

Développement pubertaire des mâles entiers et risque d'odeur de verrat

*Claire DUGUÉ (1), Stéphane FERCHAUD (2), Doryan GRIVAULT (2), Marie-José MERCAT (3), Sylviane BOULOT (3),
Armelle PRUNIER (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.duque@inrae.fr

Avec la collaboration des OSP membres d'Alliance R & D : Axiome, Choice et Nucléus

Développement pubertaire des mâles entiers et risque d'odeur de verrat

La castration des porcelets mâles a pour but de diminuer les risques de comportement agressif et d'éviter des défauts de qualité de viande. En effet, chez certains mâles entiers, l'androsténone (molécule produite dans les testicules) et le scatol (produit par les bactéries du tube digestif) s'accumulent dans le gras et donnent une odeur désagréable à la viande. Dans une perspective d'élevage de mâles entiers, une sélection contre l'accumulation d'androsténone dans le gras est envisagée, mais les éventuels effets négatifs sur la reproduction restent à analyser. L'objectif de l'étude est d'évaluer les relations entre l'accumulation d'androsténone dans le gras dorsal, la mise en place de la puberté chez les jeunes verrats, le comportement sexuel et les caractéristiques de la semence chez les verrats matures. Un phénotypage fin a été réalisé sur 114 verrats dans l'unité expérimentale INRAE GenESI. Chaque verrat totalise jusqu'à 455 observations comprenant des mesures de production spermatique, des dosages d'androsténone et de scatol dans le gras dorsal et d'hormones plasmatiques (testostérone et œstradiol) à 180 jours et à 280 jours d'âge, des observations du comportement (débourrage, maintien de l'aptitude au prélèvement de semence et test de confiance vis-à-vis de l'homme) et des caractéristiques de semence. Des analyses multivariées ont été effectuées pour estimer les relations entre ces mesures. Les résultats suggèrent que l'œstradiol plasmatique peut servir de prédicteur de l'androsténone et qu'il n'y a pas de lien entre l'androsténone, les caractéristiques de la semence et le comportement sexuel des verrats.

Puberty development of entire males and risk of boar taint

Male piglets are castrated to reduce the risk of aggressive behavior and improve meat quality. In some entire males, androstenone (from testes) and skatole (produced by the gut bacteria) accumulate in fat and give an unpleasant smell to the meat. Genetic selection against androstenone accumulation in back fat in entire males has been considered to overcome boar taint in carcasses, but possible side effects on reproductive traits have to be investigated. The objective of the study was to evaluate the relationship between androstenone accumulation in back fat, beginning of puberty, sexual behavior and semen characteristics in mature boars. To meet this objective, fine phenotyping of 114 boars was performed at the INRAE GenESI experimental station. Each boar represented up to 455 observations, tests or samples, including concentrations of androstenone and skatole in back fat, concentrations of hormones in blood at 180 and 280 days of age, behavioral observations (breaking, maintaining libido and test of confidence in humans) and semen characteristics. Multivariate analysis was performed to estimate the relationships between variables. Results suggest that plasma œstradiol may predict androstenone and that there was no relationship between androstenone, semen characteristics, and boar libido.

INTRODUCTION

L'élevage de porcs mâles entier peut être plus avantageux que l'élevage d'animaux castrés sur les aspects économiques, pour le bien-être animal en évitant une pratique douloureuse et a un impact environnemental moindre. En effet, les porcs mâles entiers ont de meilleures performances de croissance et une meilleure efficacité alimentaire (Lundström *et al.* 2009). Toutefois, il existe des freins à l'élevage de porcs mâles entiers, dont l'accroissement des comportements agressifs et de monte au cours de la période de croissance et surtout le risque d'odeur de verrat, un défaut de qualité de viande. Ce défaut est principalement dû à trois molécules : l'androsténone, un stéroïde produit dans les testicules ainsi que le scatol et l'indole, deux molécules issues de la dégradation du tryptophane par les bactéries du tube digestif. Ces molécules s'accumulent dans le gras et donnent une odeur désagréable à la viande (Parois *et al.* 2018).

