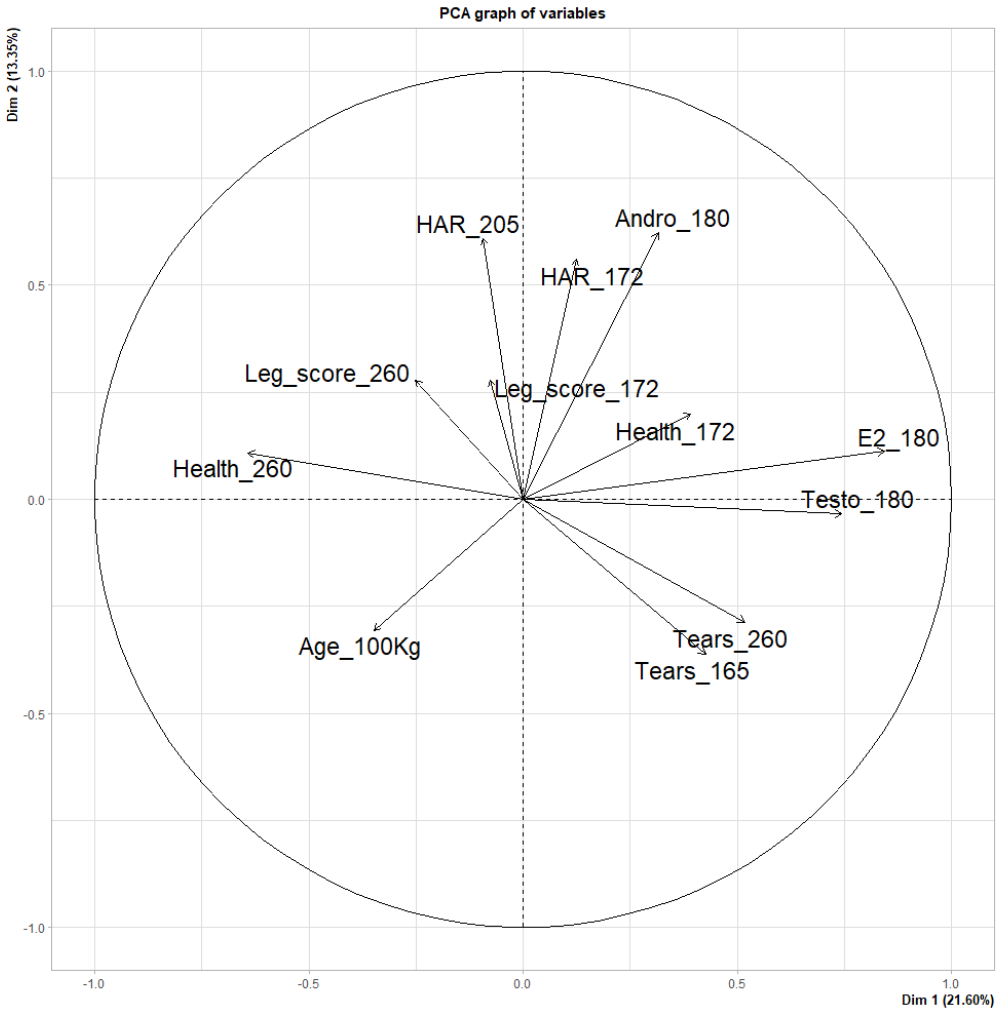


Figure 4 – Circle of correlations drawn for the first plan of the principal component analysis (axes 1 et 2) including levels of androstenone in adipose tissue at an average age of 180 days (Andro_180), plasma levels of sex hormones at an average age of 180 days (E2_180 and Testo_280), age at 100kg (Age_100kg), HAR test results (HAR_172 and HAR_205), tears scores (Tears_165 and Tears_260) and leg and health scores (Leg_Score_172, Leg_Score_260, Health_172 and Health_260).

The first plan of PCA explained 21.60% of the variability (Figure 4). The 180-day œstradiol and testosterone assays are interrelated and show great variability on the first axis. They appear to be slightly related with the tears scores at 165 and 260 days and opposite to the health score at 260 days. Androstenone at 180 days is represented mainly on axis 2; it seems to be related to the Human-Animal Relationship tests (HAR test). Health score at 172 days and leg score at 172 and to a lesser extent at 260 days show little variability on the first two axes. The age at 100 kg does not seem to be related to any other variable present on this PCA.

The graph of individuals for this PCA (supplementary files Figure S3), shows that Duroc boars appear to be partly separated from other genetic types along the first axis.

Mixed linear model on semen characteristics

Table 2 (and supplementary table S2 for models with androstenone) reports the effects tested in the different linear models. Non-significant effects (P-value> 0.05) were removed from the models except œstradiol and androstenone, which were kept in the models even when not. There are no significant effects of œstradiol, androstenone and testosterone measured at 180 days of age on semen traits. Collection month was significant on all semen characteristics. Collection age was significant on sperm count, Prct_mobil, concentration and volume. Genetic type was significant on Prct_normal, concentration and volume.

	Sperm count	Prct_mobil	Motility	Prct_normal	Concentration	Volume	Training
Oestradiol 180d							
Testosterone 180d							
Collection age							
Collection month							
Genetic type							

Significant Not significant Not tested

Table 2 – Table of tested and untested effects in models to assess the effects of œstradiol on semen characteristics and success at the first training session (Training).

Effect of age

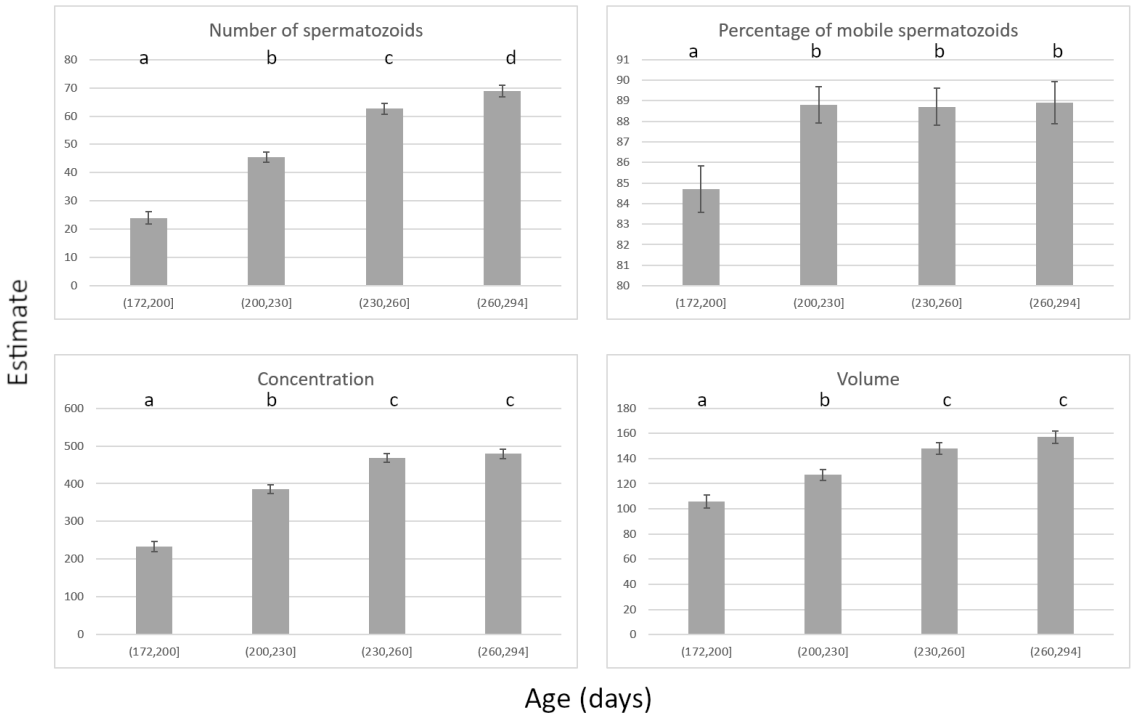


Figure 5 – Effects of age on semen characteristics. Number of spermatozoids in billions, concentration in millions of spermatozoids per ml volume in ml. Means with different letters in a table are significantly different (a, b, c, d: $P \leq 0.05$).

Figures 5 shows the evolution of the adjusted means of sperm count, concentration, percentage of mobile spermatozoa and volume as a function of the age of the boars. The means of the characteristics of the semen gradually increase with the age of the boars. Percentage of mobile spermatozoids, concentration and volume seem to stabilize between 230 and 294 days of age. There is no significant effect of age on percentage of normal spermatozoids and motility.

Effect of month

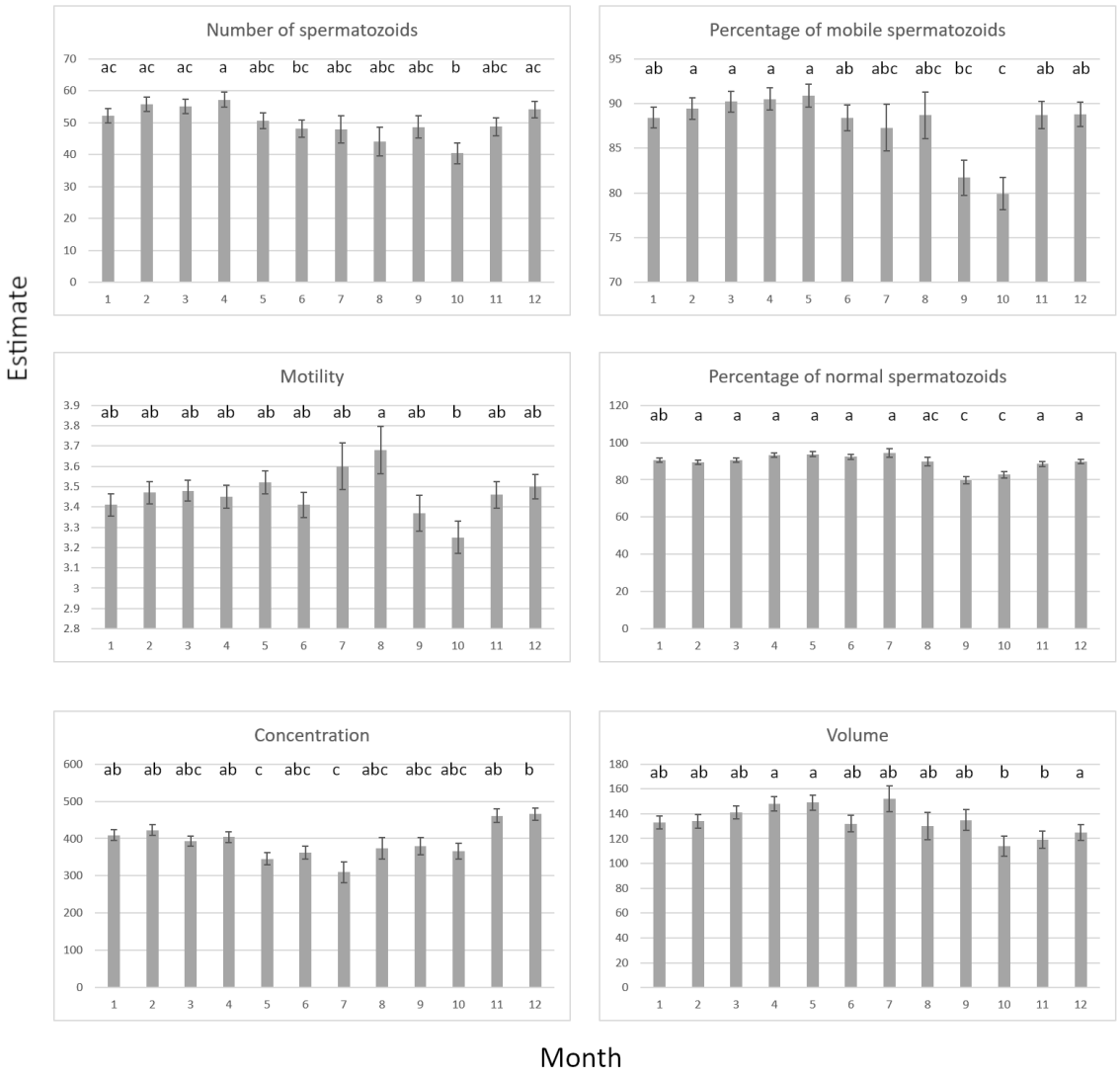


Figure 6 – Effects of the month of collection on semen characteristics. Number of spermatozoids in billions, percentage of normal spermatozoids in percentage, concentration in millions of spermatozoids per ml, volume in ml. Means with different letters in a table are significantly different (a, b: $P \leq 0.05$).

Figures 6 shows the effects of the month of collection on the adjusted averages of sperm count, percentage of mobile spermatozoids, motility, percentage of normal spermatozoids, concentration and semen volume. Sperm count exhibits small variations over the year. Sperm count is at its lowest in October and at its highest in April. Percentages of mobile and of normal spermatozoids decrease in fall (September and October) and increase spring and end of winter. Motility is the lowest in October and the highest in August. Concentration is decreased in spring and summer (May and July) and increased in December. Volume is decreased in October and November and increased in April and May.

Discussion

Plasma œstradiol as a proxy of backfat androstenone

Determination of fat androstenone level in live animals requires a biopsy of backfat. This practice may be considered as painful and in young and lean pigs, it can be difficult to obtain adequate sample size for analysis. In young pigs, it can be difficult to obtain a sample of sufficient size for analysis. Thus, in the present study the fat biopsy taken form 17 boars was too small to make an attempt of dosage. In addition, from the 97 remaining pigs, only 21 of the samples could reach the minimum of 70 mg of liquid fat advised by (Baes et al., 2012) to analyse boar taint compounds. After studying the data, we kept the analyses performed with a minimum of 35 mg of liquid fat, which corresponded to 60 animals.

Androstenone and plasma œstradiol have high genetic (Dugué et al., 2020) and phenotypic (Prunier et al., 2016) correlations. Plasma œstradiol is therefore a good candidate to be used as a proxy for fat androstenone. Indeed the production of androstenone takes place in the testes in parallel with the production of other steroids such as œstradiol. It was therefore expected that animals with a high concentration of œstradiol also have a high concentration of androstenone at the same age. For mature boars, we unexpectedly found a moderate Pearson correlation between androstenone and plasma œstradiol. The moderate correlations could be explained by the 42.1 % androstenone missing values for correlations between assays at this age and by the low variability of androstenone at 280 days visible in the principal component analyses. In addition, the relationships between androstenone and œstradiol are little studied in mature boars compared to young animals. Finally, as suggested by (Prunier et al., 2016), this study confirms the use of plasma œstradiol as a proxy for fat androstenone in young pigs. With moderate Pearson correlations (0.44) and links between fat androstenone and œstradiol at usual slaughter age around 180 days.

Relations between androstenone or its proxy œstradiol and indicators of libido, semen characteristics and genital tract development.

The characteristics of semen were related to each other, which is in agreement with the moderate to high genetic correlations found in the literature between concentration, motility and sperm count (Chang et al., 2017).

This same study showed low to moderate negative genetic correlations between semen characteristics and libido (speed to mount on the dummy). Though we used different libido criteria the moderate

345 opposition with sperm counts and quality n in the present study is in accordance with (Chang et al.,
346 2017).

347 The PCA analysis did not take into account the genetic type, knowing that the numbers of individuals
348 by genetic type are relatively low, and that it was not possible to differentiate the batch effect and the
349 effect of genetic type since there was only one genetic type per batch. The protocol was not designed
350 to compare genetic types, but to have representative ratios of several genetic types, a dam line, a sire
351 line and Duroc known to have higher levels of androstenone. The PCA figure of individuals clearly
352 suggest a genetic effect on the variability of the studied traits. As expected Duroc boars are quite
353 separated from other genetic types. Indeed there are differences in boar taint compounds levels (Xue
354 et al., 1996) and semen characteristics between breeds (Kennedy and Wilkins, 1984). Furthermore,
355 animals were not randomly selected in one of the breed variability was artificially increase the animals
356 having been chosen to be divergent according to their genomic value for androstenone. Therefore,
357 additional intra-breed analyses should be carried out.

358 There are few studies on the relationship between the size or weight of parts of the genital tract and
359 plasma testosterone concentration. The present results showed a positive link between testosterone
360 levels and the weight of the testes and epididymis. A relationship between the weight of the testes
361 and epididymis and testosterone levels was previously shown by (Walker et al., 2004). Moderate
362 Pearson correlations and high genetic correlations have been shown between testosterone
363 concentration and the testes volume on 168-day boars (Lubritz et al., 1991).

364 There is a link between the weight of the epididymis and the weight of the testes and a lack of link
365 between these elements and the indicators of libido. These results correspond to the high correlation
366 calculated between the weight of the testes and epididymis and to the low correlations calculated
367 between these elements of the genital tract and libido in a study on boars aged 300 days (Ren et al.,
368 2009). The results obtained here suggest a link between testicular weight and sperm concentration
369 and an absence of link with mobility. This is in agreement with a study on animals selected on the size
370 of their testes suggested a link between testicle size and sperm concentration but no link between
371 testicular size, sperm mobility and frequency of abnormal sperms (Huang and Johnson, 1996).

372 Two previous studies showed high correlations between the volume of the testes and the
373 androstenone concentration of backfat in young boars (Aldal et al., 2005; Font-i-Furnols et al., 2016).
374 One study suggests the use of testicular size as an indicator of boar taint risk when sorting carcasses
375 at the slaughterhouse (Prunier et al., 2016). These different studies are in agreement with the visible
376 link between the weight of the testes and androstenone at 180 days found in the present study in the
377 PCA analysis. This relation was expected because androstenone is produced in the testes and steroid
378 synthesis is linked to the development of Leydig cells (A Robic et al., 2014).

379

Low correlations are found in 300 day old animals between testosterone concentration and sperm concentration, count and volume (Ren et al., 2009). Analysis of testicles from 211-day-old boars suggested no link between sperm production and plasma testosterone concentration (Walker et al., 2004) which is in line with the results of the present study for the testosterone measurements and semen characteristics.

Relationships between androstenone or its proxy œstradiol and health status, behaviour towards humans and chronic stress.

In addition to the main questions of the study, we were interested in the relationships between an indicator of chronic stress (tears score), a human-animal relationship test, animal health scores and androstenone or œstradiol. According to (Deboer et al., 2015), tears score is a marker of chronic stress, however this score was little studied, and its validity has not yet been confirmed. To our knowledge, this is the first study to investigate the relationship between these criteria and testicular steroids (androstenone, œstradiol and testosterone) or health scores. More globally, little is known about the relationship between androstenone or œstradiol and health status or stress. The effects of stress on reproduction have mainly been studied in sows. It has been shown that stress can accelerate the onset of puberty (Einarsson et al., 2008). In our study, low to moderate positive relationships between œstradiol and testosterone concentration and tears score suggest that stress could also affect pubertal development in young boars. However, tears score exhibited low variability and had no significant effects on libido and sperm criteria in our study. The significance of tears scores should be further investigated with direct measurement of puberty and comparison with stress specific biomarkers.

A comparison of the androstenone concentration in the fat at the slaughterhouse between pigs reared in a conventional way (with grouping of litter which is a stressful event) and pigs reared without mixing of litters (mode of rearing considered to be low stress) suggests that stressed animals are more likely to have a high concentration of androstenone (Fredriksen et al., 2006). In our study, young boars were stressed during transportation to the experimental station. To prevent this stress from directly influencing the measurements, blood tests and biopsies were taken two weeks after arrival. The estimation of the relationships between stress and androstenone is therefore in a context of potential chronic stress and not of acute stress. In this context of potential chronic stress, no relationship was found between androstenone and tears scores.

The link between androstenone and the human animal relationship tests carried out when the animals arrive or before they leave for the slaughterhouse was moderate and no relationship was found between HAR test and steroids hormones.

We saw a slight opposition between tears score at 165 or 260 days and health score at 260 days. The health score at 172 days showed little variability and does not appear to be related to health score at 260 days or tears scores. These results suggest that chronic stress could affect the health of the boars or that health can lead to chronic stress but more data with a larger range of health scores is required to conclude.

In this trial androstenone at 180 days and tears, leg and health scores are loosely related or independent. These relationships seem to be rarely investigated in literature. Low Pearson correlations between immunity criteria and fat androstenone (Parois et al., 2015b) are in agreement with the lack of link between androstenone and health scores. This conclusion should be further investigated because in our study health score is global and does not distinguish different clinical of problems.

In addition, the present results suggest a lack of relationship or a slight opposition between androstenone at 180 days and age at 100kg. Age at 100 kg has little variability, this opposition should therefore be analysed with caution, since a previous study shows very low positive and negative genetic correlations between growth and androstenone at an equivalent age (Dugué et al., 2020).

Effects of androstenone and œstradiol on semen characteristics and libido

The main goals of this study was to investigate the risks of low levels of androstenone and œstradiol in young boars on their subsequent training ability, libido and semen production. We wonder if by selecting to reduce the risk of boar taint in pigs at their slaughter age (around 180 days) there may, or may not, be any impact on the performance of mature boars used for reproduction. Mixed linear models were designed to study the effects of androstenone and œstradiol measured at 180 days on later semen characteristics and boar libido. Since fat biopsies were difficult to perform on young animals and resulted in a lot of androstenone missing data we decided to use plasma œstradiol as a proxy for androstenone for further analyses.

The effects of age on the characteristics of the semen are known with a gradual increase in production and quality depending on the age (Banaszewska and Kondracki, 2012; Huang et al., 2010; D Knecht et al., 2017)**.** However, these studies were carried out on more than 7 or 8 months old boars, while in the present study the boars were between 5 and a half and 9 and a half months old. There was a gradual increase in sperm count, concentration, percentage of mobile spermatozoids and volume depending on the age of the boars and a plateau around 230 days. We did not see any effect of age on percentage of normal spermatozoids and motility. As boars were young and in the development of puberty, the establishment of reproductive functions explained the progressive increase in production.

The effects of the month of collection on semen characteristics observed in this study have also been shown many times. The spring, summer or early fall months are usually accompanied by a decrease in the sperm count which increases during the winter or late fall months (Broekhuijse et al., 2012; Górski et al., 2017; Ibănescu et al., 2017). Our results showed a similar evolution with less important and greater variability and a lower sperm count in October than in April. Concentration also followed a pattern with a decrease during spring and summer and an increase in winter. (Huang et al., 2010) showed that boars less than a year old were more resistant to temperature variations, which may explain the relatively steady sperm counts during the year.

Sperm count, volume, concentration and percentage of normal spermatozoids are influenced by genetic type (McNitt and First, 1970; Smital, 2009; Wu et al., 2019) ; our analysis showed a genetic type effect on percentage of normal spermatozoids, concentration and volume.

Finally, our study confirms the importance of correcting semen characteristics by the effects of age, genetic type and month to assess the impact of steroids on semen.

The results of the mixed model analysis were in agreement with the principal component analysis. Testosterone and œstradiol blood levels in young boars have no significant effect on their subsequent semen characteristics and libido Androstenone at 180 days does not have either with a reduced dataset due to a large number of missing values because of the difficulty of performing fat biopsies on young boars. Finally, we did not observe a significant effect of androstenone at 280 days on the semen characteristics (results not shown). On the other hand, a positive effect of œstradiol at 280 days was visible on ejaculate volume. This effect does not seem unfavourable in the case of a selection since the number of spermatozoids per ejaculate is not affected.

Conclusion

In this study, we explored the relationships between androstenone accumulations in backfat of young pigs of three different breeds, steroids hormones, genital tract development, libido indicators and semen characteristics of boars. We confirmed that plasma œstradiol could be used as a proxy of androstenone in 180 days-old pigs as it is related to androstenone. Moreover, blood is easier to collect and analyse on live animals than fat.

We showed that they were no or weak links between androstenone or œstradiol in 180 days-old pigs and indicators of chronic stress and health status and no link between androstenone or œstradiol in 180 days old-pigs and libido or semen characteristics. It can therefore be assumed that a decrease of androstenone or œstradiol levels in pigs at usual slaughter age would not negatively affect libido or semen characteristics of mature boars. However, we observed differences between breeds, suggesting

the need for further studies of intra-breed relationships between boar taint and semen characteristics or libido. These results should also be confirmed with a study on field data.

Acknowledgments

The authors would like to thank the members of Alliance R&D who participated in the data collection for the study.

References

Aldal, I., Kristin, A., Haugen, J.-E., Gr, A., Fjetland, O., Leif, J., Eikaas, H., 2005. Levels of androstenone and skatole and the occurrence of boar taint in fat from young boars. Livest. Prod. Sci. 95, 121–129. https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.12.010

Anonyme, 2010. European Declaration on alternatives to surgical castration of pigs.

Baes, C., Mattei, S., Luther, H., Ampuero, S., Sidler, X., Bee, G., Spring, P., Hofer, A., 2012. A performance test for boar taint compounds in live boars. Animal 7, 714–720. https://doi.org/10.1017/S1751731112002273

Banaszewska, D., Kondracki, S., 2012. Effect of In Ovo Injection of Vitamin C During Incubation on Hatchability of Chickens and Ducks. Folia Biol. (Praha). 60, 213–7. https://doi.org/10.3409/fb60

Batorek, N., Škrlep, M., Prunier, A., Louveau, I., Noblet, J., Bonneau, M., Čandek-Potokar, M., 2012. Effect of feed restriction on hormones, performance, carcass traits, and meat quality in immunocastrated pigs. J. Anim. Sci. 90, 4593–4603. https://doi.org/10.2527/jas.2012-5330

Bishop, M.W.H., Campbell, R.C., Hancock, J.L., Walton, A., 1954. Semen characteristics and fertility in the bull. J. Agric. Sci. 44, 227–248. https://doi.org/10.1017/S0021859600046311

Bonneau, M., Carrie-Lemoine, J., Mesure-Morat, 1987. Genital tract development and histomorphometrical traits of the testis in the young boar: Relationships with fat 5α-androstenone levels. Anim. Reprod. Sci. 15, 259–263. https://doi.org/10.1016/0378-4320(87)90047-9

Boulot, S., Ferchaud, S., 2013. La semence de verrat à la loupe. Tech Porc 12, 27–28.

Broekhuijse, M.L.J., Šoštarić, E., Feitsma, H., Gadella, B.M., 2012. The value of microscopic semen motility assessment at collection for a commercial artificial insemination center, a retrospective study on factors explaining variation in pig fertility. Theriogenology 77, 1466–1479. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2011.11.016

Chang, H., Lai, Y., Wu, M., Sasaki, O., 2017. Genetic correlations between male reproductive traits and growth traits in growth performance tested Duroc , Landrace and Yorkshire breed boars Animal material. Anim. Sci. 1258–1268. https://doi.org/10.1111/asj.12776

De Briyne, N., Berg, C., Blaha, T., Temple, D., 2016. Pig castration: Will the EU manage to ban pig castration by 2018? Porc. Heal. Manag. 2, 1–11. https://doi.org/10.1186/s40813-016-0046-x

De Roest, K., Montanari, C., Fowler, T., Baltussen, W., 2009. Resource efficiency and economic implications of alternatives to surgical castration without anaesthesia. Animal 3, 1522–1531. https://doi.org/10.1017/S1751731109990516

Deboer, S.P., Garner, J.P., Mccain, R.R., Lay Jr, D.C., Eicher, S.D., Marchant-forde, J.N., 2015. An initial investigation into the effects of isolation and enrichment on the welfare of laboratory pigs housed in the PigTurn ® system , assessed using tear staining , behaviour , physiology and haematology. Anim. Welf. 15–27. https://doi.org/10.7120/09627286.24.1.015

Destrez, A., Ferchaud, S., Grand, C., Boulot, S., Courboulay, V., Meunier-salaün, M.C., 2010. Evaluation comportementale des capacités d'adaptation du verrat en CIA : relation avec la réponse au débourrage. Journées la Rech. Porc. 49, 49–50.

Dugué, C., Prunier, A., Mercat, M.J., Monziols, M., Blanchet, B., Larzul, C., 2020. Genetic determinism of boar taint and relationship with growth traits, meat quality and lesions. Animal 14, 1333–1341. https://doi.org/10.1017/S1751731120000105

Einarsson, S., Brandt, Y., Lundeheim, N., Madej, A., 2008. Stress and its influence on reproduction in pigs: A review. Acta Vet. Scand. 50, 1–8. https://doi.org/10.1186/1751-0147-50-48

Font-i-Furnols, M., Carabús, A., Muñoz, I., Čandek-Potokar, M., Gispert, M., 2016. Evolution of testes characteristics in entire and immunocastrated male pigs from 30 to 120kg live weight as assessed by computed tomography with perspective on boar taint. Meat Sci. 116, 8–15. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2016.01.008

Fredriksen, B., Lium, B.M., Marka, C.H., Heier, B.T., Dahl, E., Choinski, J.U., Nafstad, O., 2006. Entire male pigs in a farrow-to-finish system. Effects on androstenone and skatole. Livest. Sci. 102, 146–154. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2006.01.001

Górski, K., Kondracki, S., Wysokińska, A., 2017. Effects of season on semen parameters and relationships between selected semen characteristics in Hypor boars. Turkish J. Vet. Anim. Sci. 41, 563–569. https://doi.org/10.3906/vet-1701-42

Huang, Y., Johnson, R.K., 1996. Effect of Selection for Size of Testes in Boars on Semen and Testis Traits. J. Anim. Sci. 750–760.

539 Huang, Y.H., Lo, L.L., Liu, S.H., Yang, T.S., 2010. Age-related changes in semen quality
540 characteristics and expectations of reproductive longevity in Duroc boars. Anim. Sci. J. 81, 432–437.
541 https://doi.org/10.1111/j.1740-0929.2010.00753.x

542 Ibănescu, I., Leiding, C., Bollwein, H., 2017. Cluster analysis reveals seasonal variation of sperm
543 subpopulations in extended boar 3 semen 4. J. Reprod. Dev.