Une des solutions envisagées au problème d'odeur de verrat est une sélection contre l'accumulation d'androsténone dans le gras dorsal. La teneur en scatol du tissu adipeux dépend de plusieurs facteurs dont l'alimentation et l'environnement de l'animal mais est aussi sous l'influence des stéroïdes sexuels (Rasmussen and Zamaratskaia 2014). Une sélection contre l'androsténone pourrait donc également diminuer la teneur en scatol (Parois *et al.* 2018). L'androsténone étant produit dans les testicules, son métabolisme est associé au développement pubertaire. Une sélection contre l'androsténone pourrait donc avoir des effets sur les capacités de reproduction des verrats.

Le but de cette étude est d'estimer les relations entre le risque d'odeur de verrat, le développement pubertaire et la production de semence chez les verrats matures.

1. MATERIEL ET METHODES

1.1. Animaux

Le projet a été autorisé par le ministère de l'enseignement supérieur et de la recherche après avis favorable du comité d'éthique de Poitou-Charentes (CE84-32481). Les mesures effectuées dans cette étude visaient à réaliser le phénotypage fin de 36 verrats Duroc, 40 verrats Landrace et 38 verrats Piétrain Axiom NN. Les verrats Duroc et Landrace ont été choisis au hasard dans la population des candidats à la sélection en diversifiant les origines parentales. Les verrats Piétrain Axiom NN ont été sélectionnés sur la base d'une valeur génomique de la teneur en androsténone (Legarra *et al.* 2009). A partir d'un lot de 40 à 60 verrats de la même origine, 5 verrats ayant une valeur génomique élevée et 5 verrats ayant une valeur génomique faible pour la teneur en androsténone ont été retenus. Les valeurs génomiques ont été estimées à partir du génotypage des candidats et d'une population de référence précédemment établie (Tusell *et al.* 2016). Les verrats entraient en quarantaine par lots de 10 dans l'unité expérimentale INRAE GenESI (Le Magneraud 17700 SURGERES - doi : 10.15454/1.5572415481185847E12) à un âge moyen de 164 jours (écart-type : 6,1). Après 35 jours de quarantaine, les verrats sont entrés en CIA où ils sont restés environ deux mois. Les verrats ont finalement été abattus en abattoir commercial, à un âge moyen de 283 jours (écart-type 11,8).

Pendant toute la durée de l'expérimentation, les animaux ont été élevés en case individuelle (Destrez *et al.* 2010) et ont été

nourris une fois par jour (2,5 kg par jour en moyenne) pendant la période de quarantaine et deux fois par jour (3,5 kg par jour en moyenne) après la quarantaine.

1.2. Mesures

Pour estimer la vitesse de croissance, l'âge à 100 kg a été estimé à partir d'une pesée sur l'élevage d'origine des verrats, avant entrée en quarantaine.

Un test de relation homme animal (test RHA, Destrez *et al.* 2010) a été effectué à trois reprises (7, 14 et 41 jours après l'arrivée en quarantaine). Les scores vont de zéro pour les animaux qui ne se laissent pas approcher à six pour les animaux qui se laissent gratter entre les oreilles. Les aplombs et l'état sanitaire (Pt_Sanitaire) ont été évalués 7, 20, 40, 70 et 95 jours après l'arrivée et avant l'abattage. Les animaux ayant des aplombs corrects ont un score de 3 et les animaux ayant des problèmes d'aplombs se sont vu attribuer un score de 0. Les verrats avec un bon état sanitaire ont un score de 0 et les verrats avec un état sanitaire à surveiller ont un score de 1. Un score de larme brune (Deboer *et al.* 2015) a été attribué pour chaque œil à leur arrivée puis 7, 20, 40, 70 et 95 jours après l'arrivée et avant l'abattage. Les larmes brunes seraient un indicateur de l'état de stress chronique des animaux. Les scores vont de 0 en cas d'absence de trace à 5 pour la présence de grandes larmes brunes. Pour l'analyse, les scores des deux yeux ont été additionnés.