544 Kennedy, B.W., Wilkins, J.N., 1984. Boar, Breed and Environmental Factors Influencing Semen
545 Characteristics of Boars Used in Artificial Insemination. Can. J. Anim. Sci. 64, 833–843.
546 https://doi.org/10.4141/cjas84-097

547 Knecht, D., Jankowska-Mąkosa, A., Duziński, K., 2017. The effect of age, interval collection and
548 season on selected semen parameters and prediction of AI boars productivity. Livest. Sci. 201, 13–21.
549 https://doi.org/10.1016/j.livsci.2017.04.013

550 Lubritz, D., Johnson, B., Robison, O.W., 1991. Genetic parameters for testosterone production
551 in boars. J. Anim. Sci. 69, 3220–3224.

552 Lundström, K., Matthews, K.R., Haugen, J.E., 2009. Pig meat quality from entire males. Animal
553 3, 1497–1507. https://doi.org/10.1017/S1751731109990693

554 McNitt, J.I., First, N.L., 1970. Effects of 72-hour heat stress on semen quality in boars. Int. J.
555 Biometeorol. 14, 373–380. https://doi.org/10.1007/BF01462914

556 Mercat, M.J., Prunier, A., Muller, N., Hassenfratz, C., Larzul, C., 2015. Relation entre la
557 production spermatique et le risque d ' odeur de mâle entier des descendants de race pure ou croisés
558 To cite this version : HAL Id : hal-01194080 Relation entre la production spermatique et le risque d '
559 odeur de mâle entier des descenda. Journées la Rech. Porc. 47, 241–246.

560 Parois, S., Bonneau, M., Chevillon, P., Larzul, C., Quiniou, N., Robic, A., Prunier, A., 2018. Odeurs
561 indésirables de la viande de porcs mâles non castrés : problèmes et solutions potentielles. INRA Prod.
562 Anim. 31, 23–36.

563 Parois, S., Larzul, C., Prunier, A., 2017. Associations between the dominance status and sexual
564 development , skin lesions or feeding behaviour of intact male pigs. Appl. Anim. Behav. Sci. 187, 15–
565 22. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2016.12.001

566 Parois, S., Prunier, A., Mercat, M.J., Merlot, E., Larzul, C., 2015. Genetic relationships between
567 measures of sexual development , boar taint , health , and aggressiveness in pigs. J. Anim. Sci. 93,
568 3749–3758. https://doi.org/10.2527/jas2014-8290

569 Prunier, A., Parois, S., Faouën, A., Larzul, C., 2016. Prédiction de la teneur en androsténone du
570 gras dorsal des carcasses de verrats à partir d ' indicateurs du développement sexuel. Journées la Rech.
571 Porc. 43, 291–292.

572 Ren, D., Xing, Y., Lin, M., Wu, Y., Li, K., Li, W., Yang, S., Guo, T., Ren, J., Ma, J., Lan, L., Huang, L.,
573 2009. Evaluations of boar gonad development, spermatogenesis with regard to semen characteristics,
574 libido and serum testosterone levels based on large White Duroc × chinese erhualian crossbred boars.
575 Reprod. Domest. Anim. 44, 913–919. https://doi.org/10.1111/j.1439-0531.2008.01117.x

576 Robic, A., Faraut, T., Prunier, A., 2014. Pathways and genes involved in steroid hormone
577 metabolism in male pigs : A review and update. J. Steroid Biochem. Mol. Biol. 140, 44–55.
578 https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2013.11.001

579 Smital, J., 2009. Effects influencing boar semen. Anim. Reprod. Sci. 110, 335–346.
580 https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2008.01.024

581 Strathe, A.B., Velander, I.H., Mark, T., Ostersen, T., Hansen, C., Kadarmideen, H.N., 2013.
582 Genetic parameters for male fertility and its relationship to skatole and androstenone in Danish
583 Landrace boars. J. Anim. Sci. 91, 4659–4668. https://doi.org/10.2527/jas.2013-6454

584 Tusell, L., Gilbert, H., Riquet, J., Mercat, M.J., Legarra, A., Larzul, C., 2016. L'évaluation
585 génomique dans un schéma de croisement terminal. Journées la Rech. Porc. 48, 289–290.

586 Walker, S., Robison, O.W., Whisnant, C.S., Cassady, J.P., 2004. Effect of divergent selection for
587 testosterone production on testicular morphology and daily sperm production in boars. J. Anim. Sci.
588 2259–2263.

589 Wesoly, R., Weiler, U., 2012. Nutritional Influences on Skatole Formation and Skatole
590 Metabolism in the Pig. Animals 2, 221–242. https://doi.org/10.3390/ani2020221

591 Wu, Y., Wang, C., Tan, J., Wei, H.K., Sun, H., Peng, J., 2019. Logistic regression analysis factors
592 affecting sperm motility and abnormal sperm morphology in boars. Animals 9, 1–11.
593 https://doi.org/10.3390/ani9121004

594 Xue, J.L., Dial, G.D., Holton, E.E., Vickers, Z., Squires, E.J., Lou, Y., Godbout, D., Morel, N., 1996.
595 Breed Differences in Boar Taint: Relationship between Tissue Levels of Boar Taint Compounds and
596 Sensory Analysis of Taint. J. Anim. Sci. 74, 2170–2177. https://doi.org/10.2527/1996.7492170x

597 Zamaratskaia, G., Babol, J., Andersson, H., Lundstro, K., 2004. Plasma skatole and
598 androstenone levels in entire male pigs and relationship between boar taint compounds, sex steroids
599 and thyroxine at various ages. Livest. Prod. Sci. 87, 91–98.
600 https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2003.09.022

601 Zamaratskaia, G., Squires, E.J., 2009. Biochimical, nutritional and genetic effects on boar taint
602 in entire male pigs. Animal 3, 1508–1521. https://doi.org/10.1017/S1751731108003674

603

Supplementary files

Figure S1: Circle of correlations drawn for the first plan of the principal component analysis (axes 1 et 2) including levels of androstenone in adipose tissue at an average age of 180 or 280 days (Andro_180 and Andro_280), plasma levels of sex hormones at an average age of 180 or 280 days (E2_180, E2_280, Testo_180 and Testo_280), semen characteristics (Concentration, Spz_Motility, Prct_mobil_spz, Prct_normal_spz, Nb_spz, Volume), Ejac_time, indicators of libido (Nb_training, Prct_refusal) and weight of the different parts of the genital tract (Testes, Epididymis, Cowper, Vesicles), age at 100kg (Age_100kg), HAR test results (HAR_172 and HAR_205), tears scores (Tears_165 and Tears_260) and leg and health scores (Leg_Score_172, Leg_Score_260, Health_172 and Health_260).

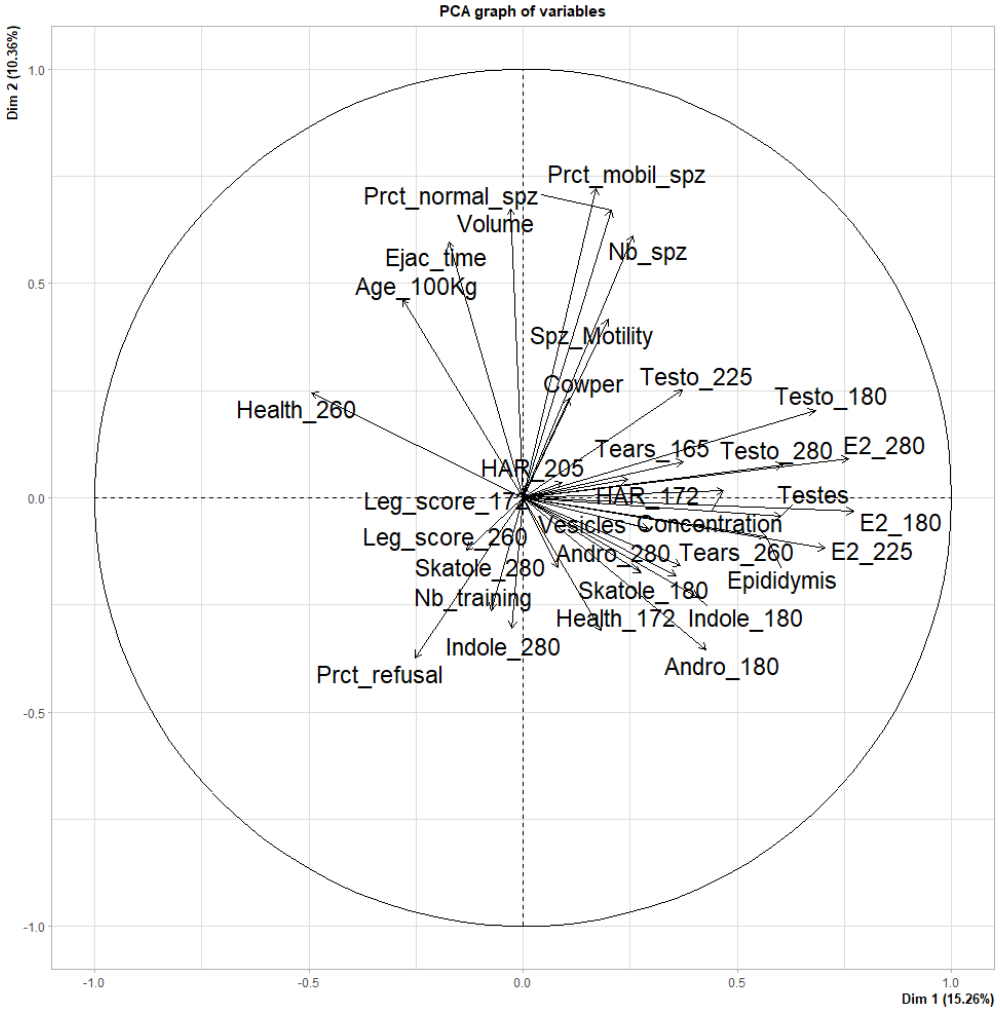


Figure S2 – Projection of individuals for the first plan of the principal component analysis (axes 1 et 2) including levels androstenone, skatole and indole in adipose tissue at an average age of 180 or 280 days (Andro_180, Andro_280, Skatole_180, Skatole_280, Indole_180 and Indole_180) and plasma levels of œstradiol and testosterone at an average age of 180, 225 or 280 days (E2_180, E2_225, E2_280, Testo_180, Testo_225 and Testo_280).

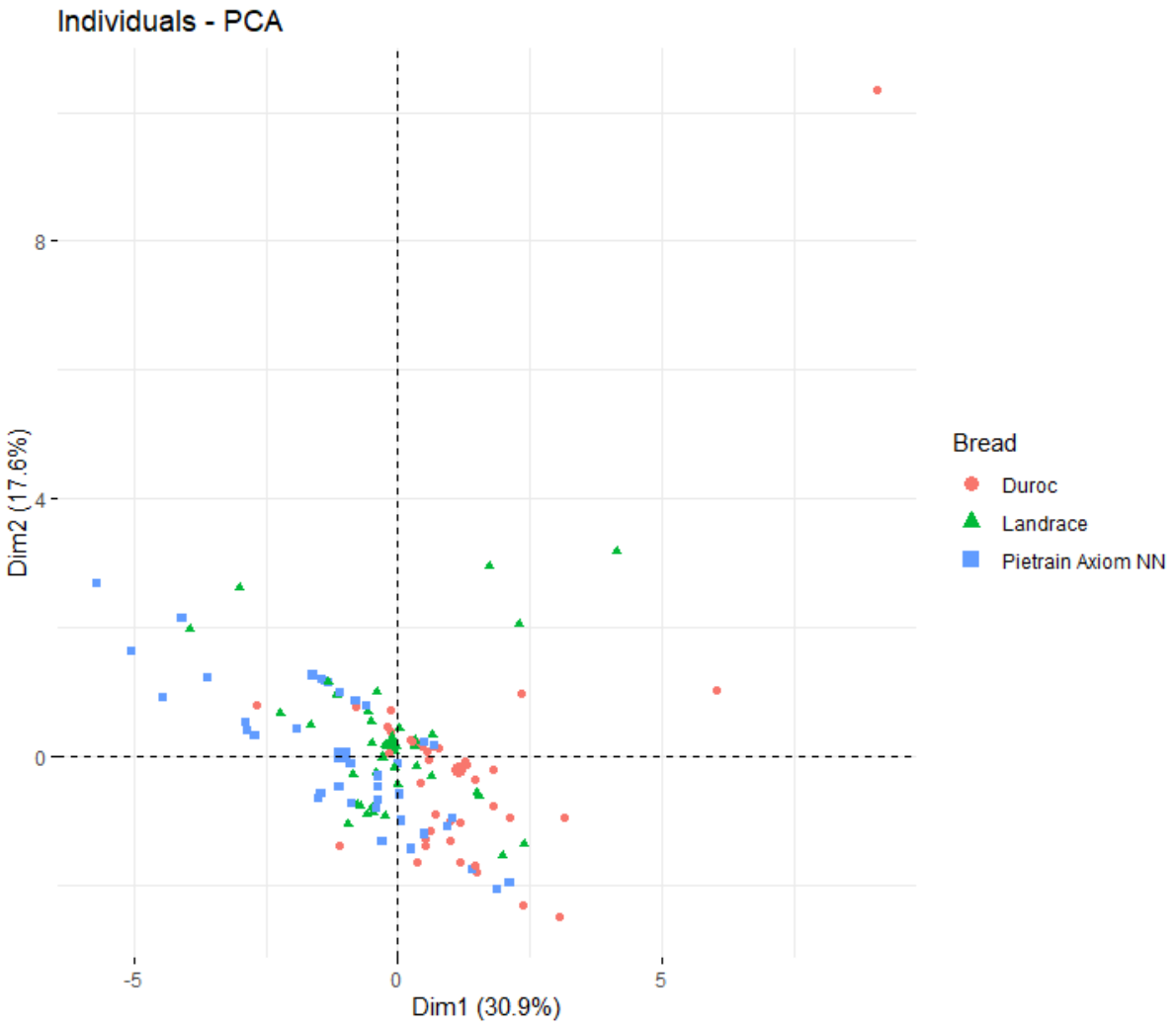


Figure S3 – Projection of individuals for the first plan of the principal component analysis (axes 1 et 2) including levels androstenone in adipose tissue at an average age of 180 days (Andro_180), plasma levels of sex hormones at an average age of 180 days (E2_180 and Testo_280), age at 100kg (Age_100kg), HAR test results (HAR_172 and HAR_205), tears scores (Tears_165 and Tears_260) and leg and health scores (Leg_Score_172, Leg_Score_260, Health_172 and Health_260).

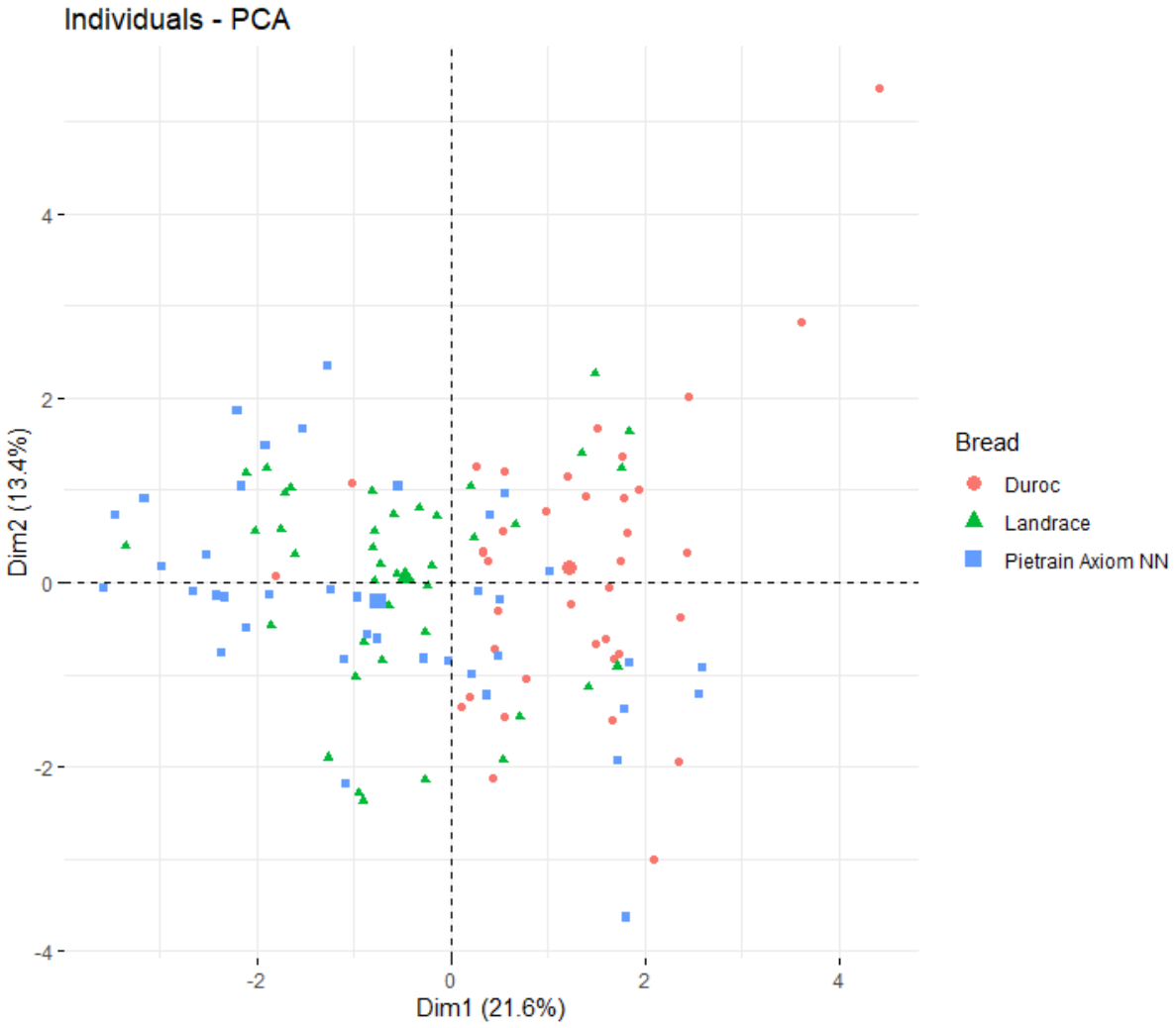


Table S1 – Table pearson correlations between(**A**) age at 100kg (Age_100kg), HAR test results (HAR_172 and HAR_205), tears scores (Tears_165 and Tears_260) and leg and health scores (Leg_Score_172, Leg_Score_260, Health_172 and Health_260) ; (**B**) indicators of libido (Nb_training, Prct_refusal) and semen characteristics (Concentration, Spz_Motility, Prct_mobil_spz, Prct_normal_spz, Nb_spz, Volume), Ejac_time ; (**C**) levels of boar taint compounds in adipose tissue at an average age of 180 or 280 days (Andro_180 and Andro_280) ; (**D**) plasma levels of sex hormones at an average age of 180 or 280 days (E2_180, E2_280, Testo_180 and Testo_280) and weight of the different parts of the genital tract (Testes, Epididymis, Cowper, Vesicles).

A	Age_100Kg	HAR_172	HAR_205	Leg_score_172	Leg_score_260	Tears_165	Tears_260	Health_172	Health_260
Age_100Kg	1	-0.04	-0.07	0.00	0.03	0.10	-0.33	-0.19	0.21
HAR_172	-0.04	1	0.38	-0.11	0.21	0.05	0.03	-0.03	-0.05
HAR_205	-0.07	0.38	1	0.04	-0.07	-0.14	-0.31	-0.13	0.22
Leg_score_172	0.00	-0.11	0.04	1	-0.10	-0.13	-0.28	0.14	0.05
Leg_score_260	0.03	0.21	-0.07	-0.10	1	-0.18	0.00	0.00	0.07
Tears_165	0.10	0.05	-0.14	-0.13	-0.18	1	0.25	0.03	-0.26
Tears_260	-0.33	0.03	-0.31	-0.28	0.00	0.25	1	0.04	-0.43
Health_172	-0.19	-0.03	-0.13	0.14	0.00	0.03	0.04	1	-0.20
Health_260	0.21	-0.05	0.22	0.05	0.07	-0.26	-0.43	-0.20	1
Nb_training	0.11	-0.03	-0.01	-0.03	0.11	0.22	0.14	0.13	-0.01
Prct_refusal	-0.03	0.15	0.05	-0.08	0.15	0.02	0.15	-0.02	0.02
Concentration	-0.25	-0.01	-0.05	-0.15	0.03	0.20	0.23	0.00	-0.18
Spz_Motility	-0.07	-0.01	-0.01	0.15	-0.01	0.11	0.17	0.16	-0.13
Prct_mobil_spz	0.36	-0.01	-0.05	0.03	-0.07	0.13	0.08	-0.17	-0.12
Prct_normal_spz	0.55	0.23	-0.01	0.01	0.09	0.25	0.03	-0.19	0.09
Ejac_time	0.34	0.01	0.08	-0.01	-0.01	-0.02	-0.15	-0.13	0.20
Volume	0.25	0.03	0.16	0.08	-0.01	-0.09	-0.20	-0.09	0.19
Nb_spz	0.04	0.07	0.15	-0.05	0.04	0.12	-0.01	-0.08	-0.03
Andro_180	-0.24	0.36	0.17	-0.24	0.28	0.29	0.27	0.16	-0.29
Skatole_180	-0.02	0.13	0.12	0.11	0.13	-0.13	0.09	0.09	-0.25
Indole_180	-0.04	0.19	0.26	0.26	0.14	-0.30	-0.08	0.11	0.06
Andro_280	-0.03	0.15	-0.16	-0.03	0.01	0.12	0.05	0.07	-0.23
Skatole_280	0.06	0.08	-0.09	-0.15	0.04	0.06	0.06	-0.04	-0.10
Indole_280	0.17	-0.17	-0.17	-0.01	-0.04	0.02	-0.07	0.10	-0.10
Testes	-0.29	0.19	0.04	0.01	0.12	0.31	0.17	-0.07	-0.21
Epididymis	-0.42	0.15	0.03	0.03	-0.19	0.36	0.15	-0.06	-0.17
Cowper	0.31	-0.10	0.09	0.19	-0.12	0.01	-0.24	0.12	-0.02
Vesicles	0.00	0.08	0.04	0.32	-0.24	0.02	-0.09	0.11	-0.01
Testo_180	-0.07	0.04	0.01	-0.02	-0.23	0.19	0.19	0.12	-0.23
E2_180	-0.17	0.08	0.04	0.00	-0.22	0.28	0.24	0.30	-0.37
Testo_225	0.13	0.09	0.22	0.08	0.08	0.14	0.08	0.03	-0.04
E2_225	-0.20	0.03	0.15	0.09	-0.05	0.27	0.29	0.32	-0.41
Testo_280	0.04	0.33	0.03	-0.09	0.08	0.21	0.34	0.03	-0.32
E2_280	-0.15	0.18	-0.07	0.07	-0.07	0.26	0.45	0.08	-0.38

B	Nb_training	Prct_refusal	Concentration	Spz_Motility	Prct_mobil_spz	Prct_normal_spz	Ejac_time	Volume	Nb_spz
Age_100Kg	0.11	-0.03	-0.25	-0.07	0.36	0.55	0.34	0.25	0.04
HAR_172	-0.03	0.15	-0.01	-0.01	-0.01	0.23	0.01	0.03	0.07
HAR_205	-0.01	0.05	-0.05	-0.01	-0.05	-0.01	0.08	0.16	0.15
Leg_score_172	-0.03	-0.08	-0.15	0.15	0.03	0.01	-0.01	0.08	-0.05
Leg_score_260	0.11	0.15	0.03	-0.01	-0.07	0.09	-0.01	-0.01	0.04
Tears_165	0.22	0.02	0.20	0.11	0.13	0.25	-0.02	-0.09	0.12
Tears_260	0.14	0.15	0.23	0.17	0.08	0.03	-0.15	-0.20	-0.01
Health_172	0.13	-0.02	0.00	0.16	-0.17	-0.19	-0.13	-0.09	-0.08
Health_260	-0.01	0.02	-0.18	-0.13	-0.12	0.09	0.20	0.19	-0.03
Nb_training	1	0.04	0.07	0.24	-0.02	0.05	-0.13	-0.13	0.00
Prct_refusal	0.0	1	-0.10	-0.10	-0.17	0.08	-0.17	-0.21	-0.19
Concentration	0.07	-0.10	1	0.16	-0.05	-0.05	-0.26	-0.34	0.41
Spz_Motility	0.24	-0.10	0.16	1	0.32	0.17	-0.05	-0.09	-0.01
Prct_mobil_spz	-0.02	-0.17	-0.05	0.32	1	0.58	0.24	0.16	0.10
Prct_normal_spz	0.05	0.08	-0.05	0.17	0.58	1	0.27	0.15	0.08
Ejac_time	-0.13	-0.17	-0.26	-0.05	0.24	0.27	1	0.57	0.27
Volume	-0.13	-0.21	-0.34	-0.09	0.16	0.15	0.57	1	0.65
Nb_spz	0.00	-0.19	0.41	-0.01	0.10	0.08	0.27	0.65	1
Andro_180	0.18	0.02	0.32	0.03	0.13	0.27	-0.07	-0.25	-0.02
Skatole_180	-0.08	-0.27	-0.16	0.09	0.10	0.12	-0.12	0.18	0.08
Indole_180	-0.15	-0.28	-0.33	0.10	0.05	-0.10	-0.02	0.37	0.15
Andro_280	0.01	0.19	0.20	0.10	0.01	0.10	-0.25	-0.21	-0.03
Skatole_280	-0.10	0.10	-0.02	-0.31	0.02	0.20	-0.13	-0.12	-0.10
Indole_280	-0.03	0.15	-0.10	-0.10	0.06	0.09	-0.13	-0.13	-0.15
Testes	0.04	0.06	0.42	0.11	-0.02	-0.01	-0.30	-0.12	0.25
Epididymis	0.00	-0.03	0.41	0.04	-0.08	-0.05	-0.20	-0.24	0.06
Cowper	0.17	-0.18	-0.28	0.07	-0.01	-0.06	-0.08	0.49	0.31
Vesicles	0.08	-0.25	-0.26	0.00	0.07	0.00	-0.07	0.13	-0.09
Testo_180	0.15	-0.33	0.18	0.02	0.05	0.04	-0.03	0.12	0.22
E2_180	0.15	-0.22	0.26	0.11	0.03	0.05	-0.09	-0.05	0.16
Testo_225	0.08	-0.21	0.00	0.13	0.20	0.18	0.11	0.22	0.23
E2_225	0.09	-0.08	0.36	0.11	-0.01	-0.01	-0.17	-0.08	0.28
Testo_280	0.08	-0.02	0.08	-0.06	0.04	0.21	-0.03	-0.03	0.02
E2_280	0.07	-0.13	0.20	-0.03	0.06	0.27	-0.12	-0.12	-0.01

636

C	Andro_180	Skatole_180	Indole_180	Andro_280	Skatole_280	Indole_280
Age_100Kg	-0.24	-0.02	-0.04	-0.03	0.06	0.17
HAR_172	0.36	0.13	0.19	0.15	0.08	-0.17
HAR_205	0.17	0.12	0.26	-0.16	-0.09	-0.17
Leg_score_172	-0.24	0.11	0.26	-0.03	-0.15	-0.01
Leg_score_260	0.28	0.13	0.14	0.01	0.04	-0.04
Tears_165	0.29	-0.13	-0.30	0.12	0.06	0.02
Tears_260	0.27	0.09	-0.08	0.05	0.06	-0.07
Health_172	0.16	0.09	0.11	0.07	-0.04	0.10
Health_260	-0.29	-0.25	0.06	-0.23	-0.10	-0.10
Nb_training	0.18	-0.08	-0.15	0.01	-0.10	-0.03
Prct_refusal	0.02	-0.27	-0.28	0.19	0.10	0.15
Concentration	0.32	-0.16	-0.33	0.20	-0.02	-0.10
Spz_Motility	0.03	0.09	0.10	0.10	-0.31	-0.10
Prct_mobil_spz	0.13	0.10	0.05	0.01	0.02	0.06
Prct_normal_spz	0.27	0.12	-0.10	0.10	0.20	0.09
Ejac_time	-0.07	-0.12	-0.02	-0.25	-0.13	-0.13
Volume	-0.25	0.18	0.37	-0.21	-0.12	-0.13
Nb_spz	-0.02	0.08	0.15	-0.03	-0.10	-0.15
Andro_180	1	0.25	0.05	0.30	0.26	0.01
Skatole_180	0.25	1	0.67	-0.05	-0.08	0.07
Indole_180	0.05	0.67	1	-0.24	-0.19	-0.12
Andro_280	0.30	-0.05	-0.24	1	0.20	0.49
Skatole_280	0.26	-0.08	-0.19	0.20	1	0.56
Indole_280	0.01	0.07	-0.12	0.49	0.56	1
Testes	0.32	0.15	0.14	0.34	0.05	-0.05
Epididymis	0.19	-0.05	-0.13	0.18	0.14	-0.01
Cowper	-0.33	0.29	0.50	0.02	-0.06	0.08
Vesicles	-0.13	0.09	0.29	-0.14	0.03	-0.06
Testo_180	0.37	0.25	0.22	0.06	0.06	-0.04
E2_180	0.44	0.25	0.14	0.11	-0.01	0.02
Testo_225	0.37	0.26	0.29	-0.12	0.01	-0.08
E2_225	0.42	0.25	0.15	0.09	0.10	0.14
Testo_280	0.47	0.10	-0.10	0.11	0.21	-0.01
E2_280	0.36	0.11	-0.07	0.36	0.23	0.09

637

D	Testes	Epididymis	Cowper	Vesicles	Testo_180	E2_180	Testo_225	E2_225	Testo_280	E2_280
Age_100Kg	-0.29	-0.42	0.31	0.00	-0.07	-0.17	0.13	-0.20	0.04	-0.15
HAR_172	0.19	0.15	-0.10	0.08	0.04	0.08	0.09	0.03	0.33	0.18
HAR_205	0.04	0.03	0.09	0.04	0.01	0.04	0.22	0.15	0.03	-0.07
Leg_score_172	0.01	0.03	0.19	0.32	-0.02	0.00	0.08	0.09	-0.09	0.07
Leg_score_260	0.12	-0.19	-0.12	-0.24	-0.23	-0.22	0.08	-0.05	0.08	-0.07
Tears_165	0.31	0.36	0.01	0.02	0.19	0.28	0.14	0.27	0.21	0.26
Tears_260	0.17	0.15	-0.24	-0.09	0.19	0.24	0.08	0.29	0.34	0.45
Health_172	-0.07	-0.06	0.12	0.11	0.12	0.30	0.03	0.32	0.03	0.08
Health_260	-0.21	-0.17	-0.02	-0.01	-0.23	-0.37	-0.04	-0.41	-0.32	-0.38
Nb_training	0.04	0.00	0.17	0.08	0.15	0.15	0.08	0.09	0.08	0.07
Prct_refusal	0.06	-0.03	-0.18	-0.25	-0.33	-0.22	-0.21	-0.08	-0.02	-0.13
Concentration	0.42	0.41	-0.28	-0.26	0.18	0.26	0.00	0.36	0.08	0.20
Spz_Motility	0.11	0.04	0.07	0.00	0.02	0.11	0.13	0.11	-0.06	-0.03
Prct_mobil_spz	-0.02	-0.08	-0.01	0.07	0.05	0.03	0.20	-0.01	0.04	0.06
Prct_normal_spz	-0.01	-0.05	-0.06	0.00	0.04	0.05	0.18	-0.01	0.21	0.27
Ejac_time	-0.30	-0.20	-0.08	-0.07	-0.03	-0.09	0.11	-0.17	-0.03	-0.12
Volume	-0.12	-0.24	0.49	0.13	0.12	-0.05	0.22	-0.08	-0.03	-0.12
Nb_spz	0.25	0.06	0.31	-0.09	0.22	0.16	0.23	0.28	0.02	-0.01
Andro_180	0.32	0.19	-0.33	-0.13	0.37	0.44	0.37	0.42	0.47	0.36
Skatole_180	0.15	-0.05	0.29	0.09	0.25	0.25	0.26	0.25	0.10	0.11
Indole_180	0.14	-0.13	0.50	0.29	0.22	0.14	0.29	0.15	-0.10	-0.07
Andro_280	0.34	0.18	0.02	-0.14	0.06	0.11	-0.12	0.09	0.11	0.36
Skatole_280	0.05	0.14	-0.06	0.03	0.06	-0.01	0.01	0.10	0.21	0.23
Indole_280	-0.05	-0.01	0.08	-0.06	-0.04	0.02	-0.08	0.14	-0.01	0.09
Testes	1	0.56	0.09	0.03	0.24	0.33	0.06	0.35	0.30	0.40
Epididymis	0.56	1	-0.05	0.25	0.18	0.27	-0.07	0.28	0.22	0.44
Cowper	0.09	-0.05	1	0.41	0.24	0.10	0.01	0.00	0.05	0.03
Vesicles	0.03	0.25	0.41	1	0.24	0.25	0.02	0.11	0.24	0.38
Testo_180	0.24	0.18	0.24	0.24	1	0.79	0.15	0.44	0.29	0.50
E2_180	0.33	0.27	0.10	0.25	0.79	1	0.11	0.66	0.32	0.65
Testo_225	0.06	-0.07	0.01	0.02	0.15	0.11	1	0.41	0.17	0.11
E2_225	0.35	0.28	0.00	0.11	0.44	0.66	0.41	1	0.17	0.55
Testo_280	0.30	0.22	0.05	0.24	0.29	0.32	0.17	0.17	1	0.70
E2_280	0.40	0.44	0.03	0.38	0.50	0.65	0.11	0.55	0.70	1

Table S2 – Table of tested and untested effects in models to assess the effects of fat androstenone on semen characteristics and success at the first training session (Training).

	Sperm count	Prct_mobil	Motility	Prct_normal	Concentration	Volume	Training
Androstenone 180d							
Collection age							
Collection month							
Genetic type							

Significant Not significant Not tested

IV Effets du risque d'odeur de verrat sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière.



Article en préparation

Une des alternatives à la castration, pour lutter contre l'odeur de verrat, est l'élevage de mâles entiers en sélectionnant contre l'androsténone. En effet l'androsténone est une des deux principales molécules responsables de l'odeur de verrat et son accumulation dans le gras dorsal est un caractère très héritable. Cependant l'androsténone est un stéroïde et sa production dans les testicules est liée à celle d'autres stéroïdes dont l'œstradiol et la testostérone. L'œstradiol et la testostérone ont, chez le verrat, un rôle dans la mise en place et le maintien des organes sexuels et de la libido. Dans la précédente étude nous avons pu montrer, chez de jeunes verrats en station expérimentale, qu'une sélection contre l'androsténone pourrait retarder la mise en place de la puberté mais qu'il n'y a pas de lien entre les caractéristiques de la semence, la libido et les composés odorants impliqués dans l'odeur de verrat (androsténone, indole et scatol). Le but de cette étude est de confirmer ces résultats dans des conditions non expérimentales, et d'évaluer en complément l'effet sur la durée de carrière.

Un total de 257 verrats, de cinq types génétiques différents, ont été suivi depuis leur élevage d'origine, pendant la quarantaine puis durant toute leur carrière en centre d'insémination commercial. La réussite au débourrage, les caractéristiques de la semence à chaque collecte, l'état de santé, des indicateurs du comportement, la durée de carrière et les taux plasmatiques en testostérone et en œstradiol à deux temps ont été relevés. Des modèles linéaires ont permis d'estimer les effets de l'œstradiol plasmatique (proxy de l'androsténone) sur les performances des verrats. Les verrats étaient séparés en deux groupes et les analyses ont été effectuées séparément.

Les modèles linéaires n'ont pas montré d'effet significatif de l'œstradiol sur la qualité de la semence, la durée de carrière et la réussite au débourrage. Un effet favorable de l'œstradiol sur la concentration en spermatozoïdes a été montré par un des deux groupes étudiés.

D'une manière générale, les résultats de cette étude suggèrent, au niveau phénotypique, qu'une sélection contre l'œstradiol pour diminuer les risques d'odeur de verrat n'aurait pas d'effets défavorables sur la réussite au débourrage, les caractéristiques de la semence et la durée de carrière des verrats.

4.1 Préparation des données

Le protocole a été réalisé sur deux populations, la première est composée de 163 verrats (90 de lignées maternelles et 73 de lignée paternelle) et la seconde est composée de 94 verrats (48 de lignée maternelle et 46 de lignée paternelle). Pour chaque verrat nous avons des informations sur le débourrage (réussite, assistance utilisée, âge), sur le nombre et la date des collectes, les spermogrammes, la durée de carrière, l'état sanitaire, la cause de réforme et le nombre de refus de collecte. A ces données ont été ajoutés des dosages hormonaux (œstradiol et testostérone) en élevage et en quarantaine, un test de relation homme-animal (RHA) et un score de larme (indicateur supposé du stress chronique) spécialement pour notre étude.

Suite au nettoyage et au formatage des données nous avons réalisé un corrélogramme (Figure 16) qui répertorie les relations entre toutes les variables. Ce corrélogramme montre des relations globalement faibles à très faibles en dehors des groupes de variables similaires (stéroïdes sexuels, caractéristiques de la semence et scores de larmes). Le corrélogramme permet également de constater que certaines variables sont presque confondues, ainsi la durée de carrière et l'âge à la réforme sont deux variables redondantes, nous avons choisi de conserver uniquement la durée de carrière dans les analyses. De même la motilité et la viabilité sont deux notations d'une même variable, la première est exprimée en score de 1 à 5 et la seconde en pourcentage. Nous avons choisi de conserver la viabilité, la notation en pourcentage étant la plus précise des deux. Un corrélogramme a également été réalisé pour le groupe B.

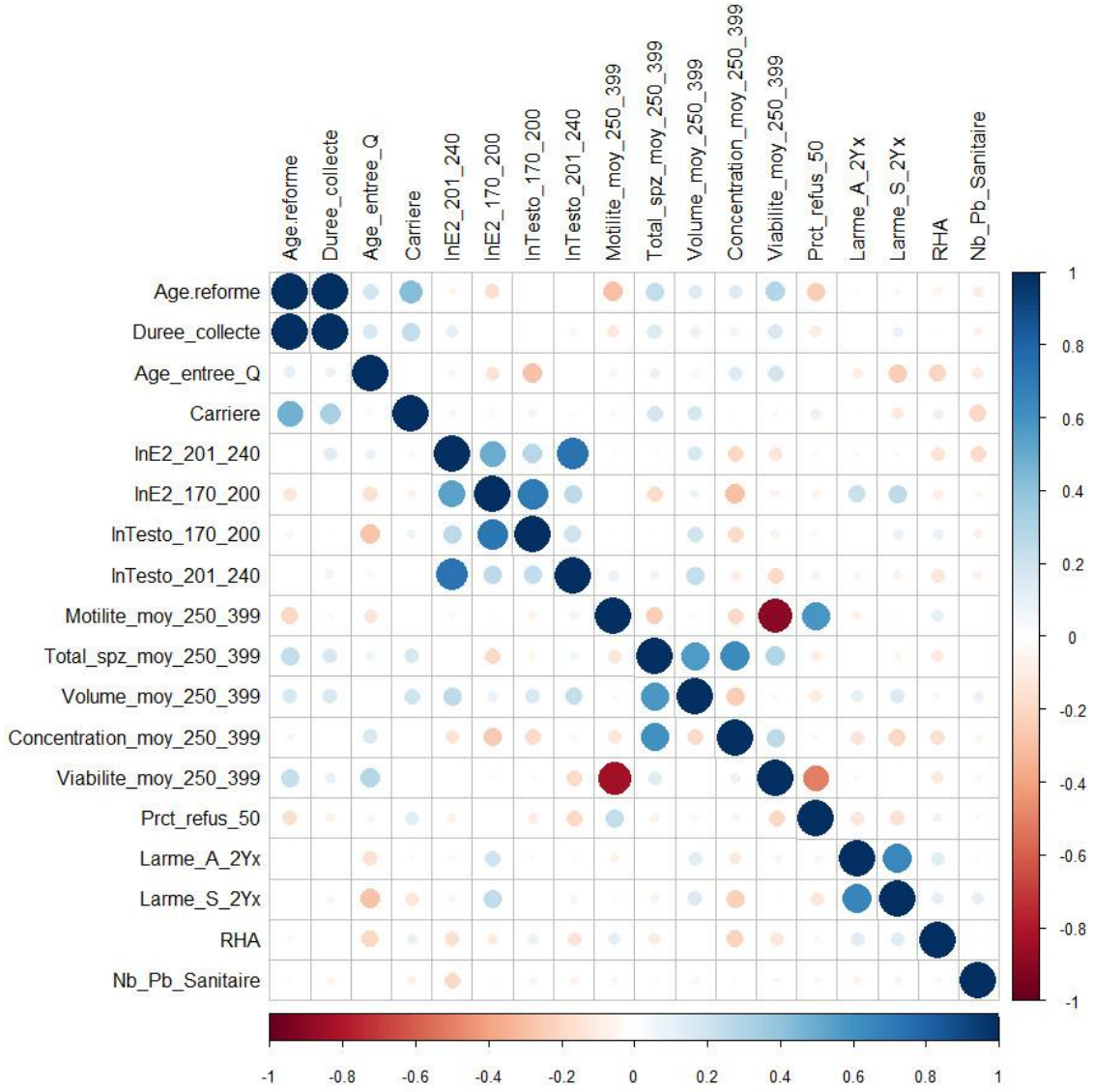


Figure 16 – Corrélations (de Pearson au-dessus de la diagonale et de Spearman en dessous de la diagonale) entre les différentes variables étudiées pour le groupe A.

Duree_collecte : temps passé en CIA, Age_entree_Q : âge à l'entrée en quarantaine, Carrière : indicateur de la réussite de la carrière, une carrière est considérée comme ratée en dessous de 5 collectes, lnE2/lnTesto : logarithme de la concentration plasmatique en œstradiol ou en testostérone à différents âges, Motilite_moy : motilité moyenne par verrat des spermatozoïdes, Total_spz_moy : nombre moyen de spermatozoïde par collecte par verrat, Volume_Moy : volume moyen de semence par collecte par verrat, Viabilité_moy : viabilité moyenne par verrat des spermatozoïdes, prct_refus_50 : pourcentage de collectes refusées sur les 50 premières collectes, Larme_A_2Yx : somme des scores de larme des deux yeux à l'arrivée en quarantaine, Larme_S_2Yx : somme des scores de larme des deux yeux à la sortie de la quarantaine, RHA : résultat du test de relation homme-animal, Nb_Pb_Sanitaire : nombre de problèmes sanitaires répertoriés.

Afin de préciser les relations entre variables, il était nécessaire d'identifier les facteurs principaux influençant les caractères.

Concernant le débourrage, les pratiques différaient d'une quarantaine à l'autre, notamment dans le type d'assistance, ce qui a mené à des différences de réussite à la première tentative de collecte. Il y avait également des différences dans la réussite à la première tentative de collecte selon le type génétique et le résultat du test RHA, la lignée paternelle et les verrats peureux semblent plus faciles à débourrer que les lignées maternelles et les verrats confiants.

Pour déterminer les facteurs influençant les caractéristiques de la semence, seules les données des verrats ayant eu plus de 5 collectes réussies (carrière considérée comme réussie) ont été gardées, et les données ont été limitées à un maximum de 50 collectes par verrat.

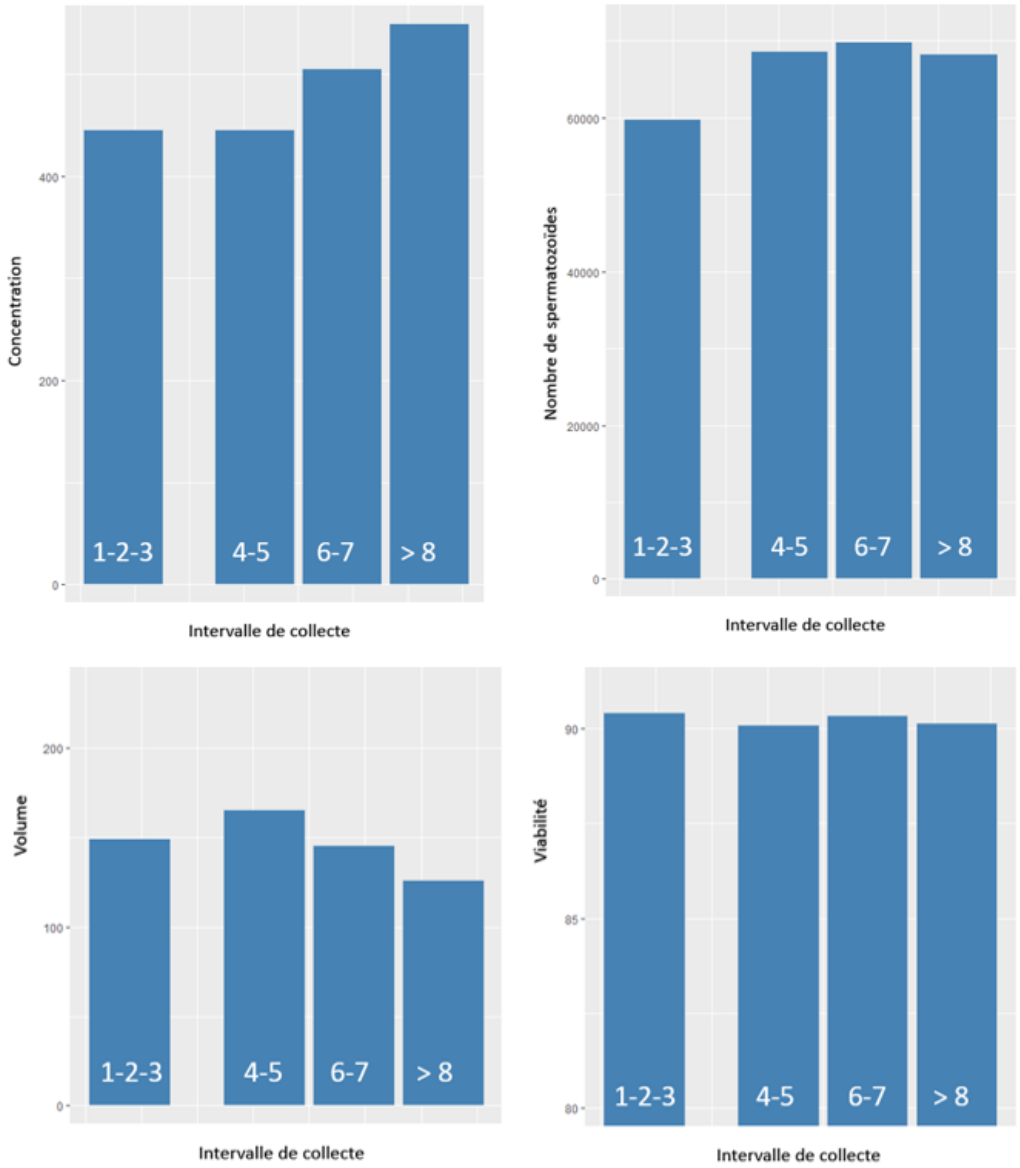


Figure 17 – Effets de l'intervalle de collecte sur les caractéristiques de la semence.

Comme indiqué dans la partie dédiée, la bibliographie montre des effets de l'intervalle de collecte et de la saison sur les caractéristiques de la semence des verrats. Compte tenu des intervalles entre collectes observés et de leur fréquence, il a été décidé de combiner certains intervalles ([1,3], [4,5], [6,7], [8-9], [10-20]) et de ne pas conserver les collectes réalisées avec un intervalle supérieur à 20 jours, signe d'un potentiel problème pour le verrat ou lors de la collecte des données. Les effets de l'intervalle (Figure 17), du mois (Figure 18) et de l'année de collecte constatés sur nos données correspondent globalement à ceux observés dans la bibliographie et confirment la nécessité de prendre en compte ces paramètres dans la suite des analyses.

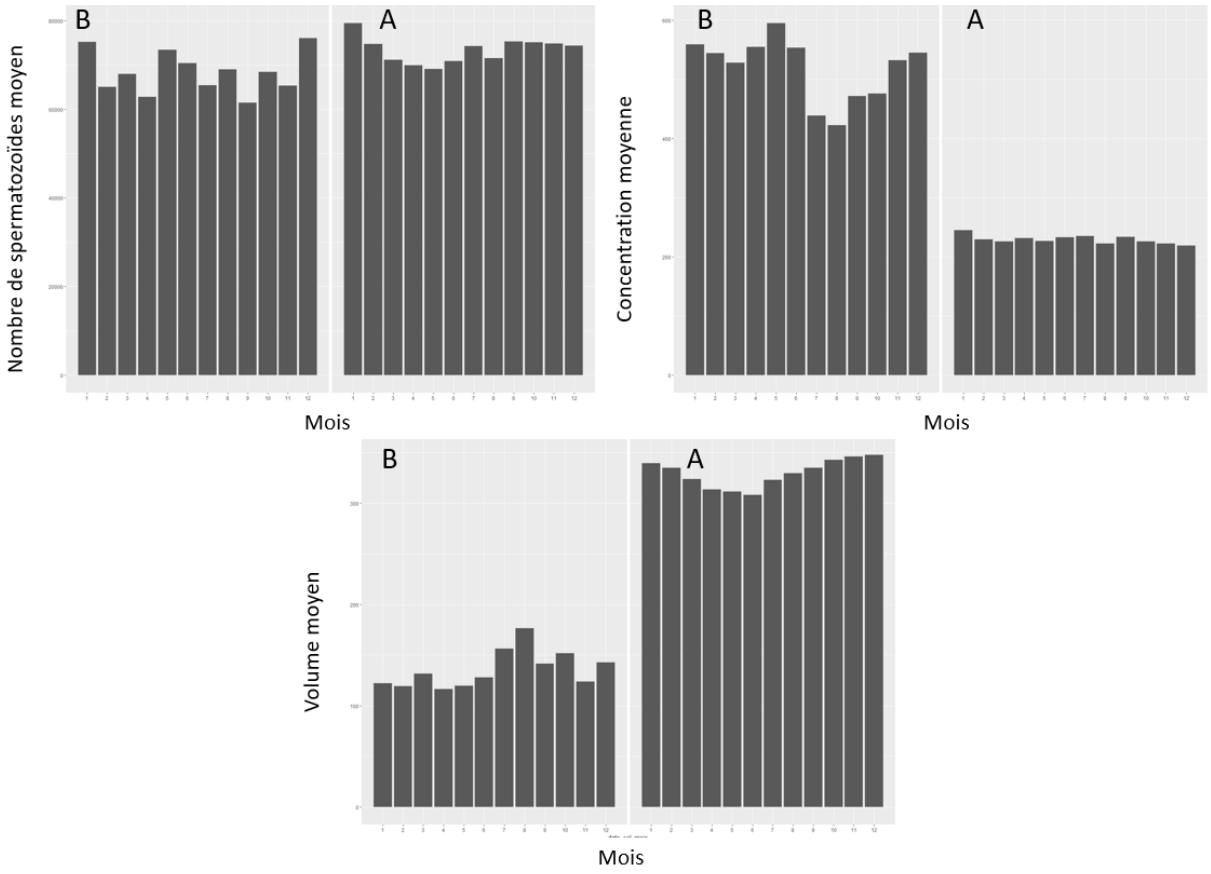


Figure 18 – Effets du mois sur les caractéristiques de la semence pour les groupes A et B.

4.2 Article scientifique

Effects of the risk of boar taint on characteristics of the semen, libido and career length of boars

Claire DUGUÉ (1), Armelle PRUNIER (2), Marie-José MERCAT (3), Sylviane BOULOT (3), Catherine LARZUL (1)
(1) GenPhySE, INRAE, 31326 Castanet-Tolosan, France
(2) INRAE, UE1372 GenESI, La Gouvanière, Venours, 86480 Rouillé, France
(3) PEGASE, INRAE, Agrocampus Ouest, 35590 Saint Gilles, France

claire.dugue@inrae.fr

Introduction

Entire male pigs may have a meat quality defect called boar taint. This defect is mainly due to two molecules, androstenone and skatole, which accumulate in the fat and give the meat an unpleasant smell of faeces or urine. Androstenone is a steroid produced by the testes and skatole is produced by the degradation of tryptophan by bacteria in the digestive tract. These two molecules share a hepatic pathway of degradation; pigs that produce a lot of androstenone therefore also accumulate more skatole in the fat (Robic et al. 2014; Zamaratskaia and Squires 2009). Currently in Europe, to avoid boar taint, the majority of male pigs are surgically castrated in their first week of life to stop their production of androstenone (De Briyne et al., 2016).

Castration is a controversial practice because it inflicts significant suffering on piglets. European pig stakeholders wants to stop the castration of piglets to improve animal welfare (Anonyme, 2010). In addition, entire males have leaner meat and better feed efficiency than barrows (Lundström et al., 2009), stopping castration would thus increase meat quality and reduce nitrogen emissions and production costs (De Roest et al., 2009).

To prevent entire male pigs from producing an excessive amount of androstenone, genetic selection against this steroid is considered. Indeed, the concentration of androstenone in fat is an inheritable character (Dugué et al., 2020; Grindflek et al., 2011). It is necessary to assess the impacts of this selection on production traits. In a previous study, we estimated no unfavourable genetic relationship between androstenone level in backfat and meat quality, growth traits and agonistic behaviour (Dugué et al., 2020). This same study showed a high genetic correlation between androstenone in backfat and plasma œstradiol. A high genetic correlation between plasma œstradiol and backfat androstenone is also shown by Grindflek et al. (2011) and Parois et al. (2015) who confirmed that plasma œstradiol can be used as a proxy for androstenone level to estimate the risk of boar taint on living animals without the need for a biopsy.

Androstenone being a steroid produced in the testes and genetically correlated to plasma testosterone, a selection against androstenone could have an impact on the reproductive capacities of boars. Some studies have been carried out on this issue and the results are contradictory. One study suggest an unfavourable relationship between androstenone and the reproductive capacity of boars. Mercat et al. (2015) showed that Pietrain boars with high sperm production have a higher proportion of offspring classified as "at risk" for boar taint. On the contrary Bonneau et al. (1987) showed that young 6-month-old pigs with a high level of androstenone in fat produced smaller and fewer Leydig cells. Two other studies (Brinke et al., 2020; Strathe et al., 2013) show very low and favourable genetic correlations between androstenone and characteristics of semen. In a previous study (Dugué et al., article in preparation) carried out on 114 boars under experimental conditions we did not show any relationship between backfat concentration of androstenone and skatole and production or quality of semen.

The purpose of this study was to assess the effects of œstradiol (used as a proxy for androstenone) on the early careers of young boars, the characteristics of the semen of mature boars and the length of the career, under commercial conditions.

Material and method

Animals and management

The study was carried out with two groups of boars group A and group B. For the group A, a total of 163 boars, 73 Pietrain, 33 Large white dam line and 57 French Landrace entered quarantine of a commercial facility at an average age of 195 days (standard deviation: 12.9) and went out of quarantine at an average age of 238 days (standard deviation: 13.5). The boars were distributed into two quarantine sites (quarantine 1 and quarantine 2) then in four production sites (site 1, site 2, site 3 and site 4) located in the northern half part of France. For the group B, a total of 94 boars from synthetic lines, 46 P76 and 48 Redone entered quarantine at an average age of 200 days (standard deviation: 16.5) and went out of quarantine at an average age of 235 days (standard deviation: 15.1). Group B boars moved from a unique quarantine site to a single production site, both sites being located in central France. Boars were fed once or twice a day.

Traits and measurement

The boars were trained to jump and ejaculate on a dummy during the quarantine period. The success of the first training session (Training, Codified with 1 for success and 0 for failure) and the age of the boar (Training age) were recorded to be taken into account in the analyses.

Throughout the commercial career of boars, the characteristics of semen were measured on each collection: the sperm concentration (Concentration), the percentage of mobile sperm (Mobility) and the semen volume (Volume) were measured. In sites 1 to 3, the semen was analysed in a Hamilton Thorne IVOS image analyser marketed by IMV Technologies. The semen was buffered at 1/9 in a commercial dilutor before being analysed in Leja slides 20 µm from IMV Technologies. In site 4, mobility was estimated by an experienced technician with an optical microscope equipped with a heating plate. The total number of spermatozoids (Sperm count) was calculated by multiplying the concentration by the volume. The collection interval (Interval) represents the number of days between a collection and the previous one. In group B only the rich fraction of the semen was collected.

The career length represents the number of days between the first in production site and last collection or the number of days between the first collection and the date of analyses for boars still in service at the time of the analyses (13 boars, recorded career length between 633 and 1064 days).

The boars underwent two blood tests, the first on their birth farm (average age 216 days, standard deviation 13.1 and average age 239 days, standard deviation 20 for group B), the second on the quarantine site (average age 177 days, standard deviation 14 for group A and average age 189 days, standard deviation 13 for group B). A 7-9 ml blood sample was collected in EDTA tubes by direct puncture of the external jugular vein on breeding farm and at saphenous vein on quarantine, at the same time as blood was sampled for regulatory health prophylaxis analysis. Blood samples were centrifuged at 2500 g for 10 min at +4° C, and the plasma was stored at -20 °C until analysis of testosterone and œstradiol with RIA kits (testosterone: Immunotech, Prague, Czech Republic, œstradiol : Orion Diagnostica, Espoo, Finland). The detection limit for œstradiol was 2.5 pg/ml. The detection limit for testosterone was 0.2 ng/ml. The detection limits of the assays were assigned to animals whose levels were below these limits.

Statistical analysis and linear models

Table 1 shows the number of animals, means, standard deviation and minimum and maximum for all traits and effects. Data were analysed with the R software. Before analysis, the œstradiol and testosterone dosages were normalized by a logarithmic transformation. Concentration, sperm count, mobility and volume were analysed with linear mixed models with packaged lme4, lmerTest and lsmeans. As semen characteristics were repeated data, an individual effect was included in the models. Career length and training were analyses with generalized linear models. For group B boars, the volume was not analysed, only the rich fraction of the semen being collected, we considered that the volume collected depended too much on the technician to be considered as a performance of the boar.

The fixed effects tested were month and year of collection, interval between collections, genetic type, site, age at collection, age at training, œstradiol and testosterone. Collection intervals were separated into classes: 1-3; 4-5; 6-7 and 8-20 days. For the first collection of each boar, the interval was considered to be between 8 and 20 days. Age at collection was also put into classes: 186-229; 230-269; 270-309; 310-349; 350-389; 390-429; 430-469 and 470-832 days for group A and 214-269; 270-309; 310-349; 350-389; 390-429; 430-469 and 470-549 for group B.