Le débouillage des verrats a été effectué dans leurs loges individuelles, le temps de sollicitation, l'attitude des animaux (grogne, s'intéresse à son voisin, renifle le mannequin etc.) et l'état du mannequin ont été répertoriés pour chaque séance avant la réussite du débouillage.

Suite au débouillage, les verrats ont été collectés pendant 10 à 15 semaines. Les éjaculats ont été analysés par microscopie une fois par semaine : volume, pourcentage de spermatozoïdes vivants, motilité (échelle de bishop) et mobilité des spermatozoïdes. La concentration a été mesurée par photométrie (Ferchaud *et al.* 2013). Le nombre de tentatives avant réussite du débouillage (Nb_sol_Debouillage) et le pourcentage de refus de saut après le débouillage (Prct_refus) sont utilisés comme indicateurs de la libido.

Des prises de sang à la veine saphène et à la veine jugulaire ont été effectuées à environ 180 jours d'âge et avant l'abattage. Une biopsie de gras dorsal a été faite à un âge moyen de 180 jours selon le protocole décrit par Baes *et al.* (2012). A l'abattoir, le tractus génital a été disséqué (testicules, épидидyme, glandes de Cowper, vésicules séminales) et pesé et un prélèvement de gras dorsal a été effectué. Les concentrations de testostérone, d'œstradiol plasmatiques, d'androsténone, de scatol et d'indole du gras dorsal ont été analysées selon les protocoles décrits par Parois *et al.* (2015).

1.3. Calculs et analyses statistiques

Le tableau 1 montre, pour les variables retenues dans les analyses, le nombre d'individus ayant une mesure, la moyenne et l'écart-type. Le pourcentage de données manquantes atteint 72% pour les composés odorants à 180 jours (analyses en cours). La valeur limite de détection a été attribuée aux verrats avec des valeurs en-dessous de cette limite pour les dosages hormonaux et les dosages d'androsténone, de scatol et d'indole. Les valeurs de testostérone et d'œstradiol ont été normalisées par une transformation logarithmique avant les analyses.

Les analyses en composantes principales (ACP) ont été réalisées avec la version 3.5.0 du logiciel R et le package FactomineR.

Les données ont été centrées et réduites et les valeurs manquantes ont été remplacées par la moyenne du caractère concerné. Cette méthode permet de conserver tous les animaux dans l'analyse multivariée sans donner de poids aux données imputées.

Une ACP a été réalisée avec les caractéristiques de semence pour chaque collecte. Les caractéristiques évoluant de manière similaire au cours des collectes, la moyenne de chaque caractéristique de semence a été utilisée pour l'ensemble des analyses. Afin de préciser les relations entre les variables, plusieurs ACP ont été réalisées en regroupant les types de mesures (libido, hormones sexuelles et composés odorants, caractéristiques de semence, état sanitaire, RHA).

Tableau 1 – Nombre d'animaux, moyenne et écart-type pour chaque caractère

	Caractère ¹	Nombre	Moyenne	Ecart type
Caractéristiques de la semence	Concentration	113	405	135
	Motilite	113	3,46	0,344
	Mobilite	113	88,9	7,47
	Viabilite	113	90,3	8,4
	Duree_ejac	113	295	76,93
	Nb_spz	113	51356	22297
	Volume	113	137	54,2
Hormones sexuelles	Testo_170_194	87	0,445	0,416
	Testo_274_309	50	0,724	0,388
	E2_170_194	87	1,52	0,426
	E2_274_309	50	2,06	0,353
Composés odorants	Andro_180j	32	2,39	2,8
	Andro_280j	93	7,6	6,23
	Scatol_180j	32	0,126	0,307
	Scatol_280j	93	0,256	0,286
	Indole_180j	32	0,051	0,063
	Indole_280j	93	0,1	0,082
Libido	Nb_sol_Debourrage	114	2,06	2,045
	Prct_refus	114	0,186	0,284
Tractus génital	Testicules	113	837	157
	Epididyme	113	271	59,8
	Cowper	74	294	90,8
	Vesicules	89	193	76,7
Croissance	Age_100Kg	96	145	9,87
Bien-être animal / Comportement	RHA_172j	114	2,28	2,19
	RHA_205j	114	5,25	1,08
	Larmes_165j	84	3,38	2,35
	Larmes_260j	92	4,33	2,35
Etat sanitaire	Aplombs_172j	114	2,03	1,41
	Aplombs_260j	112	0,67	1,26
	Pt_Sanitaire_172j	114	0,237	0,427
	Pt_Sanitaire_260j	112	0,509	0,502