When significant hormonal effect exists a Kruskal-Wallis test was performed with the R software to compare average values amongst hormone classes. Oestradiol or testosterone concentrations were divided into three classes: one with the 25% highest levels, one with the 25% lowest and one with the 50% remaining. The corrected average concentrations and volumes per boar were extracted from the models for each boar.

Table 1 Number of animals, means, standard deviation (sd), minimum (mini) and maximum (maxi) values for all traits for group **A** and for group **B**.

Group A	number	mean	sd	mini	maxi
Sperm count (Mspz)	5028	73547	28009	2541	184371
Mobility (%)	5106	89.3	6.65	7	100
Volume (mL)	5024	330	100	11	977
Concentration (Mspz/mL)	5103	229	78.7	15	560
Career lenght (days)	146	428	246	87	1086
Œstradiol 177	101	3.13	1.07	1.95	6.91
Testosterone 177	101	0.78	1.23	-1.71	2.99
First collection age (days)	146	250	16.9	221	320
Collection age (days)	5138	393	96.9	221	832
Training age (days)	144	204	13.1	179	246

Group B	number	mean	sd	mini	maxi
Sperm count (Mspz)	1287	67760	23678	8188	145638
Mobility (%)	1283	90.23	2.72	60	95
Concentration (Mspz/mL)	1141	505.2	197.6	89	1277
Career lenght (days)	95	216.6	144.1	14	729
Œstradiol 188	59	4.53	1.01	1.95	6.85
Testosterone 188	59	1.28	0.90	-1.11	3.00
First collection age (days)	84	243.0	15.96	214	279
Collection age (days)	1306	340.2	67.72	214	549
Training age (days)	95	204.9	17.77	128	252

Œstradiol 177/188: log(plasma œstradiol at an average age of 177 or 188 days ((pg/ml)); Testosterone 177/188: log(plasma testosterone at an average age of 177 or 188 days (ng/ml)).

Results

Non-significant effects

Group A	Nb spz	Mobility	Volume	Concentration	Career lenght	Training
Œstradiol 177						
Testosterone 177						
Collection site						
Collection month						
Collection year						
Genetic type						
Collection interval						
Collection age						
Quarantine site						
Training age						

Group B	Nb spz	Mobility	Volume	Concentration	Career lenght	Training
Œstradiol 188						
Testosterone 188						
Collection month						
Collection year						
Genetic type						
Collection interval						
Collection age						
Training age						

Significant Not significant Not tested

Figure 1 – Table of tested and untested effects in models for group **A** and for group **B** boars.

Figure 1 shows the effects tested in the models. Non-significant effects (P-value> 0.05) were removed from the models. Only œstradiol was retained for all models even when not significant. To facilitate reading of the article, we have chosen to detail only the effects of estradiol and testosterone measured around 180 days (target age for estimating the risk of boar taint). The protocol included a second blood sample for some of the animals, these results (Figure S1) are close to those observed with the first blood sample and will not be detailed in this article.

For group A the effect of the month is significant in all models except the models on training success. Year was removed from mobility and concentration models. The collection site is kept in all models except for the volume. Genetic type is removed from models for mobility, volume, concentration and training. Testosterone has a significant effect only on the volume. In the training success model, none of the effects tested were significant, so they were all removed from the model. Only œstradiol was retained for all models even when not significant.

In group B we found a smaller number of significant effects. The effect of the month was significant on mobility and concentration. The effect of the year was significant on number of spermatozoids and concentration. The effect of genetic type was significant on career length. The other effects were not significant and were removed from the models.

Significant effects

Figures 2 show the evolution of the corrected means of sperm count, mobility, concentration and volume as a function of age for group A. We can see that the characteristics of the semen are lower or very variable (for the volume) in young animals during puberty (186 to 230 days). Sperm count, concentration and volume gradually increase until around 350-390 days while mobility seems to reach its maximum from 230-270 days.

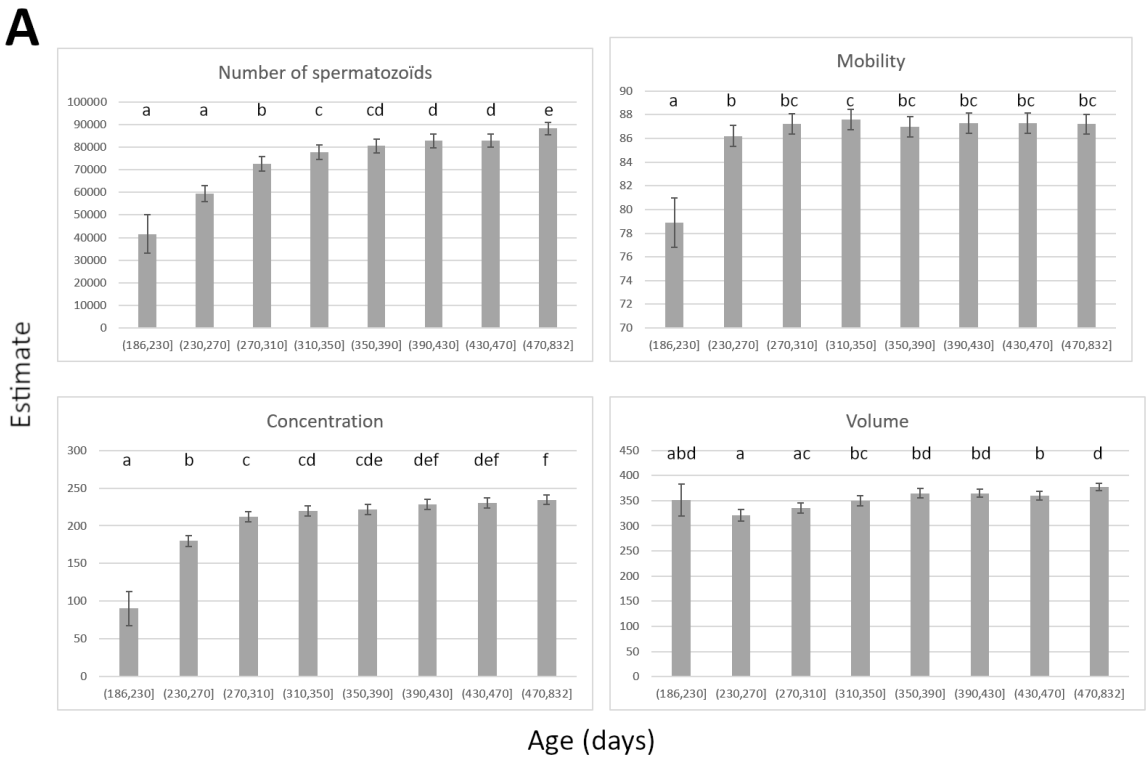


Figure 2 – Effect of age on number of spermatozoids, mobility, concentration and volume in models for group A.

Figures 3 and 4 show the effects of the interval between collections on the corrected averages of sperm count, mobility, concentration and semen volume respectively for group A and group B. For group A models show that sperm count and concentration increase with the number of days between collections up to 8 -20 days of interval. For group B, the sperm count is lower with a short interval between 1 and 3 days and higher for intervals between 4 and 20 days. For group A interval between

collections significantly affects motility although adjusted means do not differ from one interval to another one. The volume is affected with a lower average when the interval is short (1 to 3 days) than for a long interval (6 to 20 days). For group B there is no effect of interval on mobility and volume.

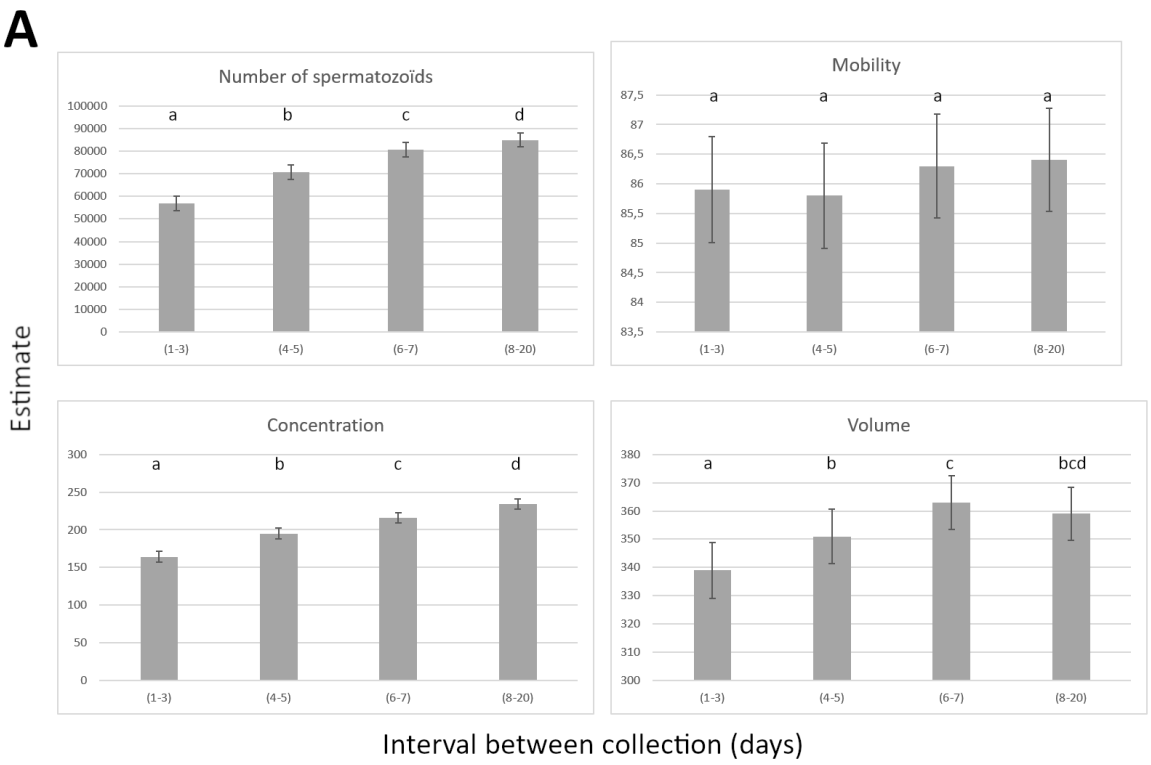


Figure 3 – Effect of collection interval on number of spermatozoids, mobility, concentration and volume in models for group A.

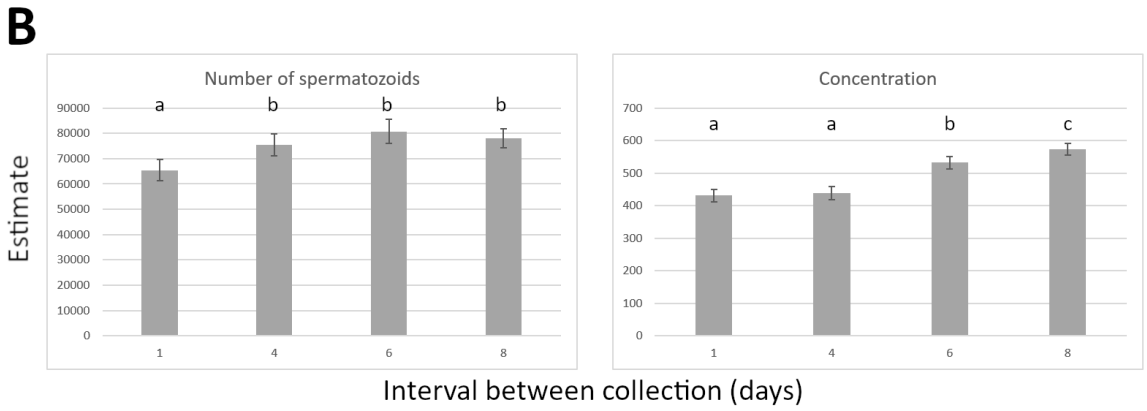


Figure 4 – Effect of collection interval on number of spermatozoids and concentration in models for group B.

Figures 5 and 6 show the effects of the month on the corrected averages of sperm count, mobility, concentration and semen volume respectively for group A and group B. For group A the effects of the month vary from one characteristic to another and according to the models. Overall, the spring months (April, May and June) are opposed to the summer months (July, August and September) or the winter months (November, December and January). The number of spermatozoids, and the volume lower in spring and higher in winters. Mobility and concentration are generally lower in winter and higher in spring. The additional tables S1-S3 shows the p-values between each month for the corrected averages of sperm count, mobility, volume and concentration. For group B there is no effect of month on number of spermatozoids. Mobility is higher in spring (April and May) and lower in autumn. Concentration is lower in summer (July and August) and higher in winter (November to February).

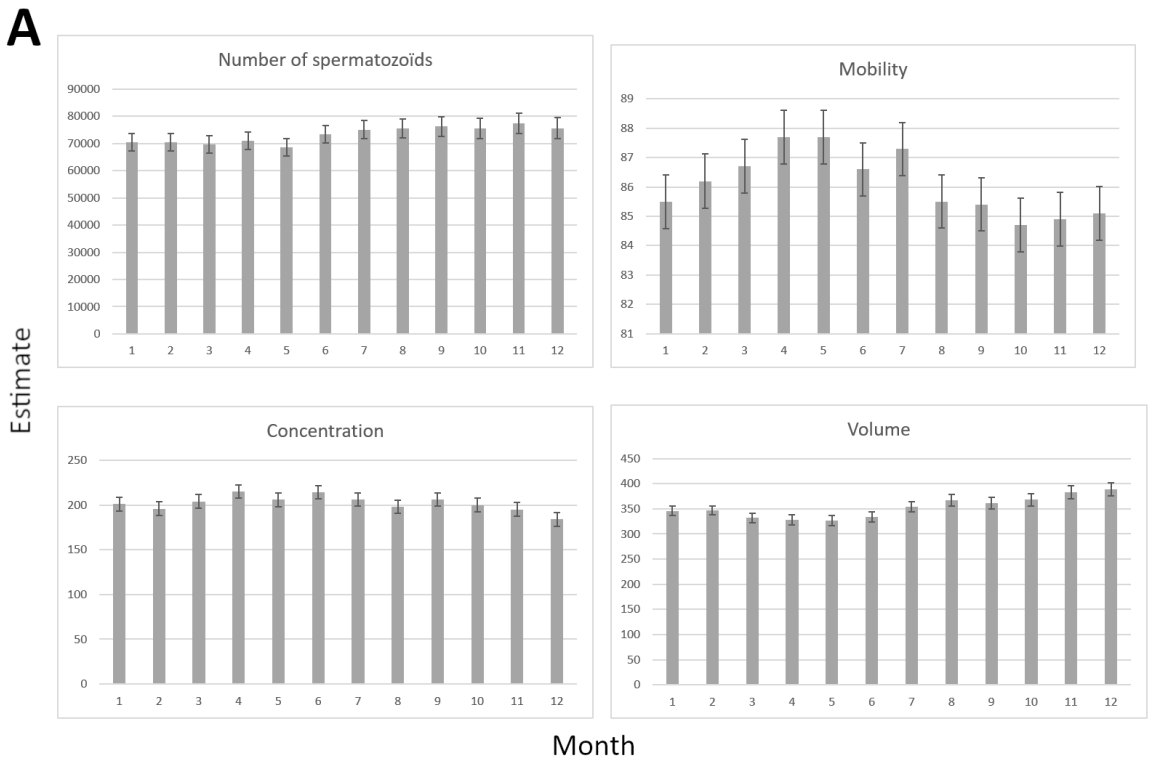


Figure 5 – Effect of month on number of spermatozoids, mobility, concentration and volume in models for group A.

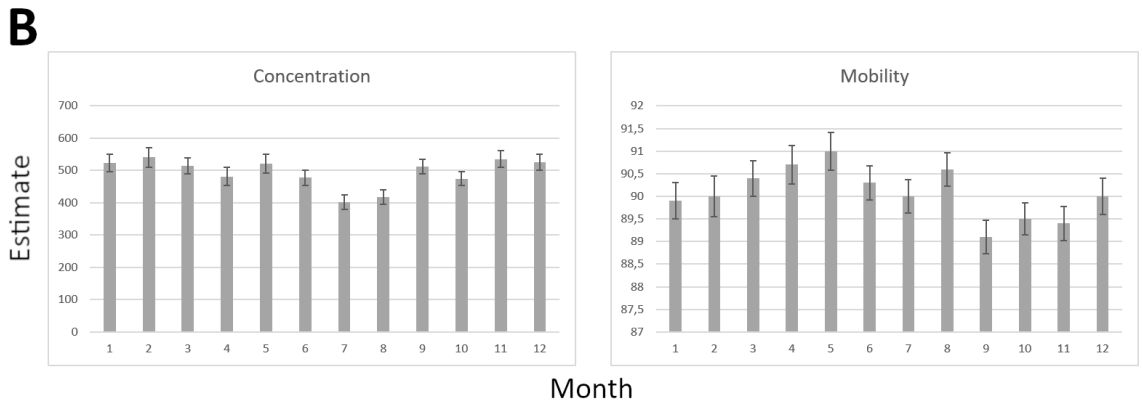


Figure 6 – Effect of month on concentration and mobility in models for group B.

Figures 7 shows the effects of the year on the corrected averages of sperm count and volume, respectively in models with blood samples in quarantine or in breeding farm. The models show significant effects of the collection years tested (2017, 2018 and 2019) for sperm count and the volume.

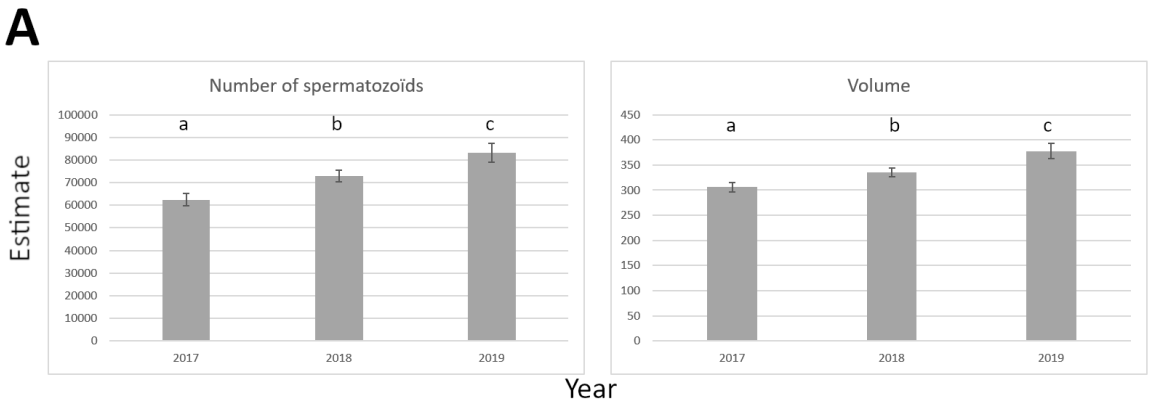


Figure 7 – Effect of year on number of spermatozoids and volume in models for group A.

Sexual steroids

There is a significant positive effect of testosterone on the volume (regression coefficient of 24.0) in group A. There is a significant negative effect of œstradiol (regression coefficient of -8.8) on the concentration in group A. The œstradiol and testosterone levels have no significant effect in the other semen characteristics. To deepen the study of these effects and avoid the collinearity implied by the model, we defined three classes of hormonal concentration. The concentration of spermatozoids corrected by the models depending on the œstradiol concentration are presented in Figure 8. The concentration corrected depending on testosterone classes are presented in Figures 9. Kruskal-Wallis tests performed on these data do not show significant differences between the corrected mean concentrations of extreme or median individuals for œstradiol (p-value: 0.575) or testosterone (p-value: 0.1112).

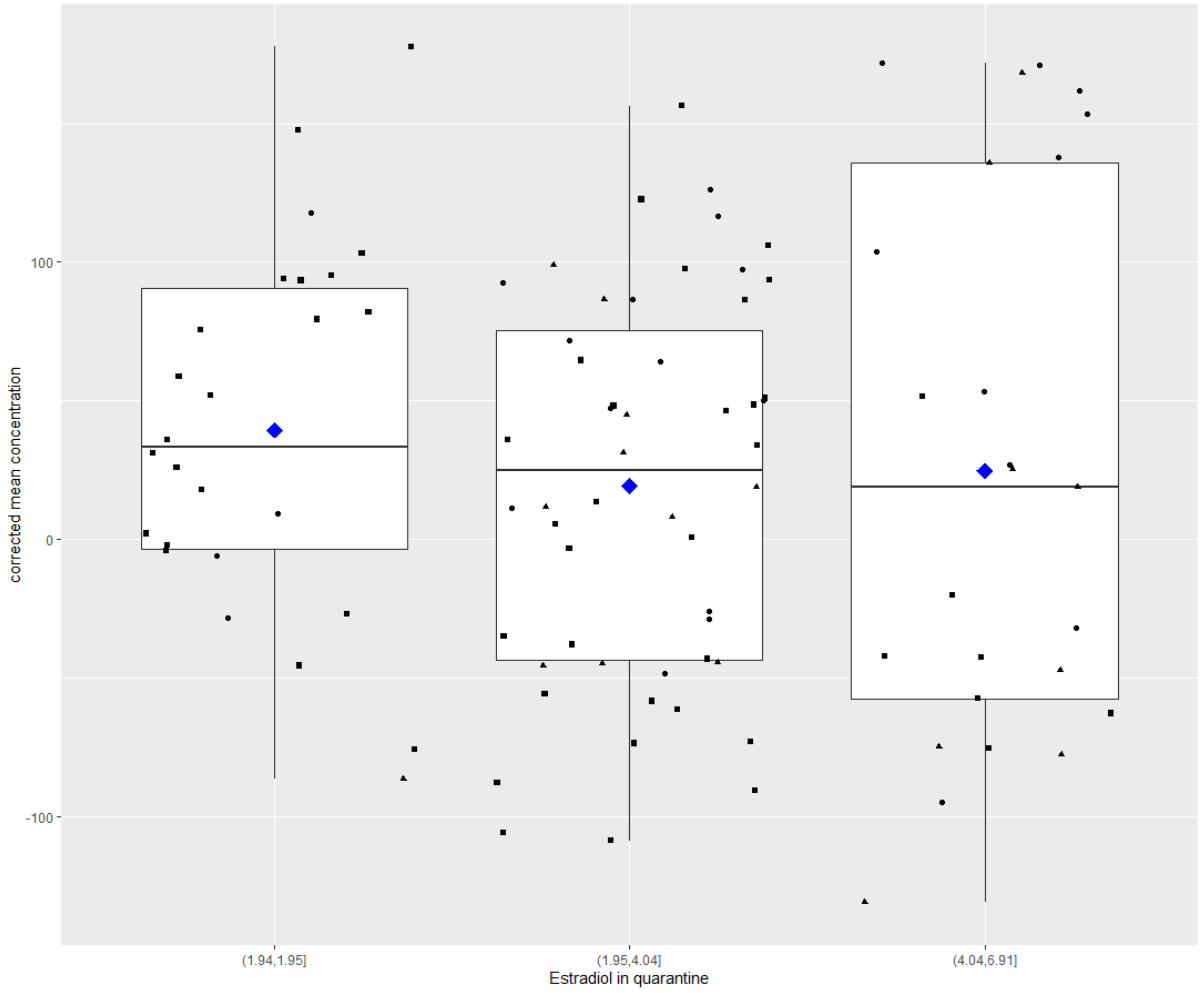


Figure 8 - Corrected concentration of spermatozoids depending on the œstradiol classes at 177 days old for group A. Squares represent individuals of paternal line; circles or triangles represent individuals of maternal lines.

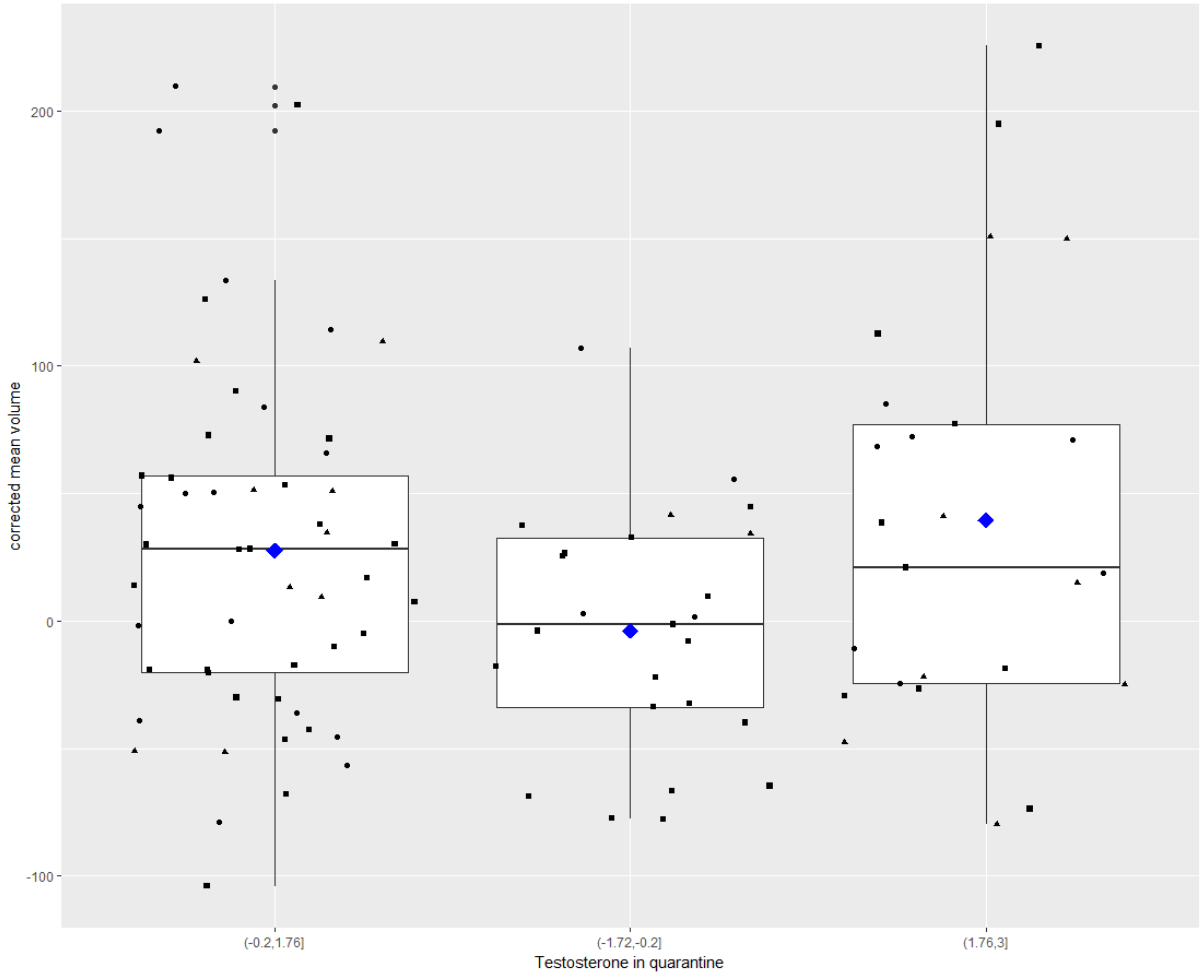


Figure 9 - Corrected volume of semen depending on the testosterone classes at 177 days old for group A. Squares represent individuals of paternal line; circles or triangles represent individuals of maternal lines.

Discussion

The aim of this study was, in addition to a previous study carried out on experimental animals, to evaluate the effects of œstradiol, a proxy for androstenone, on the performance of boars in order to estimate the impacts of a selection against boar taint on breeding boars. We chose six indicators, quality (mobility) and quantity (concentration, total? sperm count and volume) characteristics of the semen, an indicator of libido (training success) and an indicator of the overall performance of the boars (career length). The interest of this study is twofold: on the one hand, we have precise data collected directly from commercial boars in production and we estimate effects not studied to our knowledge in the bibliography. On the other hand, we have a complementarity between two studies, a first carried out on animals related to boars in production and raised in an experimental station to have a fine and precise phenotyping (Dugué et al., article in preparation) and the present study, carried out on commercial data. The two types of data (experimental and commercial) have advantages and

disadvantages and they complement each other. By having carried out these two complementary studies we can take a further step back on our results.

In addition to the effects of œstradiol, we estimated the effects of the environment, the animal and the breeding management, known in the literature, on the one hand to verify the relevance of our results and on the other hand to correct our models considering the known effects. We can observe a different distribution of the significance of the known effects between group A and group B. These results confirm that the two devices are too different to be analysed together.

Environmental effects

Month and year

In group A the year has a significant effect on sperm count and volume, in group B we did not find any effect of the year of collection. The effects of the year on the characteristics of the semen seem to be little studied. Broekhuijse et al., 2012 showed an effect of the year of collection on motility, the study includes a large number of boars collected over a long period (1998 to 2006) and the effect of the year can therefore be confused with genetic progress. The effect of the year could also be linked to the temperature differences observed from year to year. However, this hypothesis is not in agreement with the improvement observed in the characteristics of the semen over time, while the maximum temperatures recorded have also increased.

In the present study, an effect of the month was found on all the characteristics of the semen for group A, with sperm count and volume decreased in spring and early summer and increased in autumn and winters. Conversely, the mobility is decreased in the winter months for group A and autumn months for group B and increased in the spring. Several studies showed significant effects of the month on semen characteristics or fertility (Broekhuijse et al., 2012; Dugué et al., article in preparation; Górski et al., 2017; Ibănescu et al., 2017). Sperm count is generally decreased during the hot months (summer, sometimes spring and autumn, according to the studies) and then increases during the colder months (winters, sometimes autumn according to the studies). The quality of the semen presents results that are more variable, the motility is increased in summer in a study of (Ibănescu et al., 2017) whereas it is decreased for this same period in a study by (Górski et al., 2017). In a study carried out on more than 7400 boars sampled over a period of 8 years, the month has no effect on motility (Broekhuijse et al., 2012). These results confirm the effects of the month on the characteristics of the semen shown many times in the bibliography and justify the inclusion of these effect in our models.

Breeding management

Collection interval

A 2015 review advised an optimal collection interval around five days (Flowers, 2015). Below five days, a drop in the quality of the semen is generally noted. In group A, there was an overall effect of the interval on the mobility, but the corrected means have no significant differences, the effect is therefore present but cannot be described more precisely. For group B there is no effect of interval on mobility and volume. Sperm count, concentration and volume gradually increase with the number of days of interval up to 8-20 days for group A and, for group B, sperm count and concentration are lower with short interval and higher with high interval. These characteristics of the semen increase depending on the collection interval for intervals between 2 and 7 days in a study carried out in 2017 (D Knecht et al., 2017). According to (Smital, 2009)**,** the number of functional spermatozoids (number of sperm corrected by motility and the percentage of abnormal) gradually increases for intervals between 1 and 10 days to reach a plateau between 10 and 21 days. The results obtained from our models for the effects of the interval on the characteristics of the semen therefore are close to what is known in the literature. This confirms the need to include the collection interval in the models.

Animal effects

Age

Our results in group A showed a gradual increase in sperm count, mobility, concentration and volume up to 300-410 days, age from which a plateau seemed to appear. In group B we do not see any effect of age on the characteristics of the semen. In a review, Cameron wrote that the volume of semen increases during puberty and up to 8 to 12 months (Cameron, 1985). In a study carried out on boars of five breeds and crosses of these breeds, volume, sperm count and motility gradually increase between 8 and 30 months, the concentration on the contrary decreases during this period (D Knecht et al., 2017). Our results correspond to what is known for young animals. The data set having been obtained on commercial animals some boars have a long career duration, which allows to have an overview of the evolution of the characteristics of semen for older boars. However the number of collections with such a high age was relatively low (15 collections over 700 days of age, from 2 boars) which may explain the absence of the changes reported in the Knecht et al., 2017 study.

Genetic type

Our models show a genetic type effect on sperm count (for group A) and career length (for both groups). Many studies show that genetic type plays a role in semen characteristics (Volume, concentration, sperm count and motility), which is consistent with the visible effect on the sperm count (Dugué et al., article in preparation; McNitt and First, 1970; Smital, 2009; Wu et al., 2019). The length of career is strongly influenced by the specific use of boars of certain breed; boars of female lines are kept in CIA for a shorter period (around six month) whereas terminal boars of male lines like Piétrain can be kept for two years or more in CIA (Knox, 2016). These results confirm the interest of having various genetic types in the study.

Œstradiol and Testosterone

Testosterone is a sexual hormone, in this study we wanted to estimate the effects of the plasma testosterone concentration around 180 days on the performance of boars. This age was chosen to correspond to the classic slaughter age of pigs. It also roughly corresponds to the onset of puberty in the boar. We did not find any effect of testosterone on sperm count, mobility, concentration, career length and training (both groups). A significant positive effect was shown for volume in group A. However, there is no significant difference between the corrected volume averages for animals with extreme testosterone values (Kruskal-Wallis test). Weak (Ren et al., 2009) to non-existent (Walker et al., 2004) relationships have been found between plasma testosterone and semen characteristics. In our previous study on boars at an experimental station, we also found no effect of testosterone on semen characteristics or training success (Dugué et al., article in preparation). Testosterone level therefore seems to have no effect (or a weak effect) on the characteristics of the semen.

In this study plasma œstradiol is used as a proxy for androstenone in back fat. Indeed, to measure androstenone on a living animal, it is necessary to carry out a fat biopsy, which is an invasive, long and expensive method. Plasma œstradiol is genetically and phenotypically highly correlated with androstenone in fat (Dugué et al., 2020; E. Grindflek et al., 2011; Prunier et al., 2016) and has been proposed as a proxy to facilitate selection against androstenone (Dugué et al., 2020; Prunier et al., 2016).

In the present study, the results did not show any effect of œstradiol on sperm count, volume, mobility, career length and training. A favourable effect was visible on the concentration in group A but no in group B. In a previous study carried out on boars in an experimental station, we did not show a relationship or unfavourable effect of œstradiol on the characteristics of the semen (Dugué et al., article in preparation). A study showed that boars treated with an inhibitor of testicular oestrogen production (Letrozole) from 1 to 6 weeks of age or from 11 to 16 weeks of age had semen characteristics and libido similar to control batch. This suggests that a decrease in oestrogen levels at

the perinatal or peri-puberty stage has no impact on the libido and semen characteristics of young boars (Berger and Conley, 2014). The decrease in the production of endogenous oestrogens would have the effect of delaying the establishment of puberty in boars and allowing a more significant development of Sertoli cells and Leydig cells (E. E. At-Taras et al., 2006).

In our studies œstradiol serves as a proxy for androstenone. The relationships between androstenone and the reproductive capacity of boars are not yet well understood. Studies on this subject have contradictory results. A study suggested Piétrain boars with high sperm production have more offspring at risk for boar taint than boars with low sperm production suggesting an unfavourable relationship between androstenone and reproductive capacity (Mercat et al., 2015). Conversely, a study shows weak and generally favourable genetic correlations between androstenone or skatole and the characteristics of the semen: volume, concentration, sperm count and number of functional spermatozoids for Danish Landrace boars (Strathe et al., 2013). Young Large White boars with a high level of androstenone would have smaller and fewer Leydig cells (Bonneau et al., 1987). In our previous study carried out on boars in an experimental station, we did not show a relationship or unfavourable effect of androstenone on the characteristics of the semen or libido indicators (Dugué et al., article in preparation).

We wanted to deepen the analysis of the effect of œstradiol on sperm concentration in group A by comparing the corrected means of concentration for animals with extreme œstradiol values. The Kruskal-Wallis test carried out on the classes does not show any significant difference between the corrected concentration means. The effects of oestradiol and testosterone visible in the model are not found with the test carried out on the classes, which may suggest that the effects are weak. Moreover, this effect not being visible in group B and in the previous study carried out on boars in an experimental station (Dugué et al., article in preparation), its existence can be questioned.

Since œstradiol is a proxy for androstenone, these results (which concern a low number of boars by genetic type) suggest that a selection to decrease androstenone by using plasma œstradiol would have no effect or a weak favourable effect on the characteristics of the semen, the training and the career length of boars. These results are in agreement with those of the complementary study carried out in an experimental station.

Conclusion

In this study we evaluated the effects of œstradiol (used as a proxy for androstenone) on the reproductive capacity of boars of different genetic types. We have shown that œstradiol has no effect on sperm count, mobility, volume, career length and training for collection. We also showed the presence of a weak favourable effect of œstradiol on sperm concentration in one group. This study

suggests that a selection to decrease the concentration of androstenone in backfat using plasma œstradiol as a proxy would not have an unfavourable effect on the characteristics of the semen or boars' career. This study carried out on commercial boars confirms similar results shown in experimental stations (Dugué et al., article in preparation). Since the plasma œstradiol level varies according to the genetic type, an intra-genetic type investigation would provide more information.

Acknowledgments

The authors would like to thank the members of Alliance R&D and the artificial insemination centres who participated in the data collection for the study.

References

Anonyme, 2010. European Declaration on alternatives to surgical castration of pigs.

At-Taras, E.E., Conley, A.J., Berger, T., Roser, J.F., 2006. Reducing oestrogen synthesis does not affect gonadotropin secretion in the developing boar. Biol. Reprod. 74, 58–66. https://doi.org/10.1095/biolreprod.105.043760

Berger, T., Conley, A.J., 2014. Reducing endogenous oestrogen during prepuberal life does not affect boar libido or sperm fertilizing potential. Theriogenology 82, 627–635. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2014.05.021

Bonneau, M., Carrie-Lemoine, J., Mesure-Morat, 1987. Genital tract development and histomorphometrical traits of the testis in the young boar: Relationships with fat 5α-androstenone levels. Anim. Reprod. Sci. 15, 259–263. https://doi.org/10.1016/0378-4320(87)90047-9

Brinke, I., Große-Brinkhaus, C., Roth, K., Pröll-Cornelissen, M.J., Pröll-Cornelissen, M.J., Henne, H., Schellander, K., Tholen, E., 2020. Genomic background and genetic relationships between boar taint and fertility traits in German Landrace and Large White. BMC Genet. 21, 1–13. https://doi.org/10.1186/s12863-020-00865-z

Broekhuijse, M.L.J., Šoštarić, E., Feitsma, H., Gadella, B.M., 2012. The value of microscopic semen motility assessment at collection for a commercial artificial insemination center, a retrospective study on factors explaining variation in pig fertility. Theriogenology 77, 1466–1479. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2011.11.016

Cameron, R.D.A., 1985. Factors influencing semen characteristics in boars. Aust. Vet. J. 62, 293–297. https://doi.org/10.1111/j.1751-0813.1985.tb14908.x

De Briyne, N., Berg, C., Blaha, T., Temple, D., 2016. Pig castration: Will the EU manage to ban pig castration by 2018? Porc. Heal. Manag. 2, 1–11. https://doi.org/10.1186/s40813-016-0046-x

De Roest, K., Montanari, C., Fowler, T., Baltussen, W., 2009. Resource efficiency and economic implications of alternatives to surgical castration without anaesthesia. Animal 3, 1522–1531. https://doi.org/10.1017/S1751731109990516

Dugué, C., Ferchaud, S., Grivault, D., Mercat, M.J., Boulot, S., Prunier, A., Larzul, C., 2020a. Développement pubertaire des mâles entiers et risque d'odeur de verrat. Journées la Rech. Porc. 52, 31–36.

Dugué, C., Prunier, A., Ferchaud, S., Grivault, D., Mercat, M.-J., Boulot, S., Larzul, C., n.d. Male pig pubertal development and risk of boar taint. Article in preparation.

Dugué, C., Prunier, A., Mercat, M.J., Monziols, M., Blanchet, B., Larzul, C., 2020b. Genetic determinism of boar taint and relationship with growth traits, meat quality and lesions. Animal 14, 1333–1341. https://doi.org/10.1017/S1751731120000105

Flowers, W.L., 2015. Factors Affecting the Efficient Production of Boar Sperm. Reprod. Domest. Anim. 50, 25–30. https://doi.org/10.1111/rda.12529

Górski, K., Kondracki, S., Wysokińska, A., 2017. Effects of season on semen parameters and relationships between selected semen characteristics in Hypor boars. Turkish J. Vet. Anim. Sci. 41, 563–569. https://doi.org/10.3906/vet-1701-42

Grindflek, Eli, Lien, S., Hamland, H., Hansen, M.H.S., Kent, M., van Son, M., Meuwissen, T.H.E., 2011. Large scale genome-wide association and LDLA mapping study identifies QTLs for boar taint and related sex steroids. BMC Genomics 12. https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-362

Grindflek, E., Meuwissen, T.H.E.E., Aasmundstad, T., Hamland, H., Hansen, M.H.S.S., Nome, T., Kent, M., Torjesen, P., Lien, S., 2011. Revealing genetic relationships between compounds affecting boar taint and reproduction in pigs. J. Anim. Sci. 89, 680–692. https://doi.org/10.2527/jas.2010-3290

Ibănescu, I., Leiding, C., Bollwein, H., 2017. Cluster analysis reveals seasonal variation of sperm subpopulations in extended boar 3 semen 4. J. Reprod. Dev.

Knecht, D., Jankowska-Mąkosa, A., Duziński, K., 2017. The effect of age, interval collection and season on selected semen parameters and prediction of AI boars productivity. Livest. Sci. 201, 13–21. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2017.04.013

Knox, R. V., 2016. Artificial insemination in pigs today. Theriogenology 85, 83–93. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2015.07.009

Lundström, K., Matthews, K.R., Haugen, J.E., 2009. Pig meat quality from entire males. Animal 3, 1497–1507. https://doi.org/10.1017/S1751731109990693

McNitt, J.I., First, N.L., 1970. Effects of 72-hour heat stress on semen quality in boars. Int. J. Biometeorol. 14, 373–380. https://doi.org/10.1007/BF01462914

Mercat, M.J., Prunier, A., Muller, N., Hassenfratz, C., Larzul, C., 2015. Relation entre la production spermatique et le risque d'odeur de mâle entier des descendants de race pure ou croisés To cite this version : HAL Id : hal-01194080 Relation entre la production spermatique et le risque d'odeur de mâle entier des descenda. Journées la Rech. Porc. 47, 241–246.

Parois, S., Prunier, A., Mercat, M.J., Merlot, E., Larzul, C., 2015. Genetic relationships between measures of sexual development, boar taint, health, and aggressiveness in pigs. J. Anim. Sci. 93, 3749–3758. https://doi.org/10.2527/jas2014-8290

Prunier, A., Parois, S., Faouën, A., Larzul, C., 2016. Prédiction de la teneur en androsténone du gras dorsal des carcasses de verrats à partir d'indicateurs du développement sexuel. Journées la Rech. Porc. 43, 291–292.

Ren, D., Xing, Y., Lin, M., Wu, Y., Li, K., Li, W., Yang, S., Guo, T., Ren, J., Ma, J., Lan, L., Huang, L., 2009. Evaluations of boar gonad development, spermatogenesis with regard to semen characteristics, libido and serum testosterone levels based on large White Duroc × chinese erhualian crossbred boars. Reprod. Domest. Anim. 44, 913–919. https://doi.org/10.1111/j.1439-0531.2008.01117.x

Robic, A., Faraut, T., Prunier, A., 2014. Pathways and genes involved in steroid hormone metabolism in male pigs : A review and update. J. Steroid Biochem. Mol. Biol. 140, 44–55. https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2013.11.001

Smital, J., 2009. Effects influencing boar semen. Anim. Reprod. Sci. 110, 335–346. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2008.01.024

Strathe, A.B., Velander, I.H., Mark, T., Ostersen, T., Hansen, C., Kadarmideen, H.N., 2013. Genetic parameters for male fertility and its relationship to skatole and androstenone in Danish Landrace boars. J. Anim. Sci. 91, 4659–4668. https://doi.org/10.2527/jas.2013-6454

Walker, S., Robison, O.W., Whisnant, C.S., Cassady, J.P., 2004. Effect of divergent selection for testosterone production on testicular morphology and daily sperm production in boars. J. Anim. Sci. 2259–2263.

Wu, Y., Wang, C., Tan, J., Wei, H.K., Sun, H., Peng, J., 2019. Logistic regression analysis factors affecting sperm motility and abnormal sperm morphology in boars. Animals 9, 1–11. https://doi.org/10.3390/ani9121004

Zamaratskaia, G., Squires, E.J., 2009. Biochimical, nutritional and genetic effects on boar taint in entire male pigs. Animal 3, 1508–1521. https://doi.org/10.1017/S1751731108003674

Supplementary files

Group A	Nb spz	Mobility	Volume	Concentration	Career lenght	Training
Estradiol 216						
Testosterone 216						
Collection site						
Collection month						
Collection year						
Genetic type						
Collection interval						
Collection age						
Quarantine site						
Training age						

Group B	Nb spz	Mobility	Volume	Concentration	Career lenght	Training
Estradiol 239						
Testosterone 239						
Collection month						
Collection year						
Genetic type						
Collection interval						
Collection age						
Training age						

Significant Not significant Not tested

Figure S1 – Table of tested and untested effects in models for group **A** and for group **B** boars with blood test at 216 or 239 days old.

Table S1: p-values between each month for the corrected averages of mobility (Above the diagonal) and sperm count (Below the diagonal) for group A.

Mob/Spz	**1**	**2**	**3**	**4**	**5**	**6**	**7**	**8**	**9**	**10**	**11**	**12**
1		0.807	0.147	**<.0001**	**<.0001**	0.269	**0.001**	1.000	1.000	0.765	0.979	1.000
2	1.000		0.997	0.056	0.068	1.000	0.420	0.826	0.726	**0.012**	0.083	0.309
3	1.000	1.000		0.468	0.508	1.000	0.969	0.147	0.096	**0.000**	**0.002**	**0.017**
4	1.000	1.000	1.000		1.000	0.303	0.997	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**
5	0.999	0.999	1.000	0.977		0.304	0.998	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**
6	0.977	0.960	0.764	0.972	0.200		0.881	0.226	0.157	**0.000**	**0.004**	**0.037**
7	0.678	0.572	0.221	0.512	**0.012**	0.997		**0.000**	**0.000**	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**
8	0.618	0.503	0.191	0.415	**0.009**	0.979	1.000		1.000	0.627	0.956	0.999
9	0.515	0.401	0.137	0.307	**0.005**	0.906	1.000	1.000		0.775	0.986	1.000
10	0.796	0.710	0.392	0.646	**0.042**	0.993	1.000	1.000	1.000		1.000	0.993
11	0.417	0.306	0.106	0.213	**0.005**	0.698	0.982	0.996	1.000	0.991		1.000
12	0.878	0.817	0.568	0.775	0.117	0.996	1.000	1.000	1.000	1.000	0.997	

Table S2: p-values between each month for the corrected averages of volume of semen (Above the diagonal) and concentration of semen (Below the diagonal) for group A.

Vol/Conc	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		1.000	0.686	0.471	0.489	0.963	0.999	0.503	0.879	0.653	0.050	**0.016**
2	0.997		0.529	0.306	0.319	0.901	1.000	0.514	0.896	0.659	**0.040**	**0.011**
3	1.000	0.941		1.000	1.000	1.000	0.146	**0.001**	**0.021**	**0.006**	**<.0001**	**<.0001**
4	0.216	**0.010**	0.437		1.000	1.000	**0.019**	**<.0001**	**0.002**	**0.000**	**<.0001**	**<.0001**
5	1.000	0.808	1.000	0.715		0.998	**0.006**	**<.0001**	**0.000**	**<.0001**	**<.0001**	**<.0001**
6	0.297	**0.020**	0.591	1.000	0.828		0.087	**0.000**	**0.003**	**0.000**	**<.0001**	**<.0001**
7	0.998	0.697	1.000	0.727	1.000	0.825		0.566	0.967	0.623	**0.003**	**0.000**
8	1.000	1.000	0.994	**0.023**	0.943	**0.036**	0.865		1.000	1.000	0.455	0.077
9	0.999	0.746	1.000	0.739	1.000	0.830	1.000	0.895		1.000	0.084	**0.006**
10	1.000	0.999	1.000	0.107	0.997	0.151	0.988	1.000	0.992		0.411	**0.045**
11	0.984	1.000	0.863	**0.004**	0.663	**0.006**	0.478	1.000	0.519	0.994		0.998
12	**0.019**	0.370	**0.004**	**<.0001**	**0.001**	**<.0001**	**0.000**	0.088	**0.000**	**0.021**	0.423	

Table S3: p-values between each month for the corrected averages of mobility (Above the diagonal) and concentration of spermatozoids (Below the diagonal) for group B.

Mob/Con	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1		1.0000	0.9848	0.7628	0.3146	0.9932	1.0000	0.8230	0.7966	0.9992	0.9920	1.0000
2	1.0000		0.9998	0.9636	0.6999	0.9999	1.0000	0.9838	0.7241	0.9940	0.9730	1.0000
3	1.0000	0.9996		0.9998	0.9550	1.0000	0.9974	1.0000	0.0866	0.5724	0.4296	0.9996
4	0.9806	0.8668	0.9949		1.0000	0.9993	0.8558	1.0000	**0.0138**	0.1836	0.1251	0.9406
5	1.0000	1.0000	1.0000	0.9875		0.8951	0.3313	0.9984	**0.0006**	**0.0211**	**0.0144**	0.5778
6	0.9481	0.7508	0.9813	1.0000	0.9562		0.9981	0.9999	0.0593	0.5657	0.4395	0.9999
7	**0.0029**	**0.0011**	**0.0021**	0.2376	**0.0039**	0.0690		0.8603	0.4384	0.9830	0.9424	1.0000
8	**0.0234**	**0.0089**	**0.0243**	0.6352	**0.0353**	0.3830	0.9999		**0.0026**	0.1038	0.0808	0.9629
9	1.0000	0.9993	1.0000	0.9969	1.0000	0.9775	**0.0006**	**0.0054**		0.9930	0.9999	0.4998
10	0.8824	0.6346	0.9549	1.0000	0.9317	1.0000	0.1084	0.4122	0.9263		1.0000	0.9742
11	1.0000	1.0000	0.9999	0.8767	1.0000	0.6964	**0.0001**	**0.0013**	0.9996	0.4434		0.9142
12	1.0000	1.0000	1.0000	0.9558	1.0000	0.8806	**0.0006**	**0.0061**	1.0000	0.7372	1.0000	

4.3 Résultats supplémentaires

En plus des résultats présentés dans l'article nous avons estimé les effets du score de relation homme-animal et du score de larmes (indicateur potentiel du stress chronique des verrats) sur les performances des verrats. Le score de larme a un effet significatif uniquement en sortie de quarantaine sur le nombre de spermatozoïdes pour le groupe B (Figure 19). Le test RHA a un effet significatif sur la concentration en spermatozoïdes pour le groupe A (Figure 20) et sur la durée de carrière pour le groupe B (Figure 21).

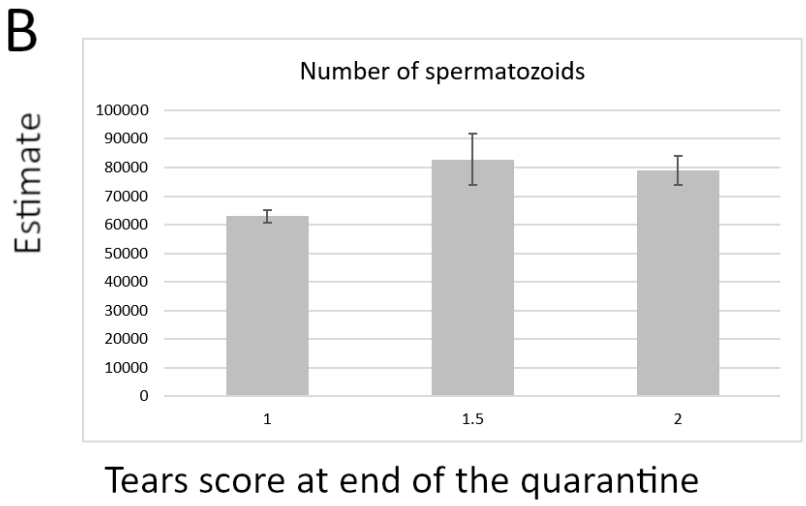


Figure 19 – Effet du score de larme en sortie de quarantaine sur le nombre de spermatozoïdes pour le groupe B.

La figure 19 montre les effets du score de larmes en sortie de quarantaine sur les moyennes corrigées du nombre de spermatozoïdes pour le groupe B. Le modèle montre un effet significatif sur score de larme en sortie de quarantaine sur le nombre de spermatozoïdes mais nous ne trouvons pas de différence significatives entre les moyennes corrigées.

Effects of Human-Animal relationship test

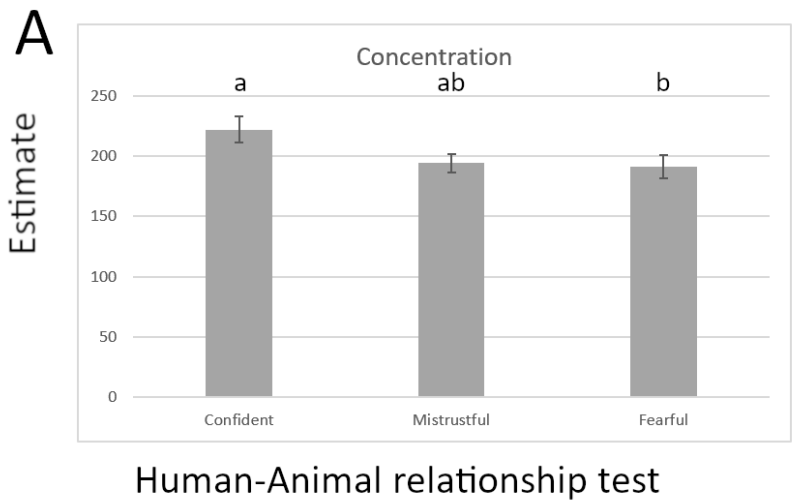


Figure 20 – Effet du test de relation homme-animal sur la concentration en spermatozoïdes pour le groupe A.

La figure 20 montre les effets du score de relation homme-animal sur les moyennes de concentration en spermatozoïdes corrigées pour le groupe A. Il existe une différence significative de concentration moyenne corrigée entre les animaux confiants et craintifs. Les animaux confiants produisent une concentration plus élevée en spermatozoïdes.

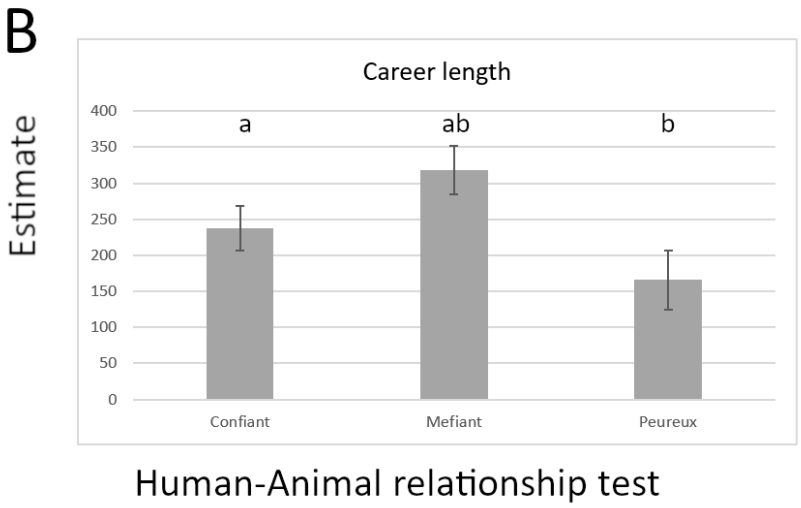


Figure 21 – Effet du test de relation homme-animal sur la durée de carrière des verrats pour le groupe B.

La figure 21 montre les effets du score de relation homme-animal sur les moyennes de durée de carrière corrigées pour le groupe B. Il existe une différence significative de durée de carrière moyenne

corrigée entre les animaux confiants et craintifs. Les animaux confiants ont une durée de carrière plus longue.

Les scores de larmes montrent un dimorphisme sexuel chez certaines espèces (cobaye, hamster syrien) ce qui pourrait suggérer un lien avec les stéroïdes sexuels. Ce dimorphisme n'a pas été trouvé chez les porcs par (Larsen et al., 2019). Cependant, dans cette étude, la comparaison a été faite entre des femelles et des mâles castrés et il n'y a pas eu de comparaison avec des verrats. L'étude du dimorphisme sexuel des larmes brunes (et d'un lien potentiel avec les stéroïdes) chez le porc nécessiterait donc une enquête plus approfondie. Les relations entre le test RHA ou le score de larmes et les caractéristiques de la semence sont peu étudiées. Dans une précédente étude réalisée sur de jeunes verrats en station expérimentale, nous n'avons pas trouvé de relation entre le test RHA ou les scores de larmes et les caractéristiques de la semence (Dugué et al., article en cours d'écriture). Une étude (Hemsworth et al., 1986) a montré que les porcs conditionnés pour associer un stimuli négatif (décharge électrique) à la présence d'un technicien ont des testicules plus petits que les porcs conditionnés avec des stimuli positifs (caresses). Cette même expérience a montré une baisse de la fertilité des truies conditionnées par des stimuli négatifs. Cette étude suggère qu'une interaction négative avec les humains peut affecter la capacité de reproduction des porcs. Le stimulus négatif provoque un stress chronique pour les animaux, ce qui pourrait être la raison de l'effet sur les fonctions de reproduction.

Dans la présente étude les modèles montrent un effet significatif du score de larme à la sortie de quarantaine sur le nombre de spermatozoïdes pour le groupe B et pas d'effet significatifs des larmes pour le groupe A. Le test RHA a un effet significatif sur la concentration en spermatozoïdes pour le groupe A et sur la durée de carrière pour le groupe B. Ces effets sont présents sur un seul des deux groupes étudiés ce qui suggère qu'ils sont faibles. Deux études suggèrent que l'œil gauche est un meilleur indicateur du stress animal que l'œil droit (Deboer et al., 2015; Telkänranta et al., 2015). Les corrélations de Pearson entre le score pour l'œil gauche et le score moyen pour les deux yeux sont de 0,98 au début de la quarantaine et de 1 à la fin de la quarantaine. Nous avons donc choisi de regrouper les scores des deux yeux dans nos analyses.

V Discussion générale



La castration chirurgicale des porcs, pratique dont on retrouve des traces dès la préhistoires (Pastoureau, 2011), nuit fortement au bien-être animal (Prunier et al., 2006), diminue l'efficacité alimentaire ce qui augmente les coûts de production et les rejets azotés (De Roest et al., 2009) et donne une viande plus riche en acides gras saturés, qui seraient mauvais pour la santé des consommateurs (Bonneau et al., 2018). L'élevage de mâles entiers est l'alternative à la castration la plus viable sur le long terme car elle n'induit pas de surcoût ni de surcharge de travail pour chaque porc. Cependant les mâles entiers ont deux défauts majeurs : le risque d'odeur de verrat et une forte tendance aux comportements agonistes et de monte qui peuvent nuire au bien-être animal en causant des lésions et des boiteries. L'élevage de mâles entiers demande également une évolution des pratiques d'élevage, ils peuvent demander un aliment spécifique et l'élevage en cases mixtes est déconseillé pour réduire la fréquence des comportements agonistes.