¹Concentration : concentration en spermatozoïdes moyenne; Motilite, Mobilite, Viabilite : motilité/mobilité/viabilité des spermatozoïdes moyenne; Nb_spz : nombre de spermatozoïdes moyen, Duree_ejac : durée éjaculation moyenne; Testo_170_194, Testo_274_309j, E2_170_194j, E2_274_309 : log(testostérone (ng/ml) /œstradiol (pg/ml) à la veine saphène à un âge compris entre 170 et 194 ou 274 et 309 jours); Andro_180j, Andro_280j, Scatol_180j, Scatol_280j, Indole_180j, Indole_280j : androsténone/scatol/indole dans le gras dorsal à un âge moyen de 180 ou 280 jours; Nb_sol_Debourrage : nombre de sollicitations avant réussite du débouillage; Prct_refus : proportion de refus de saut pendant la période de collecte; Testicules, Epididyme, Cowper, Vesicules : poids des testicules/épididymes/glandes de cowper/vésicules séminales à l'abattoir; Age_100Kg : âge à 100kg; RHA_172j, RHA_205j : résultat du test de relation homme animal à 172 ou 205 jours; Larmes_165j, Larmes_205j : score de larmes à 165 ou 260 jours; Aplombs_172j, Aplombs_260j : score d'aplombs à 172 ou 260 jours, 3 correspond à des aplombs corrects, 0 correspond à des aplombs incorrects; Pt_Sanitaire_172j, Pt_Sanitaire_260j : pointage sanitaire à 172 ou 260 jours, un score différent de 0 correspond à un problème sanitaire.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Composés odorants, hormones sexuelles, caractéristiques de semence et libido

Dans cette étude, seules 32 des biopsies de gras dorsal effectuées à un âge moyen de 180 jours ont pu être analysées à ce jour, ce qui représente un nombre de données trop faible pour être correctement projetées dans les ACP (résultats non montrés).

Étant donné la forte corrélation entre la teneur en androsténone dans le gras dorsal et l'œstradiol plasmatique (androsténone à ~180 jours et œstradiol entre 170 et 194 jours : $r=0,60$, $P = 0,0005$; androsténone à ~280 jours et œstradiol entre 274 et 309 jours : $r=0,70$, $P = 1,687e-08$), nous avons fait le choix de considérer l'œstradiol entre 170-194 jours comme prédicteur de l'androsténone à un âge moyen de 180 jours pour la suite de l'étude.

L'utilisation de l'œstradiol plasmatique comme prédicteur de l'androsténone dans le gras dorsal a déjà été envisagée dans de précédentes études (Prunier *et al.* 2016; Dugué *et al.* 2019). Une ACP réalisée avec les concentrations d'androsténone, de scatol et d'indole à 280 jours d'âge, les concentrations d'hormones, les caractéristiques de semence et les indicateurs de la libido suggère qu'il n'y a pas de lien entre les composés odorants et les caractéristiques de semence et la libido (résultats non montrés).

L'indole et le scatol sont produits par la dégradation du tryptophane par les bactéries du tube digestif (Parois *et al.* 2018) et ne partagent pas de voie métabolique avec les hormones sexuelles ce qui explique l'absence de lien visible sur les plans de projection de l'ACP entre ces composés et les performances de reproduction.

2.2. Hormones sexuelles, caractéristiques de semence, libido et tractus génital

La figure 1 présente le premier plan (axes 1 et 2) d'une ACP décrivant les relations entre hormones sexuelles, caractéristiques de semence, libido et tractus génital. La figure 2 représente le second plan (axes 3 et 4) de cette même analyse.

Les concentrations d'œstradiol et de testostérone entre 170 et 194 jours et entre 274 et 309 jours et d'androsténone à 280 jours sont regroupées sur l'axe 1. Ces fortes relations sont attendues étant donné que ces trois molécules sont des stéroïdes produits dans les testicules et qu'elles partagent un précurseur, la prégnénolone (Robic *et al.* 2014).

Les caractéristiques de semence sont quant-à-elles liées entre elles et contribuent principalement à l'axe 2. Ces liens visibles correspondent aux corrélations phénotypiques moyennes à hautes trouvées dans la littérature pour ces variables (Chang *et al.* 2017).

La contribution des variables aux deux premiers axes de l'ACP montre que l'œstradiol, la testostérone et l'androsténone ne sont pas directement liés aux caractéristiques de semence, au nombre de sollicitations avant débouillage et à la proportion de refus pendant la période de collecte. Une étude de Huang et Johnson (1996) montre une absence de lien entre la testostérone, le volume de semence et la motilité. Cette même étude suggère un lien entre la testostérone, la concentration en spermatozoïdes et le nombre total de spermatozoïdes. Cependant, à l'opposé, une étude de Walker *et al.* (2004) suggère une absence de lien entre le nombre de spermatozoïdes et la concentration plasmatique en testostérone, ce qui correspond aux résultats de la présente étude.

L'âge à 100 kg est faiblement lié aux caractéristiques de semence (Figure 1), aux indicateurs de la libido ou aux dosages hormonaux. La vitesse de croissance ne semble donc pas influencer les critères de reproduction et l'odeur de verrats et réciproquement, le développement pubertaire ne semble pas affecter la vitesse de croissance. Des corrélations phénotypiques faibles avaient déjà été estimées entre le gain

moyen quotidien et les caractéristiques de semence (Chang *et al.* 2017), ce qui corrobore les résultats de l'ACP.

Les poids des éléments du tractus génital semblent liés aux dosages hormonaux mais ne semblent pas avoir de lien avec la production de semence et les indicateurs de libido. Un lien entre le poids des testicules, le poids des épидидymes et la testostérone a été précédemment montré par une étude de Walker *et al.* (2004).

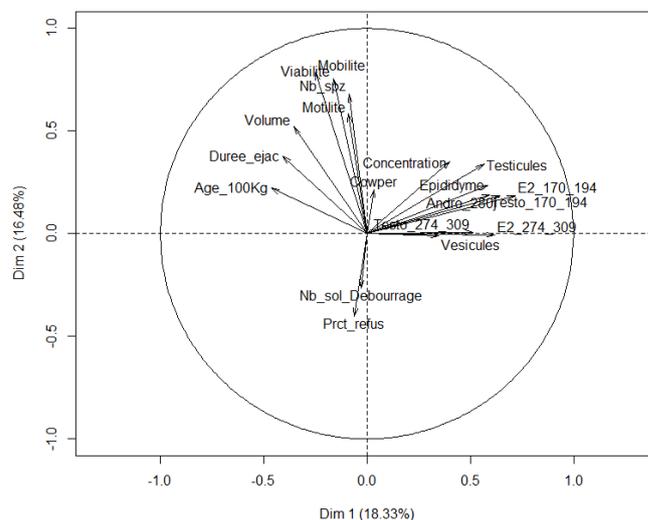


Figure 1 – Cercle des corrélations tracé pour le premier plan de l'analyse en composantes principales (axes 1 et 2) incluant les teneurs plasmatiques en hormones sexuelles (Testo_170_194, Testo_274_309, E2_170_194, E2_274_309), les teneurs du tissu adipeux en androsténone (Andro_280j), les caractéristiques de la semence (Concentration, Motilite, Mobilite, Viabilite, Duree_ejac, Volume), les indicateurs de la libido (Nb_sol_Debouillage, Prct_refus) et le poids des différentes parties du tractus génital (Testicules, Epididyme, Cowper, Vesicules)