L'odeur de verrat est principalement due à deux molécules, l'androsténone, un stéroïde produit dans les testicules et le scatol, un produit de la dégradation du tryptophane par les bactéries du tube digestif (Claus et al., 1994). La variabilité de l'accumulation du scatol dans le tissu adipeux est principalement d'origine environnementale avec un rôle non négligeable de l'alimentation et de la gestion de l'élevage. L'accumulation de l'androsténone est plutôt régie par un déterminisme génétique. La concentration en androsténone du tissu adipeux dorsal étant un caractère très héritable (Grindflek et al., 2011 ; Parois et al., 2015 ; Tajet et al., 2006 ; Windig et al., 2012), une sélection génétique pour la diminuer est possible. Ainsi plusieurs organismes de sélection ont mis en place un programme de sélection contre l'androsténone. Ces programmes de sélection sont basés sur des mesures de l'androsténone plasmatique (label INO de Nucleus) ou sur une combinaison de critères : évaluation génomique, androsténone dans le tissu adipeux et nez humain pour le programme Nador de Topigs-Norsvin et évaluation génomique et androsténone dans le tissu adipeux pour le programme Inodorus 2.0 de GFS. Comme mentionné dans la partie bibliographique ces programmes de sélection ont des résultats sur les risques d'odeur de verrat mais les éventuels effets, favorables ou non, sur les autres caractères d'intérêts ne sont pas encore complètement connus.

Le but de cette thèse était d'évaluer les effets d'une sélection génétique contre l'androsténone sur les performances des porcs charcutiers, sur les comportements agonistes et sur les capacités de reproduction des verrats.

Pour cela trois protocoles ont été mis en place, le premier protocole consistait à estimer les paramètres génétiques, chez des porcs charcutiers, entre l'androsténone, l'œstradiol et des caractères de croissance, de qualité de viande et de comportement. Le second protocole avait pour but d'estimer, chez des verrats en station expérimentale, les relations entre les composés odorants, les stéroïdes sexuels, les caractéristiques de la semence, la libido et des indicateurs du stress et de la santé. Le troisième protocole, complémentaire au second, avait pour but d'estimer chez des verrats en centres

d'insémination commerciaux, les effets de l'androsténone (via l'œstradiol, son proxy) sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière.

5.1 L'œstradiol comme proxy de l'androsténone

L'analyse de l'androsténone se fait sur des échantillons de tissu adipeux dorsal, récupérés sur carcasse à l'abattoir ou prélevés sur animaux vivants via une biopsie. Les mesures de composés odorants ou les notations par nez humains réalisées directement en abattoirs impliquent de sélectionner les futurs reproducteurs grâce aux données de leurs apparentés, après abattage de ces derniers, ce qui rend la sélection moins précise et potentiellement plus longue et plus couteuse. Les biopsies de tissu adipeux permettent de phénotyper directement les individus candidats mais elles sont invasives et délicates à effectuer et à analyser sur les jeunes animaux qui ont peu de tissu adipeux. De plus, les analyses du tissu adipeux sont longues et couteuses. Pour mettre en place une sélection sur l'androsténone de manière moins couteuse et moins invasive un proxy de l'androsténone est nécessaire. L'œstradiol plasmatique est très corrélé à l'androsténone dans le tissu adipeux dorsal et a donc été proposé comme proxy (Prunier et al., 2016). Cette corrélation n'est pas surprenante car l'androsténone et l'œstradiol sont deux stéroïdes produits dans les cellules de Leydig et qui partagent des précurseurs et des enzymes (Annie Robic et al., 2014). Dans le premier protocole réalisé sur les porcs charcutiers nous avons montré une corrélation génétique élevée (0,57 à 0,71) entre l'androsténone dans le tissu adipeux dorsal prélevé à l'abattoir et l'œstradiol plasmatique prélevé une semaine avant l'abattage. Le second protocole montre également chez de jeunes verrats une relation forte entre l'œstradiol et l'androsténone à environ 180 jours (âge classique d'abattage des porcs charcutiers). Les résultats de ces deux protocoles confirment la possibilité d'utiliser l'œstradiol comme proxy de l'androsténone pour phénotyper directement les animaux candidats à la reproduction à un jeune âge (180 jours). L'œstradiol plasmatique a ainsi pu être utilisé comme proxy de l'androsténone dans le troisième protocole réalisé sur des données de terrain.

5.2 Effets d'une sélection contre l'androsténone sur les porcs charcutiers

La première étude, réalisée sur des porcs charcutiers, a pour particularité d'être mise en place sur une population en deux parties, la première composée de porcs Piétrain purs et la seconde de porcs croisés Piétrain apparentés. Les porcs charcutiers sont généralement issus d'un croisement entre un verrat de

race pure, dit de lignée paternelle et une truie de lignée maternelle. Les lignées paternelles sont sélectionnées pour la croissance, la qualité de la viande et l'efficacité alimentaire, les lignées maternelles sont sélectionnées principalement pour les qualités maternelles (nombre de porcelets sevrés, homogénéité des porcelets, nombre de tétines fonctionnelles etc.). Ce schéma de croisement permet de sélectionner individuellement en race pure chacune des lignées et de profiter de l'effet d'hétérosis sur les porcs charcutiers. L'effet d'hétérosis correspond au gain de performance constaté chez les individus croisés par rapport aux performances moyennes des deux parents de races pures. La population de l'étude, composée d'animaux purs et croisés apparentés permet donc d'évaluer, sur les porcs croisés, les effets d'une sélection effectuée sur les porcs de race pure. La seconde originalité du protocole est l'estimation de paramètres génétiques de l'androsténone et des caractères de qualité de viande ou de carcasse et plus particulièrement l'utilisation des caractères mesurés par tomographe. En effet le tomographe assisté par ordinateur permet d'effectuer un phénotypage précis de la qualité de carcasse des candidats à la reproduction sans passer par l'abattage et l'estimation, par découpe et mesures des pièces, du phénotype des animaux apparentés. Le phénotypage direct des candidats à la reproduction et le gain de précision des mesures par tomographe permettent d'augmenter l'efficacité de la sélection génétique.

Cette étude a été réalisée en station expérimentale et sur un seul croisement (Piétrain x Large White) il convient donc d'être prudent dans l'interprétation de ces résultats qui peuvent ne pas correspondre totalement à la réalité du terrain où on peut trouver de la diversité dans les systèmes d'élevages et des lignées, principalement maternelles, ce qui peut mener à des résultats différents. L'étude est composée uniquement de porcs charcutiers mâles, sur le terrain les femelles sont également engraissées et consommées, on s'attend à des paramètres génétiques proches chez les femelles mais ils peuvent ne pas être identiques.

A notre connaissance cette étude est la première à estimer les paramètres génétiques entre l'androsténone (et son proxy, l'œstradiol) et les caractères de performances des porcs charcutiers. Cette étude suggère qu'en race pure une sélection pour diminuer l'androsténone dans le tissu adipeux aurait des effets globalement favorables sur les performances des porcs charcutiers, comme détaillé dans le chapitre dédié.

Une des originalités de cette étude est d'estimer des paramètres génétiques entre des animaux purs et des animaux croisés apparentés ce qui permet d'avoir un aperçu des résultats d'une sélection effectuée sur les animaux de race pure sur leurs descendants charcutiers. Ainsi, d'après cette étude, une sélection contre l'androsténone aurait, pour les porcs charcutiers, des effets favorables importants sur le nombre de lésions à l'entrée en engraissement, l'efficacité alimentaire, le rendement de carcasse, la surface de la noix, l'exsudation de la viande et le pourcentage de viande maigre. Il y aurait également des effets favorables modérés sur le pH du jambon et le ratio de jambon sur os et un effet défavorable modéré sur le nombre de lésions avant l'abattoir. De plus, cette sélection aurait pour effet

de diminuer la concentration plasmatique en testostérone ce qui peut diminuer la fréquence des comportements agonistes ou de monte mais qui pourrait également détériorer les capacités de reproduction des verrats. Une sélection pour diminuer l'androsténone serait donc faisable sans détériorer les performances des porcs charcutiers. Cependant une sélection contre l'androstenone exige d'effectuer des biopsies de gras et des analyses longues et couteuses.

Nous avons pu voir dans la partie précédente que l'œstradiol plasmatique était un bon candidat pour servir de proxy à l'androsténone. Ainsi cette étude suggère qu'une sélection effectuée en race pure pour diminuer l'œstradiol diminuerait fortement l'androsténone dans le gras et aurait des effets globalement favorables sur les performances des porcs charcutiers. En pratique la sélection serait réalisée sur les reproducteurs de race pure et aurait des conséquences sur les porcs charcutiers croisés. L'étude montre que cette sélection aurait des effets favorables importants sur l'efficacité alimentaire, le pourcentage de viande maigre et le nombre de lésions à l'entrée en engraissement, des effets favorables modérés sur la consommation moyenne quotidienne et le ratio de jambon sur os et des effets défavorables modérés sur le nombre de lésions avant l'abattoir et sur carcasse. Cette sélection aurait également pour effet de diminuer la testostérone plasmatique. Une sélection pour diminuer les risques d'odeur de verrat sur les porcs charcutiers aurait donc des effets positifs sur les performances des porcs mais pourrait avoir un effet sur les capacités de reproduction des ascendants.

Les relations entre la production de stéroïdes et la fréquence des comportements agonistes semblent complexes, en effet le rang des verrats semble lié à leur concentration plasmatique (Giersing et al., 2000) et du tissu adipeux (S. Parois et al., 2017) en androsténone mais ces études ne se sont pas intéressées directement aux éventuels liens entre la concentration en androsténone et la fréquence des lésions. Dans notre étude, les relations entre le nombre de lésions à différents temps (début de l'engraissement, avant abattoir et sur carcasse) et l'androsténone dans le tissu adipeux ou l'œstradiol plasmatique sont positives. Une sélection contre l'androsténone ou l'œstradiol pourrait donc avoir des effets favorables sur les comportements agonistes.

Cette étude a été réalisée avec des porcs Piétrains, race majoritairement utilisée pour les verrats terminaux, et des croisements avec des Large White, une des races utilisées pour les truies parentales. La réalité du terrain est donc bien représentée pour les verrats mais il serait intéressant d'étudier les paramètres génétiques pour des porcs croisés avec d'autres lignées maternelles comme le Landrace français ou des lignées synthétiques pour représenter pleinement les types génétiques utilisés en France pour les truies.

5.3 Effets d'une sélection contre l'androsténone sur les verrats

Nous avons montré qu'une sélection génétique pour diminuer l'accumulation de l'androsténone dans le tissu adipeux dorsal aurait des effets favorables sur les performances des porcs charcutiers mais qu'elle pourrait également diminuer la concentration plasmatique en testostérone. L'œstradiol est, chez le porc, une hormone sexuelle impliquée dans le développement des testicules (At-Taras et al., 2006 ; Berger et Nitta-Oda, 2018 ; Ramesh et al., 2007), les caractéristiques de la semence (Terman et al., 2006) et la libido des verrats (Joshi et Raeside, 1973). Une diminution des concentrations plasmatiques en œstradiol pourrait avoir des effets défavorables sur les performances des verrats. Ainsi dans la seconde partie de la thèse deux questions ont été posées, la première était « Quelles sont les relations entre l'odeur de verrat, la mise en place de la puberté, la libido et les caractéristiques de la semence des verrats matures ? » et la seconde était « Quels sont les effets de l'œstradiol, proxy de l'androsténone, sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière des verrats ? ». Pour répondre à ces questions deux études ont été mises en place, la première en station expérimentale avec un nombre relativement réduit de verrats qui ont subi un phénotypage fin et la seconde sur le terrain avec un plus grand nombre d'animaux qui ont été suivis en centres d'insémination artificielle commerciaux. Ces deux protocoles sont complémentaires, le premier apporte la précision du phénotypage fin en conditions expérimentales contrôlées, le second apporte une vision de la réalité du terrain et un plus grand nombre d'animaux mais uniquement des verrats sélectionnés comme reproducteurs et est dépendant de la qualité des phénotypages réalisés en élevage. Cependant il s'agit d'études phénotypiques des relations entre l'androsténone et l'œstradiol et les caractéristiques de la semence ce qui, pour évaluer les effets d'une sélection génétiques, n'est pas idéal. Les verrats étant des animaux relativement onéreux à acquérir et à entretenir, une étude génétique à plus large échelle comme celle réalisée sur les porcs charcutiers n'était pas envisageable, l'étude des relations phénotypiques permet d'avoir un premier aperçu de la situation.

5.3.1 Effets potentiels de la sélection sur le débourrage et la durée de carrière

A leur arrivée en quarantaine les jeunes verrats sont débourrés pour la collecte. Certains verrats ayant une libido faible ou n'étant pas encore pubères peuvent nécessiter plusieurs séances avant un débourrage effectif. Ces verrats demandent plus de temps et sont donc désavantageux pour les CIA. Au début du projet nous avons posé comme hypothèse qu'une sélection contre l'androsténone, un

stéroïde dont la synthèse est corrélée à celle des stéroïdes sexuels et à la mise en place de la puberté, pourrait engendrer un retard de la puberté des verrats. Pour tester cette hypothèse la variable « réussite au premier débourrage » et la variable « nombre de séances avant la réussite du débourrage » ont été étudiées.

Une fois débourrés les verrats sont collectés de manière plus ou moins régulière selon leur génétique et la demande, cependant, certains verrats, pour des raisons de santé ou de libido, peuvent refuser une collecte. Dans le protocole réalisé en station expérimentale, les verrats étaient collectés une fois par semaine et les refus de saut étaient enregistrés. La fréquence des refus de saut est un indicateur du maintien de la libido sur les verrats en production. Cette variable a donc été prise en compte dans les analyses en composantes principales.

Sur le terrain, la qualité d'un verrat peut être mesurée de manière indirecte par sa durée de carrière, en effet les motifs de réforme sont nombreux et permettent de trier les verrats pour ne garder sur le long terme que les verrats les plus intéressants et les plus performants. Parmi les motifs de réforme se trouvent les défauts de qualité ou de quantité de semence qui mènent à une diminution du nombre de doses produites et de leur fertilité. Les défauts de libido rendent la collecte difficile à impossible. Les problèmes de santé sont très surveillés car ils peuvent diminuer la production ou la qualité de la semence, peuvent augmenter les refus de sauts (problèmes d'aplombs) et peuvent poser des problèmes de contamination de la semence ou des autres verrats dans le cas de maladies contagieuses. La génétique de l'individu est également prise en compte pour ne garder que les verrats les plus intéressants, que ce soit en termes de caractères d'intérêts ou de diversité génétique. Estimer les effets de l'androsténone et de l'œstradiol sur la durée de carrière des verrats en CIA commercial donne un aperçu des effets d'une sélection sur la qualité globale des verrats. La durée de carrière dépend en grande partie du type génétique. En effet les verrats de race Piétrain sont beaucoup utilisés pour produire des porcs charcutiers et ont une durée de carrière longue, généralement comprise entre un et deux ans, alors que les verrats de lignée femelles comme les Large White femelle et les Landrace Français sont principalement utilisés pour produire des truies en sélection ou en multiplication. La demande en truies étant moins importante qu'en porc charcutier ces verrats ont une durée de carrière généralement plus courte. Le type génétique est donc important à prendre en compte dans l'analyse de la durée de carrière.

Les analyses en composantes principales réalisées sur les données de phénotypages fins des verrats en station expérimentale ne montrent pas de relations entre l'androsténone ou l'œstradiol et le nombre de séances avant la réussite du débourrage ou la fréquence de refus après débourrage. Dans la même étude les modèles linéaires ne montrent pas d'effet de l'androsténone ou de l'œstradiol sur la durée de carrière mais un des deux modèles montre un effet de l'androsténone sur la réussite au débourrage. Cet effet est attendu, en effet l'androsténone et l'œstradiol étant des stéroïdes corrélés

génétiquement à la testostérone, une diminution de l'accumulation en androsténone peut être associée à une diminution de l'activité testiculaire ce qui peut apparaitre comme un retard de la puberté des verrats. Cependant ce résultat est trouvé dans un seul des deux modèles et il n'y a pas de relation visible entre l'androsténone et le débourrage dans les analyses en composantes principales.

Le protocole réalisé en stations commerciales ne montre pas d'effet de l'œstradiol (qui sert de proxy de l'androsténone) sur la réussite au débourrage ou la durée de carrière. Dans cette seconde étude les animaux sont débourrés à un âge plus avancé (204 jours en moyenne contre 165 jours pour les verrats en station expérimentale), les verrats sont donc plus matures et on ne voit pas d'impact d'un éventuel retard de la puberté. Ces résultats sont rassurants, le retard de la puberté suggéré chez les jeunes verrats en station expérimentale n'est pas visible dans la réalité du terrain où les verrats sont débourrés plus tardivement.

Ce travail de thèse ne montre donc pas d'effet d'une sélection pour diminuer l'œstradiol et l'androsténone sur la durée de carrière et la libido des verrats matures. Un effet de l'androsténone est suggéré dans l'étude en station expérimentale sur la réussite au débourrage mais cet effet n'est visible que dans un seul des deux modèles et n'est pas retrouvé avec l'œstradiol, qui sert de proxy de l'androsténone dans les analyses et dans le cadre d'une potentielle sélection. L'hypothèse d'un éventuel retard de la puberté chez les verrats lors d'une sélection pour diminuer l'odeur de verrat tend donc à être infirmée mais demande d'avantage d'investigation.

5.3.2 Effets potentiels de la sélection sur un indicateur du stress chronique et la relation à l'homme.

Les deux études complémentaires réalisées sur les verrats ont, entre autres, évalué les relations entre un indicateur du stress chronique, un test de relation homme animal, le risque d'odeur de verrat, la libido et les caractéristiques de la semence des verrats.

Le test de relation homme animal permet d'évaluer la confiance qu'ont les verrats envers les animaliers sans entrainement ou manipulation spécifique préalable. Le score de larmes serait un indicateur du stress chronique cependant il existe peu d'études à son sujet (Deboer et al., 2015 ; Larsen et al., 2019 ; Telkänranta et al., 2015), son rôle d'indicateur est donc à considérer avec précaution.

A notre connaissance, il n'existe pas d'autre étude réalisée sur les relations entre le test RHA, le score de larme et le risque d'odeur de verrat ou la libido et les caractéristiques de la semence des verrats.

Le protocole réalisé en station expérimentale ne montre pas de relation entre le test RHA et l'androsténone, la réussite au débourrage et les caractéristiques de la semence. Pour le score de

larmes les résultats sont plus mitigés, les analyses en composantes principales suggèrent une relation faible entre les larmes et l'androsténone à 280 jours mais l'androsténone à cet âge montre peu de variabilité dans cette analyse ce qui implique d'interpréter ce résultat avec précaution. Les modèles linéaires ne montrent pas d'effets des larmes sur les caractéristiques de la semence et la réussite au débourrage, l'élevage en conditions expérimentales contrôlées peut diminuer la variabilité du stress chronique et de la confiance envers les humains ce qui peut expliquer l'absence d'effet de ces variables sur les performances des verrats.

Le protocole réalisé sur le terrain montre des effets du score de larmes sur le nombre de spermatozoïde et la réussite au débourrage dans un des deux modèles. Un effet du test RHA est également montré dans un des deux modèles sur la concentration de la semence. Ces effets étant significatifs dans un seul des modèles, ils sont à interpréter avec précautions, on peut supposer qu'ils sont faibles mais on ne peut pas affirmer leur existence avec certitude.

Les résultats de ces deux protocoles complémentaires suggèrent que la confiance des verrats envers les humains n'a pas d'effet sur l'androsténone, les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière des verrats. Les scores de larmes pourraient avoir un effet faible sur la réussite au débourrage et le nombre de spermatozoïdes et une relation faible avec l'androsténone chez les verrats matures. Les résultats du score de larmes sont doublement discutables car le rôle d'indicateur du stress chronique est encore peu étudié chez le porc et les effets sont faibles voire inexistants selon les analyses. Il est donc, en l'état actuel des choses, impossible de conclure sur l'existence ou non d'un effet du stress chronique sur l'androsténone ou les performances de reproduction des verrats.

5.3.3 Effets potentiels de la sélection sur les caractéristiques de la semence

La semence est caractérisée par sa quantité (volume, concentration en spermatozoïdes et nombre total de spermatozoïdes) et par sa qualité (mobilité ou viabilité et pourcentage d'anormaux). Ces caractéristiques sont faciles à mesurer sur un échantillon de semence et sont des indicateurs de la fertilité des verrats (de Araujo Lima et al., 2015). Elles ont également un impact financier non négligeable pour les CIA (González-Peña et al., 2015). Les caractéristiques de la semence sont donc des critères primordiaux dans l'estimation de la qualité d'un verrat. L'androsténone et l'œstradiol étant des stéroïdes produits dans les cellules de Leydig, une sélection pour diminuer l'androsténone dans le tissu adipeux ou l'œstradiol plasmatique pourrait avoir des effets sur les caractéristiques de la semence. Un des buts principaux de ce travail de thèse était d'évaluer les potentiels effets d'une sélection contre l'odeur de verrat sur les capacités de reproduction des verrats.

Pour répondre à cette question, des analyses en composantes principales ont été réalisées sur les caractéristiques de la semence des verrats en station expérimentale. Ces analyses n'ont pas montré de relation entre l'androsténone ou l'œstradiol et les caractéristiques de la semence, mis à part avec la concentration en spermatozoïdes. La concentration montrant une variabilité faible dans l'ACP ce résultat est peu interprétable et ne peut pas mener à une certitude quant à l'existence d'une relation entre l'androsténone et la concentration en spermatozoïdes.

En complément des analyses en composantes principales, des modèles linéaires mixtes ont été réalisés sur les caractéristiques de la semence des verrats en station expérimentale et des verrats en CIA commerciaux. De nombreux éléments ont un effet sur les caractéristiques de la semence comme la température, la fréquence de collecte, le type génétique et l'âge des verrats, ces éléments sont détaillés dans la partie « contexte scientifique » du manuscrit. Les effets du mois et de l'année de collecte, de l'âge et du type génétique des verrats et de l'intervalle avec la précédente collecte ont été pris en compte dans les modèles et on retrouve des effets proches de ceux connus dans la bibliographie (Smital, 2009 ; Flowers, 2015). L'originalité des études était d'inclure l'androsténone et l'œstradiol, proxy de l'androsténone, dans les modèles pour étudier leurs effets directs sur les caractéristiques corrigées par les effets déjà connus. Ainsi les modèles réalisés sur les données du protocole en station expérimentale n'ont pas montré d'effet de l'androsténone ou de l'œstradiol sur les caractéristiques de la semence. Les modèles réalisés sur les données de terrain n'ont pas montré d'effet de l'œstradiol sur le nombre de spermatozoïdes, la viabilité et le volume mais ont montré un effet favorable faible sur la concentration. Pour approfondir l'étude des relations entre l'œstradiol plasmatique et la concentration en spermatozoïdes, nous avons réalisé un test de Kruskal-Wallis. Pour cela nous avons constitué trois groupes de porcs : Les 25% ayant l'œstradiol plasmatique le plus haut, les 50% ayant des concentrations en œstradiol plasmatique médians et les 25% ayant l'œstradiol plasmatique le plus bas. La comparaison des moyennes corrigées de la concentration en spermatozoïdes de ces trois groupes n'a pas montré de différence significative. Le test de Kruskal-Wallis n'a pas confirmé la relation entre l'œstradiol et la concentration plasmatique vue dans les modèles linéaires mixtes.

Les relations entre l'androsténone ou l'œstradiol et les caractéristiques de la semence des verrats sont très peu étudiées et parfois contradictoires. Une étude de 2006 suggère qu'une diminution des œstrogènes endogènes retarde la puberté et tend à augmenter le nombre de cellules de Sertoli et de cellules de Leydig dans les testicules des verrats matures (Eeman E. At-Taras et al., 2006). Une étude plus ancienne va dans un sens similaire en montrant que les verrats ayant une concentration haute en androsténone ont moins de cellules de Leydig (Bonneau et al., 1987). Des estimations de paramètres génétiques réalisés en 2013 et en 2020 montrent des relations faibles et favorables entre l'androsténone et les caractéristiques de la semence (Brinke et al., 2020 ; Strathe et al., 2013). A l'inverse une étude montre que des verrats ayant une production de semence importante ont plus de fils à risque pour l'odeur de verrats (Mercat et al., 2015). La combinaison des différentes analyses

réalisées sur les données des deux protocoles semble dire qu'il y a des relations faibles à nulles entre l'androsténone ou son proxy, l'œstradiol, et le nombre de spermatozoïdes, la viabilité et le volume et qu'il pourrait y avoir un effet favorable d'une sélection contre l'œstradiol sur la concentration en spermatozoïdes. Ces résultats vont dans le sens de la majorité des études trouvées sur le sujet.

Les différentes analyses ont été réalisées sur des populations mixtes composés de plusieurs types génétiques, le type génétique a ainsi été pris en compte dans les modèles linéaires mais des analyses intra type génétique pourraient donner des résultats légèrement différents étant donné la variabilité des concentrations en androsténone et en œstradiol d'un type génétique à un autre. De plus des études à plus grande échelle des relations génétiques entre le risque d'odeur de verrat et les performances des verrats permettrait de valider l'aperçu donné par ces études phénotypiques.

Ce travail de thèse s'est intéressé aux effets d'une sélection contre l'androsténone (directement ou via son proxy, l'œstradiol plasmatique) sur les performances des porcs charcutiers, la fréquence des comportements agonistes et les capacités de reproduction des verrats. L'œstradiol ayant également un rôle dans la mise en place et le maintien des capacités de reproduction des femelles une étude complémentaire doit être réalisée pour évaluer les impacts d'une sélection contre l'androsténone chez les truies reproductrices.

VI Conclusion générale



Ces dernières années le bien-être animal est devenue une des préoccupations majeures en élevage. Ainsi des pratiques douloureuses telles que la castration à vif des porcelets sont remises en cause et les réglementations européennes ou à l'échelle nationale tendent à les interdire. Plusieurs alternatives à la castration à vif sont possibles pour éviter l'élevage de mâles entiers tout en améliorant le bienêtre des porcelets : la castration sous anesthésie et antalgie, l'immunocastration ou, de manière plus confidentielle, l'édition de génome et le tri de semence, ces alternatives sont parfois couteuses, demandent une intervention sur chaque porc ou peuvent être finalement mal acceptées par la société. Ce sont donc pour certaines des alternatives peu viables, à mettre en œuvre de manière transitoire ou à réserver à un nombre restreint de systèmes d'élevage.

L'élevage de mâles entiers permet d'éviter un surcoût et une augmentation du temps de travail pour chaque porc, de réduire les impacts financier et environnemental de l'alimentation et d'augmenter la part de viande maigre dans la carcasse. Cependant l'élevage de mâles entiers implique une augmentation du risque d'odeur de verrat, une augmentation de la fréquence des comportements agonistes ou de monte et demande des adaptations pour la filière (alimentation adaptée, séparation des sexes en engraissement, adaptation des grilles tarifaires, contrôle des carcasses en abattoir…). Pour diminuer les risques d'odeur de verrat une sélection contre l'androsténone est possible car c'est un caractère très héritable. Cependant les conséquences d'une telle sélection sur les caractères d'intérêt ont été peu étudiés.

Ainsi ce travail de thèse s'est intéressé aux effets d'une diminution de l'androsténone sur les caractères d'intérêt chez le porc charcutier et le verrat à travers quatre questions :

1 - Quelles sont les relations génétiques entre l'androsténone, l'œstradiol, les performances des porcs charcutiers et les comportements agonistes ?

2 - L'œstradiol plasmatique peut-il servir de proxy de l'androsténone dans le gras dorsal ?

3 - Quelles sont les relations entre l'odeur de verrat, la mise en place de la puberté, la libido et les caractéristiques de la semence des verrats matures ?

4 - Quels sont les effets de l'œstradiol, proxy de l'androsténone, sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière des verrats ?

Les trois études réalisées au cours de cette thèse ont permis de répondre à ces questions et de confirmer qu'une sélection contre l'androsténone est possible, qu'elle peut être réalisée en utilisant un proxy, l'œstradiol plasmatique, plus facile à prélever (prise de sang contre biopsie ou collecte de tissu adipeux à l'abattoir pour l'androsténone) et à analyser.

Une sélection contre l'œstradiol plasmatique à environ 180 jours (âge classique d'abattage des porcs charcutiers) permettrait de diminuer fortement la concentration en androsténone du tissu adipeux dorsal (et donc les risques d'odeur de verrat) sans impacter négativement les caractères de croissance, de qualité de viande et de qualité de carcasse. Une sélection contre l'androsténone ou contre l'œstradiol tendrait à diminuer la fréquence des lésions, conséquences directes des comportements agonistes ou de monte, indicateur d'une atteinte au bien-être animal et motif d'un déclassement des carcasses en abattoir.

La corrélation forte entre l'androsténone dans le tissu adipeux et l'œstradiol plasmatique était un motif d'inquiétude sur les effets potentiels d'une diminution de l'androsténone sur les capacités de reproduction des verrats. En effet, chez le verrat, l'œstradiol est impliqué dans la mise en place et le maintien du tractus génital, de la libido et des capacités excrétrices. Les deux études sur les verrats réalisées dans le cadre de cette thèse ont montré qu'il n'y avait pas de relation ou d'effet défavorables entre l'androsténone, ou son proxy l'œstradiol, chez les jeunes animaux (âge classique d'abattage des porcs charcutiers) et la libido, les caractéristiques de la semence ou le développement du tractus génital chez les verrats matures. Un effet favorable sur la concentration en spermatozoïdes et une diminution de la réussite au débourrage des très jeunes animaux sont possibles mais restent à confirmer.