L'axe 3 est plutôt représenté par la concentration et le volume de la semence, et l'axe 4 par le nombre de spermatozoïdes. D'une certaine manière, il apparaît donc que la concentration et le volume présentent un léger antagonisme. L'œstradiol plasmatique entre 170 et 194 jours contribue très peu aux axes 3 et 4 (Figure 2). Les axes 3 et 4 ne montrent donc pas de lien entre l'œstradiol entre 170 et 194 jours et les caractéristiques de semence, les indicateurs de libido ou l'état du tractus génital.

Si on considère que l'œstradiol est un prédicteur de l'androsténone, cette ACP suggère une absence de lien entre l'androsténone à 180 jours (ce qui correspond à l'âge d'abattage classique des porcs charcutiers), la libido et la production de semence. Cela suggère qu'une sélection contre l'androsténone à l'abattage modifierait le niveau de production des hormones sexuelles sans impacter les aptitudes au prélèvement et à la production de semence des verrats.

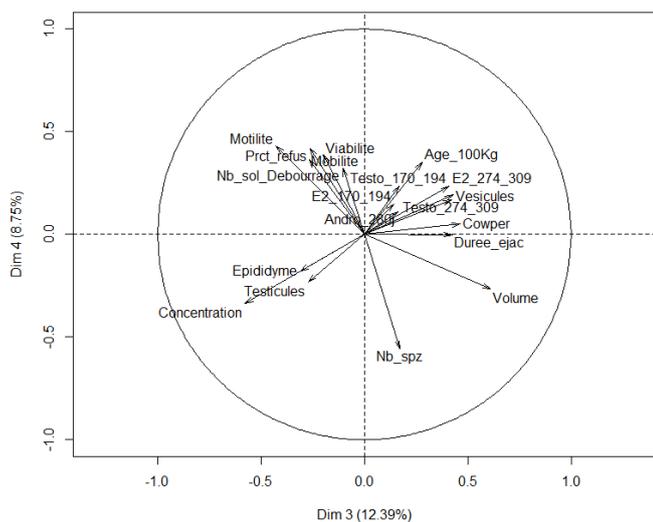


Figure 2 Cercle des corrélations tracé pour le premier plan de l'analyse en composantes principales (axes 3 et 4) incluant les teneurs plasmatiques en hormones sexuelles (Testo_170_194, Testo_274_309, E2_170_194, E2_274_309), les teneurs du tissu adipeux en androsténone (Andro_280j), les caractéristiques de la semence (Concentration, Motilite, Mobilite, Viabilite, Duree_ejac, Volume), les indicateurs de la libido (Nb_sol_Debourrage, Prct_refus) et le poids des différentes parties du tractus génital (Testicules, Epididyme, Cowper, Vesicules)

2.3. Œstradiol, état sanitaire et indicateurs de stress et de confiance en l'homme

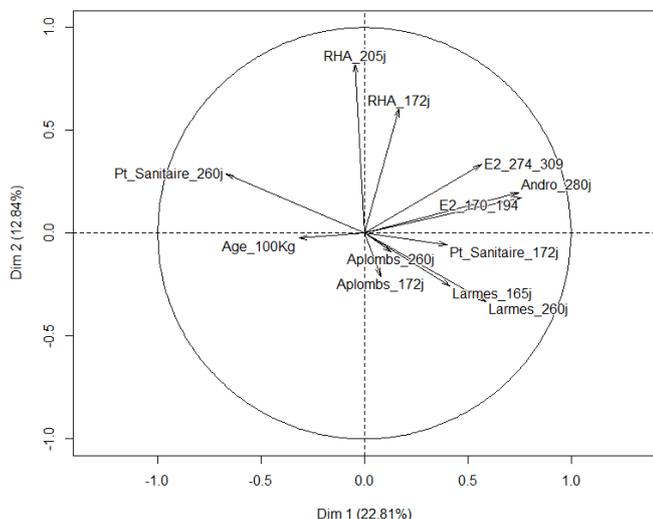


Figure 3 – Cercle des corrélations tracé pour le premier plan (axes 1 et 2) de l'Analyse en Composantes principales pour la teneur plasmatique en œstradiol (E2_170_194, E2_274_309), des indicateurs de l'état sanitaire (Aplombs_172j, Aplombs_260j, Pt_Sanitaire_172j, Pt_Sanitaire_260j), du stress (Larmes_165j, Larmes_260j) et de la relation de confiance avec l'homme (RHA_172j RHA_205j)