Les travaux menés dans cette thèse suggèrent qu'une sélection contre le risque d'odeur de verrat n'aurait pas d'effets défavorables sur les performances des porcs charcutiers et des verrats et pourrait diminuer la fréquence des comportements agonistes ou de monte en engraissement.

Références bibliographiques

Aaslyng, M.D., Støier, S., Lund, B.W., Nielsen, D.B., 2019. Slaughtering of entire male pigs seen from the slaughterhouse perspective. Int. Meat Ind. Conf. 333. https://doi.org/10.1088/1755-1315/333/1/012003

Aldal, I., Kristin, A., Haugen, J.-E., Gr, A., Fjetland, O., Leif, J., Eikaas, H., 2005. Levels of androstenone and skatole and the occurrence of boar taint in fat from young boars. Livest. Prod. Sci. 95, 121–129. https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.12.010

Aluwé, M., Aaslyng, M., Backus, G., Bonneau, M., Chevillon, P., Haugen, J.E., Meier-Dinkel, L., Mörlein, D., Oliver, M.A., Snoek, H.M., Tuyttens, F.A.M., Font-i-Furnols, M., 2018. Consumer acceptance of minced meat patties from boars in four European countries. Meat Sci. 137, 235–243. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.11.034

Andresen, Ø., 1975. 5alpha-Androstenone in peripheral plasma of pigs, diurnal variation in boars, effects of intravenous HCG administration and castration. Acta Endocrinol. (Copenh). 78, 385–391.

Anonyme, 2020. Arrêté du 24 février 2020 modifiant l'arrêté du 16 janvier 2003 établissant les normes minimales relatives à la protection des porcs, Journal officiel de la république Française.

Anonyme, 2010. European Declaration on alternatives to surgical castration of pigs.

Anonyme, 2008. Directive 2008/120/CE établissant les normes minimales relatives à la protection des porcs.

At-Taras, Eeman E., Berger, T., McCarthy, M.J., Conley, A.J., Nitta-Oda, B.J., Roser, J.F., 2006. Reducing oestrogen synthesis in developing boars increases testis size and total sperm production. J. Androl. 27, 552–559. https://doi.org/10.2164/jandrol.05195

At-Taras, E. E., Conley, A.J., Berger, T., Roser, J.F., 2006. Reducing oestrogen synthesis does not affect gonadotropin secretion in the developing boar. Biol. Reprod. 74, 58–66. https://doi.org/10.1095/biolreprod.105.043760

At-Taras, E.E., Kim, I.C., Berger, T., Conley, A., Roser, J.F., 2008. Reducing endogenous oestrogen during development alters hormone production by porcine Leydig cells and seminiferous tubules. Domest. Anim. Endocrinol. 34, 100–108. https://doi.org/10.1016/j.domaniend.2006.11.003

Auler, P.A., Moreira, G.H.F.A., Hogg, C.O., Ashworth, C.J., Bortolozzo, F.P., Chiarini-Garcia, H., Almeida, F.R.C.L., 2017. Testicular parameters and spermatogenesis in different birthweight boars. Reprod. Fertil. Dev. 29, 1720–1728. https://doi.org/10.1071/RD16164

Backus, G.B.C., van den Broek, E., van der Fels, B., Heres, L., Immink, V.M., Knol, E.F., Kornelis, M., Mathur, P.K., van der Peet-Schwering, C., van Riel, J.W., Snoek, H.M., de Smet, A., Tacken, G.M.L., Valeeva, N.I., van Wagenberg, C.P.A., 2016. Evaluation of producing and marketing entire male pigs. NJAS - Wageningen J. Life Sci. 76, 29–41. https://doi.org/10.1016/j.njas.2015.11.002

Baes, C., Mattei, S., Luther, H., Ampuero, S., Sidler, X., Bee, G., Spring, P., Hofer, A., 2012. A performance test for boar taint compounds in live boars. Animal 7, 714–720. https://doi.org/10.1017/S1751731112002273

Banaszewska, D., Kondracki, S., 2012. Effect of In Ovo Injection of Vitamin C During Incubation on Hatchability of Chickens and Ducks. Folia Biol. (Praha). 60, 213–7. https://doi.org/10.3409/fb60

Batorek, N., Čandek-Potokar, M., Bonneau, M., Van Milgen, J., 2012a. Meta-analysis of the effect of immunocastration on production performance, reproductive organs and boar taint compounds in pigs. Animal 6, 1330–1338. https://doi.org/10.1017/S1751731112000146

Batorek, N., Škrlep, M., Prunier, A., Louveau, I., Noblet, J., Bonneau, M., Čandek-Potokar, M., 2012b. Effect of feed restriction on hormones, performance, carcass traits, and meat quality in immunocastrated pigs. J. Anim. Sci. 90, 4593–4603. https://doi.org/10.2527/jas.2012-5330

Bekaert, K.M., Tuyttens, F.A.M., Duchateau, L., De Brabander, H.F., Aluwé, M., Millet, S., Vandendriessche, F., Vanhaecke, L., 2011. The sensitivity of Flemish citizens to androstenone: Influence of gender, age, location and smoking habits. Meat Sci. 88, 548–552. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2011.02.010

Belleannee, C., Belghazi, M., Labas, V., Teixeira-Gomes, A.P., Gatti, J.L., Dacheux, J.L., Dacheux, F., 2011. Purification and identification of sperm surface proteins and changes during epididymal maturation. Proteomics 11, 1952–1964. https://doi.org/10.1002/pmic.201000662

Berger, T., Conley, A.J., 2014. Reducing endogenous oestrogen during prepuberal life does not affect boar libido or sperm fertilizing potential. Theriogenology 82, 627–635. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2014.05.021

Berger, T., Nitta-Oda, B.J., 2018. Increased testicular estradiol during the neonatal interval reduces Sertoli cell numbers. Anim. Reprod. Sci. 189, 146–151. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2018.01.002

Birkler, R.I.D., Borggaard, C., Stoier, S., Lund, B.L.W., 2018. Fully automated and rapid at-line method for measuring boar taint related compounds in back fat. Adv. Anim. Biosci. https://doi.org/10.1017/S2040470018000183

Bishop, M.W.H., Campbell, R.C., Hancock, J.L., Walton, A., 1954. Semen characteristics and fertility in the bull. J. Agric. Sci. 44, 227–248. https://doi.org/10.1017/S0021859600046311

Bone, C., Anderson, C., Lou, Y., Squires, E.J., 2019. The characterization of androstenone transport in boar plasma. J. Steroid Biochem. Mol. Biol. 185, 218–224. https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2018.09.006

Bonneau, M., Čandek-Potokar, M., Škrlep, M., Font-I-Furnols, M., Aluwé, M., Fontanesi, L., 2018. Potential sensitivity of pork production situations aiming at high-quality products to the use of entire male pigs as an alternative to surgical castrates. Animal 12, 1287–1295. https://doi.org/10.1017/S1751731117003044

Bonneau, M., Carrie-Lemoine, J., Mesure-Morat, 1987. Genital tract development and histomorphometrical traits of the testis in the young boar: Relationships with fat 5α-androstenone levels. Anim. Reprod. Sci. 15, 259–263. https://doi.org/10.1016/0378-4320(87)90047-9

Bonneau, M., Chevillon, P., 2012. Acceptability of entire male pork with various levels of androstenone and skatole by consumers according to their sensitivity to androstenone. Meat Sci. 90, 330–337. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2011.07.019

Bonneau, M., Enright, W.J., 1995. Immunocastration in cattle and pigs. Livest. Prod. Sci. 42, 193–200. https://doi.org/10.1016/0301-6226(95)00020-L

Bonneau, M., Weiler, U., 2019. Pros and cons of alternatives to piglet castration: Welfare, boar taint, and other meat quality traits. Animals 9, 1–12. https://doi.org/10.3390/ani9110884

Booth, W.D., 1983. Development of some male characteristics supported by oestrone but not dehydroepiandrosterone in the boar. J. Reprod. Fertil. 68, 9–16. https://doi.org/10.1530/jrf.0.0680009

Boro, P., Naha, B.C., Madkar, A., 2016. Sexing of semen in bulls : A mini review. Int. J. Appl. Res. 2, 460–462.

Boulot, S., Ferchaud, S., 2013. La semence de verrat à la loupe. Tech Porc 12, 27–28.

Brinke, I., Große-Brinkhaus, C., Roth, K., Pröll-Cornelissen, M.J., Pröll-Cornelissen, M.J., Henne, H., Schellander, K., Tholen, E., 2020. Genomic background and genetic relationships between boar taint and fertility traits in German Landrace and Large White. BMC Genet. 21, 1–13. https://doi.org/10.1186/s12863-020-00865-z

Broekhuijse, M.L.J., Šoštarić, E., Feitsma, H., Gadella, B.M., 2012. The value of microscopic semen motility assessment at collection for a commercial artificial insemination center, a retrospective study on factors explaining variation in pig fertility. Theriogenology 77, 1466–1479. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2011.11.016

Cameron, R.D.A., 1985. Factors influencing semen characteristics in boars. Aust. Vet. J. 62, 293–297. https://doi.org/10.1111/j.1751-0813.1985.tb14908.x

Čandek-Potokar, M., Škrlep, M., Zamaratskaia, G., 2017. Immunocastration as Alternative to Surgical Castration in Pigs. Theriogenology, Rita Payan Carreira, IntechOpen. https://doi.org/http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.68650

Caunii, A., Cuciureanu, R., Zakar, A.M., Tonea, E., Giuchici, C., 2010. Chemical composition of common leafy vegetables. Stud. Univ. Vasile Goldis Arad, Ser. Stiint. Vietii 20, 45–48.

Chang, H., Lai, Y., Wu, M., Sasaki, O., 2017. Genetic correlations between male reproductive traits and growth traits in growth performance tested Duroc, Landrace and Yorkshire breed boars Animal material. Anim. Sci. 1258–1268. https://doi.org/10.1111/asj.12776

Chen, G., Bourneuf, E., Marklund, S., Zamaratskaia, G., Madej, A., Lundström, K., 2007. Gene expression of 3β-hydroxysteroid dehydrogenase and 17β-hydroxysteroid dehydrogenase in relation to androstenone, testosterone, and estrone sulphate in gonadally intact male and castrated pigs. J. Anim. Sci. 85, 2457–2463. https://doi.org/10.2527/jas.2007-0087

Chen, G., Cue, R.A., Lundstrom, K., Wood, J.D., Doran, O., 2008. Regulation of CYP2A6 protein expression by skatole, indole, and testicular steroids in primary cultured pig hepatocytes. Drug Metab. Dispos. 36, 56–60. https://doi.org/10.1124/dmd.107.017285

Chen, G., Ren, L., Yang, S.M., Qiu, J., Kamal-Eldin, A., Lundström, K., 2010. Determination of androstenone levels in porcine plasma by LC-MS/MS. Food Chem. 122, 1278–1282. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2010.03.083

Clapper, J.A., Clark, T.M., Rempel, L.A., 2000. Serum concentrations of IGF-I, estradiol-17β, testosterone, and relative amounts of IGF binding proteins (IGFBP) in growing boars, barrows, and gilts. J. Anim. Sci. 78, 2581–2588. https://doi.org/10.2527/2000.78102581x

Claus, R., Hoffmann, B., 1980. Ooestrogens, compared to other steroids of testicular origin, in bloodplasma of boars. Acta Endocrinol. (Copenh). 94, 404–411.

Claus, R., Lösel, D., Lacorn, M., Mentschel, J., Schenkel, H., 2003. Effects of butyrate on apoptosis in the pig colon and its consequences for skatole formation and tissue accumulation. J. Anim. Sci. 81, 239–248. https://doi.org/10.2527/2003.811239x

Claus, R., Weiler, U., Herzog, A., 1994. Physiological aspects of androstenone and skatole formation in the boar-A review with experimental data. Meat Sci. 38, 289–305. https://doi.org/10.1016/0309-1740(94)90118-X

Courboulay, V., Leroy, C., Poissonnet, A., Chevillon, P., Quiniou, N., Loiseau, D.D., Richard, R., Lhommeau, T., Rocher, P., 2014. Influence de la composition du groupe en engraissement (mixte ou unisexe) et du nombre de dé parts à l'abattoir sur le comportement et les performances des porcs et le risque d'odeurs des viandes de mâles entiers. Journées la Rech. Porc. 46, 255–260.

de Araujo Lima, D.M., Pinho, R.O., Siqueira, J.B., Shiomi, H.H., Costa, E.V., Vergara, J.C.M., Campos, C.F., Lopes, P.S., Facioni Guimaraes, S.E., Guimaraes, J.D., 2015. Correlation of Sperm Parameters

with Fertility in Two Commercial Pig Lines. Acta Sci. Vet. 43, 1–6.

De Briyne, N., Berg, C., Blaha, T., Temple, D., 2016. Pig castration: Will the EU manage to ban pig castration by 2018? Porc. Heal. Manag. 2, 1–11. https://doi.org/10.1186/s40813-016-0046-x

De Canio, M., Soggiu, A., Piras, C., Bonizzi, L., Galli, A., Urbani, A., Roncada, P., 2014. Differential protein profile in sexed bovine semen: Shotgun proteomics investigation. Mol. Biosyst. 10, 1264–1271. https://doi.org/10.1039/c3mb70306a

De Cecco, M., Spinaci, M., Zannoni, A., Bernardini, C., Seren, E., Forni, M., Bacci, M.L., 2010. Coupling sperm mediated gene transfer and sperm sorting techniques: A new perspective for swine transgenesis. Theriogenology 74, 856–862. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2010.04.010

De Roest, K., Montanari, C., Fowler, T., Baltussen, W., 2009. Resource efficiency and economic implications of alternatives to surgical castration without anaesthesia. Animal 3, 1522–1531. https://doi.org/10.1017/S1751731109990516

Deboer, S.P., Garner, J.P., Mccain, R.R., Lay Jr, D.C., Eicher, S.D., Marchant-forde, J.N., 2015. An initial investigation into the effects of isolation and enrichment on the welfare of laboratory pigs housed in the PigTurn ® system, assessed using tear staining, behaviour, physiology and haematology. Anim. Welf. 15–27. https://doi.org/10.7120/09627286.24.1.015

Deslandes, B., Gariépy, C., Houde, A., 2001. Review of microbiological and biochemical effects of skatole on animal production. Livest. Prod. Sci. 71, 193–200. https://doi.org/10.1016/S0301-6226(01)00189-0

Destrez, A., Ferchaud, S., Grand, C., Boulot, S., Courboulay, V., Meunier-salaün, M.C., 2010. Evaluation comportementale des capacités d'adaptation du verrat en CIA : relation avec la réponse au débourrage. Journées la Rech. Porc. 49, 49–50.

Diaz, G.J., Skordos, K.W., Yost, G.S., Squires, E.J., 1999. Identification of phase I metabolites of 3-methylindole produced by pig liver microsomes. Drug Metab. Dispos. 27, 1150–1156.

Diaz, G.J., Squires, E.J., 2000a. Role of aldehyde oxidase in the hepatic in vitro metabolism of 3-methylindole in pigs. J. Agric. Food Chem. 48, 833–837. https://doi.org/10.1021/jf990805u

Diaz, G.J., Squires, E.J., 2000b. Metabolism of 3-methylindole by porcine liver microsomes: Responsible cytochrome P450 enzymes. Toxicol. Sci. 55, 284–292. https://doi.org/10.1093/toxsci/55.2.284

Doran, E., Whittington, F.W., Wood, J.D., McGivan, J.D., 2002. Cytochrome P450IIE1 (CYP2E1) is induced by skatole and this induction is blocked by androstenone in isolated pig hepatocytes. Chem. Biol. Interact. 140, 81–92. https://doi.org/10.1016/S0009-2797(02)00015-7

Dugué, C., Ferchaud, S., Grivault, D., Mercat, M.J., Boulot, S., Prunier, A., Larzul, C., 2020a. Développement pubertaire des mâles entiers et risque d'odeur de verrat. Journées la Rech. Porc. 52, 31–36.

Dugué, C., Prunier, A., Ferchaud, S., Grivault, D., Mercat, M.-J., Boulot, S., Larzul, C., n.d. Male pig pubertal development and risk of boar taint. Artic. Prep.

Dugué, C., Prunier, A., Mercat, M.J., Monziols, M., Blanchet, B., Larzul, C., 2020b. Genetic determinism of boar taint and relationship with growth traits, meat quality and lesions. Animal 14, 1333–1341. https://doi.org/10.1017/S1751731120000105

EFSA, 2005. Opinion of the Scientific Panel on Animal Health and Welfare on a request from the Commission related to welfare of weaners and rearing pigs: effects of different space allowances and floor types. EFSA J. 1–19.

Einarsson, S., Brandt, Y., Lundeheim, N., Madej, A., 2008. Stress and its influence on reproduction in

pigs: A review. Acta Vet. Scand. 50, 1–8. https://doi.org/10.1186/1751-0147-50-48

Ekroth, G., 2014. Castration, cult and agriculture. Perspectives on Greek animal sacrifice. Opuscula. Annu. Swedish Institutes Athens Rome 7, 153–174. https://doi.org/10.30549/opathrom-07-08

Estienne, M.J., 2014. A review of the effects of prostaglandins on sexual behavior in boars. Appl. Anim. Behav. Sci. 154, 1–7. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2014.02.001

Flowers, W.L., 2015. Factors Affecting the Efficient Production of Boar Sperm. Reprod. Domest. Anim. 50, 25–30. https://doi.org/10.1111/rda.12529

Font-i-Furnols, M., 2012. Consumer studies on sensory acceptability of boar taint: A review. Meat Sci. 92, 319–329. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2012.05.009

Font-i-Furnols, M., Carabús, A., Muñoz, I., Čandek-Potokar, M., Gispert, M., 2016. Evolution of testes characteristics in entire and immunocastrated male pigs from 30 to 120kg live weight as assessed by computed tomography with perspective on boar taint. Meat Sci. 116, 8–15. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2016.01.008

Fredriksen, B., Font I Furnols, M., Lundström, K., Migdal, W., Prunier, A., Tuyttens, F.A.M., Bonneau, M., 2009. Practice on castration of piglets in Europe. Animal 3, 1480–1487. https://doi.org/10.1017/S1751731109004674

Fredriksen, B., Lium, B.M., Marka, C.H., Heier, B.T., Dahl, E., Choinski, J.U., Nafstad, O., 2006. Entire male pigs in a farrow-to-finish system. Effects on androstenone and skatole. Livest. Sci. 102, 146–154. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2006.01.001

Giersing, M., Ladewig, J., Forkman, B., 2006. Animal welfare aspects of preventing boar taint. Acta Vet. Scand. 48, 1–3. https://doi.org/10.1186/1751-0147-48-S1-S3

Giersing, M., Lundström, K., Andersson, A., 2000. Social effects and boar taint: Significance for production of slaughter boars (Sus scrofa). J. Anim. Sci. 78, 296–305. https://doi.org/10.2527/2000.782296x

González-Peña, D., Knox, R. V., MacNeil, M.D., Rodriguez-Zas, S.L., 2015. Genetic gain and economic weights in selection for boar fertility traits in a cross-breeding system. J. Anim. Sci. 879–891. https://doi.org/10.2527/jas2014-8035

Górski, K., Kondracki, S., Wysokińska, A., 2017. Effects of season on semen parameters and relationships between selected semen characteristics in Hypor boars. Turkish J. Vet. Anim. Sci. 41, 563–569. https://doi.org/10.3906/vet-1701-42

Gourdon, J., 1860. Traité de la castration des animaux domestiques.

Grindflek, Eli, Lien, S., Hamland, H., Hansen, M.H.S., Kent, M., van Son, M., Meuwissen, T.H.E., 2011. Large scale genome-wide association and LDLA mapping study identifies QTLs for boar taint and related sex steroids. BMC Genomics 12. https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-362

Grindflek, E., Meuwissen, T.H.E.E., Aasmundstad, T., Hamland, H., Hansen, M.H.S.S., Nome, T., Kent, M., Torjesen, P., Lien, S., 2011. Revealing genetic relationships between compounds affecting boar taint and reproduction in pigs. J. Anim. Sci. 89, 680–692. https://doi.org/10.2527/jas.2010-3290

Hansen, L.L., Larsen, A.E., Jensen, B.B., Hansen-Møller, J., Barton-Gade, P., 1994. Influence of stocking rate and faeces deposition in the pen at different temperatures on skatole concentration (boar taint) in subcutaneous fat. Anim. Prod. 59, 99–110. https://doi.org/10.1017/S0003356100007546

Hansen, L.L., Stolzenbach, S., Jensen, J.A., Henckel, P., Hansen-Møller, J., Syriopoulos, K., Byrne, D. V., 2008. Effect of feeding fermentable fibre-rich feedstuffs on meat quality with emphasis on

chemical and sensory boar taint in entire male and female pigs. Meat Sci. 80, 1165–1173. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2008.05.010

Hart, J., Crew, A., McGuire, N., Doran, O., 2016. Sensor and method for detecting androtenone or skatole in boar taint. EP 2966441 A1.

Haugen, J.E., Brunius, C., Zamaratskaia, G., 2012. Review of analytical methods to measure boar taint compounds in porcine adipose tissue: The need for harmonised methods. Meat Sci. 90, 9–19. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2011.07.005

Hein, T., 2020. Castration solution. NationalHogFarmer.

Hemeryck, L.Y., Wauters, J., Dewulf, L., Decloedt, A.I., Aluwé, M., De Smet, S., Fraeye, I., Vanhaecke, L., 2020. Valorisation of tainted boar meat in patties, frankfurter sausages and cooked ham by means of targeted dilution, cooking and smoking. Food Chem. 330, 126897. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2020.126897

Hemsworth, P.H., Barnett, J.L., Hansen, C., 1986. The influence of handling by humans on the behaviour, reproduction and corticosteroids of male and female pigs. Appl. Anim. Behav. Sci. 15, 303–314. https://doi.org/10.1016/0168-1591(86)90123-1

Heyrman, E., Millet, S., Tuyttens, F.A.M.M., Ampe, B., Janssens, S., Buys, N., Wauters, J., Vanhaecke, L., Aluwé, M., 2018. On farm intervention studies on reduction of boar taint prevalence: Feeding strategies, presence of gilts and time in lairage. Res. Vet. Sci. 118, 508–516. https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2018.05.008

Holinger, M., Früh, B., Hillmann, E., 2015. Group composition for fattening entire male pigs under enriched housing conditions-Influences on behaviour, injuries and boar taint compounds. Appl. Anim. Behav. Sci. 165, 47–56. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2015.01.016

Huang, Y., Johnson, R.K., 1996. Effect of Selection for Size of Testes in Boars on Semen and Testis Traits. J. Anim. Sci. 750–760.

Huang, Y.H., Lo, L.L., Liu, S.H., Yang, T.S., 2010. Age-related changes in semen quality characteristics and expectations of reproductive longevity in Duroc boars. Anim. Sci. J. 81, 432–437. https://doi.org/10.1111/j.1740-0929.2010.00753.x

Huynh, T.T.T., Aarnink, A.J.A., Gerrits, W.J.J., Heetkamp, M.J.H., Canh, T.T., Spoolder, H.A.M., Kemp, B., Verstegen, M.W.A., 2005. Thermal behaviour of growing pigs in response to high temperature and humidity. Appl. Anim. Behav. Sci. 91, 1–16. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2004.10.020

Ibănescu, I., Leiding, C., Bollwein, H., 2017. Cluster analysis reveals seasonal variation of sperm subpopulations in extended boar 3 semen 4. J. Reprod. Dev.

Ifip, 2013. La qualité des carcasses et des viandes. Mémento l'éleveur Porc 284–285.

Jacob, C.C., Dervilly-Pinel, G., Deceuninck, Y., Gicquiau, A., Chevillon, P., Bonneau, M., Le Bizec, B., 2016. Urinary signature of pig carcasses with boar taint by liquid chromatography-high-resolution mass spectrometry. Food Addit. Contam. - Part A Chem. Anal. Control. Expo. Risk Assess. 34, 218–227. https://doi.org/10.1080/19440049.2016.1265152

Jensen, M.T., Cox, R.P., Jensen, B.B., 1995. Microbial production of skatole in the hind gut of pigs given different diets and its relation to skatole deposition in backfat. Anim. Sci. 61, 293–304. https://doi.org/10.1017/S1357729800013837

Joshi, H.S., Raeside, J.I., 1973. Synergistic effects of testosterone and ooestrogens on accessory sex glands and sexual behaviour of the boar. J. Reprod. Fertil. 33, 411–423. https://doi.org/10.1530/jrf.0.0330411

Keller, A., Zhuang, H., Chi, Q., Vosshall, L.B., Matsunami, H., 2007. Genetic variation in a human odorant

receptor alters odour perception. Nature 449, 468–472. https://doi.org/10.1038/nature06162

Kemp, B., Den Hartog, L.A., 1989. The Influence of Energy and Protein Intake on the Reproductive Performance of the Breeding Boar : a Review. Anim. Reprod. Sci. 20, 103–115.

Kennedy, B.W., Wilkins, J.N., 1984. Boar, Breed and Environmental Factors Influencing Semen Characteristics of Boars Used in Artificial Insemination. Can. J. Anim. Sci. 64, 833–843. https://doi.org/10.4141/cjas84-097

Kmiec, M., Ziemak, J., Dybus, A., Matusiak, S., 2002. Analysis of relations between polymorphism in steroid 21-hydroxylase gene (CYP21) and quantitative and qualitative characters of boar semen Analýza závislostí mezi polymorfismem v genu steroidní 21-hydroxylázy (CYP21) a kvantitativními a kvalitativním. Czech J. Anim. Sci. 194–199.

Knaapila, A., Tuorila, H., Silventoinen, K., Wright, M.J., Kyvik, K.O., Cherkas, L.F., Keskitalo, K., Hansen, J., Martin, N.G., Spector, T.D., Kaprio, J., Perola, M., 2008. Genetic and environmental contributions to perceived intensity and pleasantness of androstenone odor: An international twin study. Chemosens. Percept. 1, 34–42. https://doi.org/10.1007/s12078-007-9005-x

Knecht, D., Jankowska-Maękosa, A., Duziński, K., 2017. The dependence of the growth rate & meat content of young boars on semen parameters & conception rate. Animal 11, 802–810. https://doi.org/10.1017/S1751731116001993

Knecht, D, Jankowska-Mąkosa, A., Duziński, K., 2017. The effect of age, interval collection and season on selected semen parameters and prediction of AI boars productivity. Livest. Sci. 201, 13–21. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2017.04.013

Knecht, D., Środoń, S., Duziński, K., 2014. Does a boar's season of birth determine semen parameters and reproductive performance? Reprod. Domest. Anim. 49, 183–190. https://doi.org/10.1111/rda.12258

Knecht, D., Środoń, S., Szulc, K., Duziński, K., 2013. The effect of photoperiod on selected parameters of boar semen. Livest. Sci. 157, 364–371. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2013.06.027

Knox, R. V., 2016. Artificial insemination in pigs today. Theriogenology 85, 83–93. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2015.07.009

Ko, C., 2020. Prevention of boar taint and aggression. US 2020/0171048 A1.

Kress, K., Millet, S., Labussière, É., Weiler, U., Stefanski, V., 2019. Sustainability of Pork production with immunocastration in Europe. Sustain. 11, 8–10. https://doi.org/10.3390/SU11123335

Kurtz, S., Lucas-Hahn, A., Schlegelberger, B., Göhring, G., Niemann, H., Mettenleiter, T.C., Petersen, B., 2020. The knockout of the HMG domain of the porcine SRY gene causes sex reversal in gene-edited pigs This PDF file includes : bioRxiv.

Kurtz, S., Petersen, B., 2019. Pre-determination of sex in pigs by application of CRISPR/Cas system for genome editing. Theriogenology 137, 67–74. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2019.05.039

Labows, J.N., Wysocki, C.J., 1984. Individual differences in odor perception. Perfum. Flavorist 9, 21–26.

Larsen, M.L. V, Gustafsson, A., Marchant-Forde, J.N., Valros, A., 2019. Tear staining in finisher pigs and its relation to age, growth, sex and potential pen level stressors. Animal 13, 1704–1711. https://doi.org/10.1017/S1751731118003646

Li, X., Jiang, B., Wang, X., Liu, X., Zhang, Q., Chen, Y., 2019. Estimation of genetic parameters and season effects for semen traits in three pig breeds of South China. J. Anim. Breed. Genet. 136, 183–189. https://doi.org/10.1111/jbg.12393

Lin, C.L., Ponsuksili, S., Tholen, E., Jennen, D.G.J., Schellander, K., Wimmers, K., 2006. Candidate gene

markers for sperm quality and fertility of boar. Anim. Reprod. Sci. 92, 349–363. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2005.05.023

Lin, R.S., Orcutt, M.W., Allrich, R.D., Judge, M.D., 1992. Effect of dietary crude protein content on skatole concentration in boar serum. Meat Sci. 31, 473–479. https://doi.org/10.1016/0309-1740(92)90029-4

Liu, X., Schmidt, H., Mörlein, D., 2016. Feasibility of boar taint classification using a portable Raman device. Meat Sci. 116, 133–139. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2016.02.015

Lubritz, D., Johnson, B., Robison, O.W., 1991. Genetic parameters for testosterone production in boars. J. Anim. Sci. 69, 3220–3224.