La figure 3 présente l'ACP décrivant les relations entre les hormones sexuelles, des paramètres relatifs au bien-être et au comportement des animaux (RHA et larmes) et l'état sanitaire. L'œstradiol entre 170 et 194 jours d'âge est projeté avec l'androsténone à environ 280 jours et ne semble pas lié au test

de relation homme animal (Figure 3). La confiance des animaux envers l'homme ne serait donc pas liée aux concentrations des hormones sexuelles et de l'androsténone.

On peut observer un lien positif entre l'œstradiol et le pointage sanitaire à environ 172 jours d'âge et un lien négatif entre l'œstradiol et le pointage sanitaire à environ 260 jours d'âge. Les deux pointages sanitaires ne semblent pas liés entre eux. Ces résultats inattendus nécessitent d'avantage d'exploration.

Comme mentionné précédemment (Deboer *et al.* 2015), le score de larmes brunes serait un indicateur du stress chronique des animaux. Dans cette ACP, on peut voir un lien entre les larmes à environ 165 jours et à environ 260 jours d'âge. Ces deux scores sont cependant séparés quand on examine la projection sur les axes 3 et 4 (résultats non montrés), ce qui suggère que l'état de stress des animaux à leur arrivée en quarantaine est peu lié à leur état de stress en période de collecte.

Les aplombs à environ 172 jours et 260 jours d'âge et l'âge à 100 kg contribuent peu aux axes et ne semblent donc pas liés à l'œstradiol ou à l'androsténone.

CONCLUSION

Dans la présente étude, un phénotypage fin a été réalisé sur 114 verrats dans le but d'estimer les relations entre le risque d'odeur de verrot (en particulier l'accumulation d'androsténone dans le gras dorsal), le développement de la puberté et la production de semence chez le verrot mature.

Du point de vue phénotypique, cette étude montre qu'il y a peu de relations entre le risque d'odeur de verrot, les caractéristiques de semence et les indicateurs de la libido. L'étude montre un lien entre le risque d'odeur de verrot et le développement pubertaire mais il ne semble pas y avoir d'effet sur la maturité sexuelle finale donc sur la production de semence. D'un point de vue génétique, on peut espérer des résultats similaires.

Cette étude semble montrer que le risque d'odeur de verrot préjudiciable à l'élevage de mâle entier pourrait être diminué grâce à une sélection pour une faible teneur du tissu adipeux en androsténone ou du plasma en œstradiol sans impacter la mise en place de la puberté, la libido et les caractéristiques de la semence chez les verrats matures.

Les résultats ont été obtenus sur des verrats en station expérimentale. Le projet à l'origine de cette étude inclut le phénotypage d'un nombre plus important d'animaux en centres d'insémination commerciaux pour approfondir ces résultats

REMERCIEMENTS

Le projet a reçu un financement de l'ANR (ANR-15-CE20-0008 AROME) et d'Alliance R & D. Les auteurs sont extrêmement reconnaissants envers le personnel de la station expérimentale GenESI pour les échantillonnages et les mesures effectués sur les porcs vivants et les carcasses et envers le personnel de l'INRAE PEGASE pour les analyses en laboratoire.

Les organismes de sélection français (Axiom, Choice Genetics France, Nucleus), membres de l'Alliance R & D, ont produit les animaux de cette étude.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Baes, C, S Mattei, H Luther, S Ampuero, X Sidler, G Bee, P Spring, and A Hofer. 2012. "A Performance Test for Boar Taint Compounds in Live Boars." *Animal* 7 (5): 714–20. <https://doi.org/10.1017/S1751731112002273>.
- Chang, H, Y Lai, M Wu, and O Sasaki. 2017. "Genetic Correlations between Male Reproductive Traits and Growth Traits in Growth Performance Tested Duroc , Landrace and Yorkshire Breed Boars Animal Material." *Animal Science*, no. 88: 1258–68. <https://doi.org/10.1111/asj.12776>.
- Deboer, S P, J P Garner, R R McCain, D C Lay Jr, S D Eicher, and J N Marchant-forde. 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." *Animal Welfare*, no. 24: 15–27. <https://doi.org/10.7120/09627286.24.1.015>.
- Destrez, A, S Ferchaud, C Grand, S Boulot, V Courboulay, and M C Meunier-salaün. 2010. "Evaluation Comportementale Des Capacités d'adaptation Du Verrat En CIA : Relation Avec La Réponse Au Déburrage." *Journées de La Recherche Porcine* 49: 49–50.
- Dugué, C., A. Prunier, M.J. Mercat, M. Monziols, B. Blanchet, and C. Larzul. 2019. "Genetic Determinism of Boar Taint and Relationship with Growth Traits, Meat Quality and Lesions." *Article Soumis Pour Publication*.
- Ferchaud, S, S Boulot, V Furstross, P Manceau, J Boutin, S Michel, and P Guillouet. 2013. "Quels Paramètres Liés à l'insémination Peuvent Expliquer Les Variations Des Performances de Reproduction En Élevage ?" *Journées de La Recherche Porcine*, no. 45: 83–84.
- Huang, Yi, and R K Johnson. 1996. "Effect of Selection for Size of Testes in Boars on Semen and Testis Traits 1 , 2 ABSTRACT ." *Journal of Animal Science*, no. 74: 750–60.
- Legarra, A, I Aguilar, and I Misztal. 2009. "A Relationship Matrix Including Full Pedigree and Genomic Information." *Journal of Dairy Science* 92 (9): 4656–63. <https://doi.org/10.3168/jds.2009-2061>.
- Lundström, K, K R Matthews, and J Haugen. 2009. "Pig Meat Quality from Entire Males." *Animal* 3 (11): 1497–1507. <https://doi.org/10.1017/S1751731109990693>.
- Parois, S, M Bonneau, P Chevillon, C Larzul, N Quiniou, A Robic, and A Prunier. 2018. "Odeurs Indésirables de La Viande de Porcs Mâles Non Castrés : Problèmes et Solutions Potentielles." *INRA Production Animale* 31 (1): 23–36.
- Parois, S, A Prunier, M J Mercat, E Merlot, and C Larzul. 2015. "Genetic Relationships between Measures of Sexual Development , Boar Taint , Health , and Aggressiveness in Pigs." *Journal of Animal Science* 93: 3749–58. <https://doi.org/10.2527/jas2014-8290>.
- Prunier, A, S Parois, A Faouën, and C Larzul. 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: 291–92.
- Rasmussen, M K, and G Zamaratskaia. 2014. "Regulation of Porcine Hepatic Cytochrome P450 — Implication for Boar Taint." *Computational and Structural Biotechnology Journal* 11: 106–12. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2014.09.003>.
- Robic, A, T Faraut, and A Prunier. 2014. "Pathways and Genes Involved in Steroid Hormone Metabolism in Male Pigs : A Review and Update." *Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology* 140: 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.jsbmb.2013.11.001>.
- Tusell, L, H Gilbert, J Riquet, M J Mercat, A Legarra, and C Larzul. 2016. "L'évaluation Génomique Dans Un Schéma de Croisement Terminal." *Journées de La Recherche Porcine* 48: 289–90.
- Walker, S, O W Robison, C S Whisnant, and J P Cassidy. 2004. "Effect of Divergent Selection for Testosterone Production on Testicular Morphology and Daily Sperm Production in Boars." *Journal of Animal Science*, no. 82: 2259–63.