Lunde, K., Egelandsdal, B., Skuterud, E., Mainland, J.D., Lea, T., Hersleth, M., Matsunami, H., 2012. Genetic variation of an odorant receptor OR7D4 and sensory perception of cooked meat containing androstenone. PLoS One 7, 3–9. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035259

Lundström, K., Malmfors, B., Stern, S., Rydhmer, L., Eliasson-Selling, L., Mortensen, A.B., Mortensen, H.P., 1994. Skatole levels in pigs selected for high lean tissue growth rate on different dietary protein levels. Livest. Prod. Sci. 38, 125–132. https://doi.org/10.1016/0301-6226(94)90056-6

Lundström, K., Matthews, K.R., Haugen, J.E., 2009. Pig meat quality from entire males. Animal 3, 1497–1507. https://doi.org/10.1017/S1751731109990693

MacKowski, M., Switonski, M., MacKowska, J., Perz, W., 2004. Polymorphism of the GPX-5 gene and characteristics of boar semen. Arch. Anim. Breed. 47, 165–171. https://doi.org/10.5194/aab-47-165-2004

Marin, A.B., McDaniel, M.R., 1987. An Examination of Hedonic Response to Tuber gibbosum and Three Other Native Oregon Truffles. J. Food Sci. 52, 1305–1307. https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.1987.tb14069.x

Marques, D.B.D., Lopes, M.S., Broekhuijse, M.L.W.J., Guimarães, S.E.F., Kno, E.F., Bastiaansen, J.W.M., Silva, F.F., Lopes, P.S., 2017. Genetic parameters for semen quality and quantity traits in five pig lines. J. Anim. Sci. 95, 4251–4259. https://doi.org/10.2527/jas2017.1683

Martínez, B., Rubio, B., Viera, C., Linares, M.B., Egea, M., Panella-Riera, N., Garrido, M.D., 2016. Evaluation of different strategies to mask boar taint in cooked sausage. Meat Sci. 116, 26–33. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2016.01.006

McNitt, J.I., First, N.L., 1970. Effects of 72-hour heat stress on semen quality in boars. Int. J. Biometeorol. 14, 373–380. https://doi.org/10.1007/BF01462914

Mercat, M.J., Prunier, A., Muller, N., Hassenfratz, C., Larzul, C., 2015. Relation entre la production spermatique et le risque d'odeur de mâle entier des descendants de race pure ou croisés To cite this version : HAL Id : hal-01194080 Relation entre la production spermatique et le risque d'odeur de mâle entier des descenda. Journées la Rech. Porc. 47, 241–246.

Morales, J., Dereu, A., Manso, A., de Frutos, L., Piñeiro, C., Manzanilla, E.G., Wuyts, N., 2017. Surgical castration with pain relief affects the health and productive performance of pigs in the suckling period. Porc. Heal. Manag. 3, 1–6. https://doi.org/10.1186/s40813-017-0066-1

Mörlein, D., Trautmann, J., Gertheiss, J., Meier-Dinkel, L., Fischer, J., Eynck, H.-J., Heres, L., Looft, C., Ernst Tholen, E., 2016. Interaction of Skatole and Androstenone in the Olfactory Perception of Boar Taint. J. Agric. Food Chem. https://doi.org/10.1021/acs.jafc.6b00355

Niemi, J.K., Ollila, A., Voutila, L., Valros, A., Oliviero, C., Heinonen, M., Peltoniemi, O., 2015. Economic Aspects of Immunocastration in the Pigs. Anim. Prod. Anim. Welf. Prot. Anim. Heal. 339–340.

Øverland, M., Kjos, N.K., Fauske, A.K., Teige, J., Sørum, H., 2011. Easily fermentable carbohydrates

reduce skatole formation in the distal intestine of entire male pigs. Livest. Sci. 140, 206–217. https://doi.org/10.1016/j.livsci.2011.03.032

Papatsiros, V., Alexopoulos, C., Boscos, C., Kyriakis, S., 2011. Impact of a porcine reproductive and respiratory syndrome inactivated vaccine on the health and semen traits of boars. J. Hell. Vet. Med. Soc. 62. https://doi.org/https://doi.org/10.12681/jhvms.14853 http://epublishing.ekt.gr

Parois, S., 2016. Mise en évidence des effets du génotype, de l'agressivité et de l'hygiène sur la teneur en composés odorants du gras dorsal de la viande de porc mâle entier.

Parois, S., Bonneau, M., Chevillon, P., Larzul, C., Quiniou, N., Robic, A., Prunier, A., 2018. Odeurs indésirables de la viande de porcs mâles non castrés : problèmes et solutions potentielles. INRA Prod. Anim. 31, 23–36.

Parois, S., Larzul, C., Prunier, A., 2017. Associations between the dominance status and sexual development, skin lesions or feeding behaviour of intact male pigs. Appl. Anim. Behav. Sci. 187, 15–22. https://doi.org/10.1016/j.applanim.2016.12.001

Parois, S., Prunier, A., Mercat, M.J., Merlot, E., Larzul, C., 2015a. Genetic relationships between measures of sexual development, boar taint, health, and aggressiveness in pigs. J. Anim. Sci. 93, 3749–3758. https://doi.org/10.2527/jas2014-8290

Parois, S., Prunier, A., Mercat, M.J., Merlot, E., Larzul, C., 2015b. Genetic relationships between measures of sexual development, boar taint, health, and aggressiveness in pigs. J. Anim. Sci. 93, 3749–3758. https://doi.org/10.2527/jas2014-8290

Parois, S.P., Faoüen, A., Le Floc'H, N., Prunier, A., 2017. Influence of the inflammatory status of entire male pigs on their pubertal development and fat androstenone. Animal 11, 1071–1077. https://doi.org/10.1017/S1751731116002329

Pastoureau, M., 2011. Symbolique médiévale et moderne. École Prat. des hautes études. Sect. des Sci. Hist. Philol. Livret-Annuaire 164–171. https://doi.org/10.4000/ashp.1170

Patterson, R.L.S., 1968. ALPHA-ANDROST-16-ENE-3-ONE:-COMPOUND RESPONSIBLE FOR TAINT IN BOAR FAT. J. Sci. Food Agric. 19.

Pauly, C., Spring, P., Odoherty, J. V., Ampuero Kragten, S., Bee, G., 2009. Growth performance, carcass characteristics and meat quality of group-penned surgically castrated, immunocastrated (Improvac) and entire male pigs and individually penned entire male pigs. Animal 3, 1057–1066. https://doi.org/10.1017/S1751731109004418

Peñaranda, I., Garrido, M.D., Egea, M., Díaz, P., Álvarez, D., Oliver, M.A., Linares, M.B., 2017. Sensory perception of meat from entire male pigs processed by different heating methods. Meat Sci. 134, 98–102. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2017.07.021

Poulsen Nautrup, B., Van Vlaenderen, I., Aldaz, A., Mah, C.K., 2018. The effect of immunization against gonadotropin-releasing factor on growth performance, carcass characteristics and boar taint relevant to pig producers and the pork packing industry: A meta-analysis. Res. Vet. Sci. 119, 182–195. https://doi.org/10.1016/j.rvsc.2018.06.002

Prieto, C., Suárez, P., Bautista, J.M., Sánchez, R., Rillo, S.M., Simarro, I., Solana, A., Castro, J.M., 1996. Semen changes in boars after experimental infection with porcine reproductive and respiratory syndrome (PRRS) virus. Theriogenology 45, 383–395. https://doi.org/10.1016/0093-691X(95)00375-I

Prunier, A., Bonneau, M., Gunn, M., Fredriksen, B., 2006. A review of the welfare consequences of surgical castration in piglets and the evaluation of non-surgical methods Article. Anim. Welf. 277–289.

Prunier, A., Brillouët, A., Merlot, E., Meunier-Salaün, M.C., Tallet, C., 2013. Influence of housing and

season on pubertal development, boar taint compounds and skin lesions of male pigs. Animal 7, 2035–2043. https://doi.org/10.1017/S1751731113001596

Prunier, A., Parois, S., Faouën, A., Larzul, C., 2016. Prédiction de la teneur en androsténone du gras dorsal des carcasses de verrats à partir d'indicateurs du développement sexuel. Journées la Rech. Porc. 43, 291–292.

Prusa, K., Nederveld, H., Runnels, P.L., Li, R., King, V.L., Crane, J.P., 2011. Prevalence and relationships of sensory taint, 5α-androstenone and skatole in fat and lean tissue from the loin (Longissimus dorsi) of barrows, gilts, sows, and boars from selected abattoirs in the United States. Meat Sci. 88, 96–101. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2010.12.008

Ramesh, R., Pearl, C.A., At-Taras, E., Roser, J.F., Berger, T., 2007. Ontogeny of androgen and oestrogen receptor expression in porcine testis: Effect of reducing testicular oestrogen synthesis. Anim. Reprod. Sci. 102, 286–299. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2006.10.025

Rath, D., Tiedemann, D., Gamrad, L., Johnson, L.A., Klein, S., Kues, W., Mancini, R., Rehbock, C., Taylor, U., Barcikowski, S., 2015. Sex-Sorted Boar Sperm - An Update on Related Production Methods. Reprod. Domest. Anim. 50, 56–60. https://doi.org/10.1111/rda.12572

Ren, D., Xing, Y., Lin, M., Wu, Y., Li, K., Li, W., Yang, S., Guo, T., Ren, J., Ma, J., Lan, L., Huang, L., 2009. Evaluations of boar gonad development, spermatogenesis with regard to semen characteristics, libido and serum testosterone levels based on large White Duroc × chinese erhualian crossbred boars. Reprod. Domest. Anim. 44, 913–919. https://doi.org/10.1111/j.1439-0531.2008.01117.x

Rivera, M.M., Quintero-Moreno, A., Barrera, X., Palomo, M.J., Rigau, T., Rodríguez-Gil, J.E., 2005. Natural Mediterranean photoperiod does not affect the main parameters of boar-semen quality analysis. Theriogenology 64, 934–946. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2005.01.001

Robic, Annie, Faraut, T., Prunier, A., 2014. Pathways and genes involved in steroid hormone metabolism in male pigs : A review and update. J. Steroid Biochem. Mol. Biol. 140, 44–55. https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2013.11.001

Robic, A, Faraut, T., Prunier, A., 2014. Pathways and genes involved in steroid hormone metabolism in male pigs : A review and update. J. Steroid Biochem. Mol. Biol. 140, 44–55. https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2013.11.001

Robic, A., Feve, K., Louveau, I., Riquet, J., Prunier, A., 2016. Exploration of steroidogenesis-related genes in testes, ovaries, adrenals, liver and adipose tissue in pigs. Anim. Sci. J. 87, 1041–1047. https://doi.org/10.1111/asj.12532

Rodriguez, A.L., Soom, A. Van, Arsenakis, I., Maes, D., 2017. Boar management and semen handling factors affect the quality of boar extended semen. Porc. Heal. Manag. 3, 1–12. https://doi.org/10.1186/s40813-017-0062-5

Rydhmer, L., Hansson, M., Lundström, K., Brunius, C., Andersson, K., 2013. Welfare of entire male pigs is improved by socialising piglets and keeping intact groups until slaughter. Animal 7, 1532–1541. https://doi.org/10.1017/S1751731113000608

Rydhmer, L., Zamaratskaia, G., Andersson, H.K., Algers, B., Guillemet, R., Lundström, K., 2006. Aggressive and sexual behaviour of growing and finishing pigs reared in groups, without castration. Acta Agric. Scand. A Anim. Sci. 56, 109–119. https://doi.org/10.1080/09064700601079527

Sato, M., Miyoshi, K., Kawaguchi, H., Inada, E., Saitoh, I., Tanimoto, A., 2019. Recent Advance in Genome Editing-Based Gene Modification in Pigs. Reprod. Biol. Technol. Anim. https://doi.org/10.5772/intechopen.88022

Savić, R., Petrović, M., 2015. Variability in ejaculation rate and libido of boars during reproductive

exploitation. South African J. Anim. Sci. 45, 355–361. https://doi.org/10.4314/sajas.v45i4.1

Sinclair, P.A., Squires, E.J., Raeside, J.I., 2001. Early postnatal plasma concentrations of testicular steroid hormones, pubertal development, and carcass leanness as potential indicators of boar taint in market weight intact male pigs. J. Anim. Sci. 79, 1868–1876. https://doi.org/10.2527/2001.7971868x

Singh, G., Kumar, A., Dutt, R., Arjun, V., Jain, V.K., 2020. Chemical Castration in Animals: An Update. Int. J. Curr. Microbiol. Appl. Sci. 9, 2787–2807. https://doi.org/10.20546/ijcmas.2020.904.329

Smital, J., 2009. Effects influencing boar semen. Anim. Reprod. Sci. 110, 335–346. https://doi.org/10.1016/j.anireprosci.2008.01.024

Šoji, B., Tomovi, V., Ikoni, P., Pavli, B., Džini, N., Zekovi, Z., Tasi, T., Luka, N.B., Tomaševi, I., Ivi, M., Škaljac, S., Jokanovi, M., 2018. Effect of essential oil addition on masking boar taint in fresh pork sausage. Adv. Anim. Biosci.

Sonstegard, T.S., Carlson, D., Lancto, C., Fahrenkrug, S.C., 2016. Precision Animal Breeding as a Sustainable, non-GMO Solution for Improving Animal Production and Welfare. ASAP Anim. Prod. 4–6.

Sonstegard, T.S., Fahrenkrug, S.C., Carlson, D., 2017. Precision animal breeding to make genetically castrated animals for improved animal welfare and alternative breeding applications. J. Anim. Sci. 95, 149–149. https://doi.org/10.2527/asasmw.2017.306

Sørensen, K.M., Westley, C., Goodacre, R., Engelsen, S.B., 2015. Simultaneous quantification of the boar-taint compounds skatole and androstenone by surface-enhanced Raman scattering (SERS) and multivariate data analysis. Anal. Bioanal. Chem. 407, 7787–7795. https://doi.org/10.1007/s00216-015-8945-2

Šprysl, M., Kluzáková, E., Čítek, J., Stupka, R., Zadinová, K., 2019. Economic aspect of growing pigs with respect to sex and immunocastration. Agris On-line Pap. Econ. Informatics 11, 95–102. https://doi.org/10.7160/AOL.2019.110209

Stolzenbach, S., Lindahl, G., Lundström, K., Chen, G., Byrne, D. V., 2009. Perceptual masking of boar taint in Swedish fermented sausages. Meat Sci. 81, 580–588. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2008.10.013

Strathe, A.B., Velander, I.H., Mark, T., Ostersen, T., Hansen, C., Kadarmideen, H.N., 2013. Genetic parameters for male fertility and its relationship to skatole and androstenone in Danish Landrace boars. J. Anim. Sci. 91, 4659–4668. https://doi.org/10.2527/jas.2013-6454

Tajet, H., Andresen, Ø., Meuwissen, T.H.E., 2006. Estimation of genetic parameters of boar taint; skatole and androstenone and their correlations with sexual maturation. Acta Vet. Scand. 48, 2–5. https://doi.org/10.1186/1751-0147-48-S1-S9

Tambyrajah, W.S., Doran, E., Wood, J.D., McGivan, J.D., 2004. The pig CYP2E1 promoter is activated by COUP-TF1 and HNF-1 and is inhibited by androstenone. Arch. Biochem. Biophys. 431, 252–260. https://doi.org/10.1016/j.abb.2004.08.016

Telkänranta, H., Marchant-Forde, J.N., Valros, A., 2015. Tear staining in pigs: A potential tool for welfare assessment on commercial farms. Animal 10, 318–325. https://doi.org/10.1017/S175173111500172X

Terman, A., Kmiec, M., Polasik, D., 2006. Oestrogen receptor gene (ESR) and semen characteristics of boars. Arch. fur Tierzucht 49, 71–76.

Thomsen, R., Edwards, S.A., Jensen, B.B., Rousing, T., Sorensen, J.T., 2015. Weight and season affects androstenone and skatole occurrence in entire male pigs in organic pig production. Animal 9, 1577–1586. https://doi.org/10.1017/S1751731115000786

Topigs-Norsvin, 2018. Boar taint reduced by more than 50% [WWW Document]. URL https://topigsnorsvin.com/news-tn1/animal-welfare/boar-taint-reduced-by-more-than-50/ (accessed 9.11.20).

Topigs Norsvin, 2020. Des charcutiers d'exception issus des croisements TN Traxx et TN Tempo Les. SPÉCIAL CHIFFRES HS. N°11.

Tusell, L., Gilbert, H., Riquet, J., Mercat, M.J., Legarra, A., Larzul, C., 2016. L'évaluation génomique dans un schéma de croisement terminal. Journées la Rech. Porc. 48, 289–290.

Union Européenne, 1997. Traité d'amsterdam.

Uniporc, 2015. Grilles de paiement [WWW Document]. URL http://www.uniporc-ouest.com/documentation-technique/classement-des-animaux.html (accessed 9.11.20).

Van Wagenberg, C.P.A., Snoek, H.M., Van Der Fels, J.B., Van Der Peet-Schwering, C.M.C., Vermeer, H.M., Heres, L., 2013. Farm and management characteristics associated with boar taint. Animal 7, 1841–1848. https://doi.org/10.1017/S1751731113001328

Vhile, S.G., Kjos, N.P., Sørum, H., Øverland, M., 2012. Feeding Jerusalem artichoke reduced skatole level and changed intestinal microbiota in the gut of entire male pigs. Animal 6, 807–814. https://doi.org/10.1017/S1751731111002138

Von Borell, E., Baumgartner, J., Giersing, M., Ja, N., Prunier, A., Tuyttens, F.A.M., Edwards, S.A., 2009. Animal welfare implications of surgical castration and its alternatives in pigs. Animal 1488–1496. https://doi.org/10.1017/S1751731109004728

von Ferneij, J.P., Chevillon, P., 2015. Abattage de porcs mâles entiers : situations contrastées dans l'UE L'abattage. Tech Porc 22.

Walker, S., Robison, O.W., Whisnant, C.S., Cassady, J.P., 2004. Effect of divergent selection for testosterone production on testicular morphology and daily sperm production in boars. J. Anim. Sci. 2259–2263.

Walstra, P., Claudi-Magnussen, C., Chevillon, P., Von Seth, G., Diestre, A., Matthews, K.R., Homer, D.B., Bonneau, M., 1999. An international study on the importance of androstenone and skatole for boar taint: Levels of androstenone and skatole by country and season. Livest. Prod. Sci. 62, 15–28. https://doi.org/10.1016/S0301-6226(99)00054-8

Wang, C., Guo, L.L., Wei, H.K., Zhou, Y.F., Tan, J.J., Sun, H.Q., Jiang, S.W., Peng, J., 2019. Logistic regression analysis of the related factors in discarded semen of boars in Southern China. Theriogenology 131, 47–51. https://doi.org/10.1016/j.theriogenology.2019.03.012

Wauters, J., Vercruysse, V., Aluwé, M., Verplanken, K., Vanhaecke, L., 2016. Boar taint compound levels in back fat versus meat products: Do they correlate? Food Chem. 206, 30–36. https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2016.03.031

Weiler, U., Bonneau, M., 2019. Why it is so difficult to end surgical castration of boars in Europe: Pros and cons of alternatives to piglet castration. IOP Conf. Ser. Earth Environ. Sci. 333. https://doi.org/10.1088/1755-1315/333/1/012001

Wesoly, R., Stefanski, V., Weiler, U., 2016. Influence of sampling procedure, sampling location and skin contamination on skatole and indole concentrations in adipose tissue of pigs. Meat Sci. 111, 85–91. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2015.08.015

Wesoly, R., Weiler, U., 2012. Nutritional Influences on Skatole Formation and Skatole Metabolism in the Pig. Animals 2, 221–242. https://doi.org/10.3390/ani2020221

Wettemann, R.P., Wells, M.E., Johnson, R.K., 1979. Reproductive characteristics of boars during and after exposure to increased ambient temperature. J. Anim. Sci. 49, 1501–1505.

Whittington, F.M., Nute, G.R., Hughes, S.I., McGivan, J.D., Lean, I.J., Wood, J.D., Doran, E., 2004. Relationships between skatole and androstenone accumulation, and cytochrome P4502E1 expression in Meishan × Large White pigs. Meat Sci. 67, 569–576. https://doi.org/10.1016/j.meatsci.2003.12.010

Wilson, M.E., Rozeboom, K.J., Crenshaw, T.., 2004. Boar Nutrition for Optimum Sperm Production. Adv. pork Prod. 15, 295–306.

Wimmers, K., Lin, C.L., Tholen, E., Jennen, D.G.J., Schellander, K., Ponsuksili, S., 2005. Polymorphisms in candidate genes as markers for sperm quality and boar fertility. Anim. Genet. 36, 152–155. https://doi.org/10.1111/j.1365-2052.2005.01267.x

Windig, J.J., Mulder, H.A., Napel, J., Knol, E.F., Mathur, P.K., Crump, R.E., 2012. Genetic parameters for androstenone, skatole, indole, and human nose scores as measures of boar taint and their relationship with finishing traits. J. Anim. Sci. 90, 2120–2129. https://doi.org/10.2527/jas2011-4700

Wu, Y., Wang, C., Tan, J., Wei, H.K., Sun, H., Peng, J., 2019. Logistic regression analysis factors affecting sperm motility and abnormal sperm morphology in boars. Animals 9, 1–11. https://doi.org/10.3390/ani9121004

Wysocki, C.J., Dorries, K.M., Beachamp, G.K., 1989. Ability to perceive androstenone can be acquired by ostensibly anosmic people. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 86, 7976–7978. https://doi.org/10.1073/pnas.86.20.7976

Xue, J.L., Dial, G.D., Holton, E.E., Vickers, Z., Squires, E.J., Lou, Y., Godbout, D., Morel, N., 1996. Breed Differences in Boar Taint: Relationship between Tissue Levels of Boar Taint Compounds and Sensory Analysis of Taint. J. Anim. Sci. 74, 2170–2177. https://doi.org/10.2527/1996.7492170x

Yunes, C.M., Teixeira, D.L., Keyserlingk, M.A.G. Von, Yunes, M.C., Teixeira, D.L., von Keyserlingk, M.A.G., Hötzel, M.J., 2019. Is gene editing an acceptable alternative to castration in pigs ? PLoS One 14, 1–18. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0218176

Zamaratskaia, G., 2004. Factors involved in the development of boar taint Influence of breed, age, diet and raising conditions Galia Zamaratskaia, Sciences-New York.

Zamaratskaia, G., Babol, J., Andersson, H., Lundstro, K., 2004. Plasma skatole and androstenone levels in entire male pigs and relationship between boar taint compounds, sex steroids and thyroxine at various ages. Livest. Prod. Sci. 87, 91–98. https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2003.09.022

Zamaratskaia, G., Gilmore, W.J., Lundström, K., Squires, E.J., 2007. Effect of testicular steroids on catalytic activities of cytochrome P450 enzymes in porcine liver microsomes. Food Chem. Toxicol. 45, 676–681. https://doi.org/10.1016/j.fct.2006.10.023

Zamaratskaia, G., Rasmussen, M.K., 2015. Immunocastration of Male Pigs – Situation Today. Procedia Food Sci. 5, 324–327. https://doi.org/10.1016/j.profoo.2015.09.064

Zamaratskaia, G., Squires, E.J., 2009. Biochimical, nutritional and genetic effects on boar taint in entire male pigs. Animal 3, 1508–1521. https://doi.org/10.1017/S1751731108003674

Zamaratskaia, G., Squires, E.J., Babol, J., Andersson, H.K., Andersson, K., Lundström, K., 2005. Relationship between the activities of cytochromes P4502E1 and P4502A6 and skatole content in fat in entire male pigs fed with and without raw potato starch. Livest. Prod. Sci. 95, 83–88. https://doi.org/10.1016/j.livprodsci.2004.12.012

Zeng, X. nong, Leyden, J.J., Lawley, H.J., Sawano, K., Nohara, I., Preti, G., 1991. Analysis of characteristic odors from human male axillae. J. Chem. Ecol. 17, 1469–1492. https://doi.org/10.1007/BF00983777

Résumé

En Europe, la majorité des porcs charcutiers mâles sont castrés chirurgicalement. Cette pratique est très ancienne, on retrouve des traces de castration dès la préhistoire et tout au long de l'histoire écrite. Les buts initiaux de la castration sont multiples : elle permet de diminuer les risques d'odeur de verrat et de comportements agonistes ou de monte, d'augmenter le dépôt de tissus adipeux, de gérer la reproduction des animaux et de faciliter leur manipulation. De nos jours, certaines de ces problématiques ne sont plus d'actualité. On recherche une viande plus maigre et généralement les animaux sont abattus trop jeunes pour poser des problèmes de reproduction indésirables. De plus le bien-être animal et l'impact environnemental sont devenus des préoccupations majeures en élevage. La castration des porcelets est une atteinte au bien-être animal et les porcs castrés ont une moins bonne efficacité alimentaire ce qui augmente la quantité d'aliments requis à leur élevage et les quantités des rejets. La castration est donc remise en question et les instances dirigeantes à l'échelle nationale ou européenne promeuvent l'arrêt de cette pratique. L'arrêt de la castration et l'élevage de mâles entiers impliquent une augmentation du risque d'odeur de verrat et des comportements agonistes. L'odeur de verrat est un défaut de qualité de viande majeur causé principalement par deux molécules : l'androsténone et le scatol. Les comportements agonistes peuvent être responsables de lésions et d'atteintes au bien-être animal. L'androsténone étant un stéroïde très héritable, une sélection pour diminuer les risques d'odeur de verrat est possible. Cependant l'androsténone se mesure dans le tissu adipeux, un tissu difficile à obtenir sur animal vivant, et est long et couteux à analyser. L'oestradiol plasmatique, plus facile à prélever et à mesurer, a été proposé comme proxy de l'androsténone. La synthèse de l'androsténone est également liée à la synthèse d'autres stéroïdes impliqués dans la croissance, la mise en place et le maintien des capacités de reproduction, de la libido et des comportements agonistes. Une sélection contre l'androsténone est non seulement compliquée et couteuse à mettre en place, mais elle pourrait dégrader les performances des animaux. Le but de cette thèse est d'une part de confirmer la possibilité d'utiliser l'oestradiol plasmatique comme proxy de l'androsténone et d'autre part d'estimer les effets d'une sélection contre l'odeur de verrat sur les performances des porcs charcutiers et des verrats et la fréquence des comportements agonistes. L'étude des paramètres génétiques entre l'androsténone, l'oestradiol plasmatique et des caractères de performances des porcs charcutiers a confirmé que l'oestradiol plasmatique pouvait servir de proxy de l'androsténone et a montré qu'une sélection contre l'androsténone (ou l'oestradiol) diminuerait la fréquence des comportements agonistes et aurait des effets neutres à favorables sur les caractères de croissance, d'efficacité alimentaire et de qualité de viande pour les porcs charcutiers. Les études réalisées sur des verrats en station expérimentale ou en centres d'insémination commerciaux suggèrent qu'une sélection contre l'androsténone ou l'oestradiol n'aurait pas d'effets défavorables sur les caractéristiques de la semence, la libido et la durée de carrière des verrats. Des études génétiques à plus large échelle et intra type génétique permettraient de confirmer ces premiers résultats. En conclusion, ce travail de thèse suggère qu'une sélection contre l'androsténone en utilisant l'oestradiol plasmatique comme proxy est possible et qu'elle aurait des effets globalement favorables sur les performances des porcs charcutiers et des verrats et sur la fréquence des comportements agonistes.

Abstract

In Europe, the majority of male pigs are surgically castrated. This practice is very old; we find traces of castration from prehistoric times and throughout written history. Original goals of castration are multiple; castration reduces the risk of boar taint and agonistic behaviors, increases the deposition of fatty tissue, helps to manage the reproduction of animals and facilitates their handling. Nowadays some of these issues are no longer relevant. We are looking for leaner meat and animals are slaughtered too young to have undesirable reproduction problems. In addition, animal welfare and environmental impact have become major concerns in breeding. Castration of piglets is a major damage to animal welfare and castrated pigs have lower feed efficiency, which increases the quantity of feed required and the quantities of manure. Castration is therefore controversial and national or European instances promote the end of this practice. Stopping castration and rearing entire males increase the risk of boar taint and agonistic behaviors. Boar taint is a major meat quality defect mainly caused by two molecules: androstenone and skatole. Agonistic behaviors can be responsible for lesions and harm to animal welfare. Androstenone being a very heritable steroid, selection to reduce the risk of boar taint is possible. However, androstenone is measured in adipose tissue, a tissue that is difficult to obtain from living animals, and is long and expensive to analyze. Plasma oestradiol, which is easier to collect and measure, has been proposed as a proxy for androstenone. Androstenone synthesis is linked to the synthesis of other steroids (such as oestradiol and testosterone) involved in growth, development and maintenance of reproductive capacity, libido and agonistic behaviors. Selection against androstenone is complicated and expensive to set up and could impair animal performances. The purpose of this thesis is on one hand to confirm the possibility of using plasma oestradiol as a proxy for androstenone and on the other hand to estimate the effects of selection against boar taint on the performance of pig and boars and the frequency of agonistic behaviors. The study of the genetic parameters between androstenone, plasma oestradiol and performance traits of pigs confirmed that plasma oestradiol could be used as a proxy for androstenone and showed that selection against androstenone (or oestradiol) would decrease the frequency of agonist behaviors and have neutral to favorable effects on growth traits, feed efficiency and meat quality. The studies carried out on boars in an experimental station or in a commercial insemination center suggest that a selection against androstenone or oestradiol would have no unfavorable effect on semen characteristics, libido and career length of boars. Genetic studies at a larger scale and intra genetic type would confirm these first results. To conclude, this thesis work suggests that a selection against androstenone using plasma oestradiol as a proxy is possible and that it would have generally favorable effects on the performance of pigs and boars and on the frequency of agonist behaviors.