

## Revue bibliographique

### **Méthodes d'estimation des effets directs et maternels en sélection animale**

J. L. FOULLEY et G. LEFORT\*

*Station de Génétique quantitative et appliquée  
Centre national de Recherches zootechniques, I.N.R.A.,  
78350 Jouy en Josas*

*\*Laboratoire de Mathématiques appliquées de l'I.N.A.-P.G.  
16, rue Claude-Bernard  
75231 Paris Cedex 05*

---

### **Résumé**

Chez les mammifères, nombre de caractéristiques de productivités numérique et pondérale dépendent simultanément des fonctions physiologiques de la mère et de ses produits. Cela implique, d'un point de vue génétique la prise en compte d'effets directs et maternels des gènes.

L'article présente et discute, à la lumière de la décomposition de Willham, les principales méthodes d'estimation indirecte de ces effets au niveau des comparaisons entre populations et croisements d'une part, de la variabilité entre individus intra-populations d'autre part.

A ce propos, l'accent est mis sur la source de biais que peut occasionner une utilisation irréféchiée de la relation mère-enfant et sur le peu de précision à attendre des estimées des paramètres génétiques, même avec les meilleures méthodes statistiques et des dispositifs expérimentaux relativement lourds. Ces estimées doivent donc être utilisées avec beaucoup de prudence dans les modèles prédictifs des effets de la sélection.

---

### **Introduction**

Chez les mammifères, nombre de caractères zootechniques font intervenir simultanément les fonctions physiologiques de la mère et de ses produits ainsi qu'en attestent très bien maints faits expérimentaux.

(<sup>1</sup>) Cet article a fait l'objet d'une communication lors du séminaire sur « les relations entre effets directs et maternels des gènes sur les caractères » organisé à Versailles les 30 et 31 mai 1978 par le *Département de Génétique animale* de l'I.N.R.A. (France).

On a été ainsi conduit à distinguer différents modes d'expression des gènes selon l'individu qui les exprime par rapport à celui sur lequel est mesuré le caractère considéré. On qualifie ainsi généralement d'effet direct, l'effet des gènes de l'individu auquel on attribue le caractère et d'effet maternel, l'effet des gènes de sa mère qui conditionnent l'environnement qu'elle prouve à son produit durant la gestation et l'allaitement.

Ces deux types d'effets, directs et indirects, n'ont jusqu'alors été que peu exploités consciemment de façon spécifique en sélection. L'intérêt a souvent porté uniquement sur l'effet dominant (cas de la production laitière en cheptel trait spécialisé et de la prolificité imputés à la femelle qui les exprime) ou sur un ensemble correspondant à la combinaison des deux effets telle qu'elle se manifeste dans les conditions pratiques de recueil des données (poids au sevrage moyen de la descendance d'une femelle allaitante). Une telle démarche est logique dans une première phase de sélection. Mais une fois qu'on a atteint un certain niveau de progrès, il peut être intéressant d'exploiter une nouvelle source de variabilité génétique. De plus l'adéquation « observation-objectif » n'est plus toujours réalisée actuellement avec la tendance à la diversification des modes d'utilisation des populations. Telle race à viande bovine continentale va se trouver exploitée à la fois en race pure dans les zones traditionnelles d'élevage, comme race paternelle de croisement terminal et comme race parentale d'un premier étage de croisement en vue de produire des femelles métisses d'élevage.

Raisonnement sur des bases plus objectives le choix des populations et leurs méthodes de sélection pour des systèmes d'accouplements qu'on peut imaginer de plus en plus complexes (MENISSIER *et al.*, 1975) nécessite une exploitation plus fine de ces deux types d'effets. En particulier, la connaissance de la liaison entre effets directs et maternels et de sa base génétique va être déterminante dans le choix de la stratégie d'accouplements à adopter, dans celui des objectifs et critères de sélection à appliquer, voire également dans le domaine du mode de conduite des animaux. Il importe donc de connaître au mieux les paramètres de la variabilité conjointe de ces deux types d'effets.

## I. — Les techniques d'approche

A cet égard, différentes voies sont envisageables.

1) Une première possibilité, très intéressante car directe, consiste à mesurer sur la mère un ou plusieurs caractères qui soient responsables de l'effet maternel manifesté sur le produit. Certaines caractéristiques de format et de production laitière s'avèrent souvent utiles à considérer de ce point de vue dans l'analyse de la croissance pré- et postnatale des produits. Cette voie, pour prometteuse qu'elle soit, reste toutefois très insuffisante tant qu'une connaissance suffisamment précise des mécanismes physiologiques en cause n'est pas acquise.

2) Parmi les voies d'approche indirecte, c'est certainement par la pratique des croisements — en particulier réciproques — entre races extrêmes qu'on a le mieux mis en évidence et pu apprécier l'importance relative des effets maternels. Les expériences de WALTON et HAMMOND chez les équins, de JOUBERT et HAMMOND chez les bovins ont été très démonstratives à cet égard.

3) Intra-races, la comparaison de certains types d'apparentés apporte des renseignements précieux sur ces deux types d'effets comme on a pu s'en rendre compte tout simplement, en confrontant des estimations d'héritabilité obtenues à partir de différentes relations telles que père-descendant, mère-descendant, demi-germains paternels, demi-germains maternels et germains.

4) Enfin, on peut avoir recours à certaines techniques expérimentales telles que la transplantation des œufs et l'allaitement croisé qui autorisent, par exemple lorsqu'on les pratique conjointement, de dissocier non seulement les effets génétiques directs des effets maternels, mais aussi, parmi ces derniers, les effets prénataux des effets postnatals. Les modèles particuliers d'analyse statistique adaptés à ces techniques ne seront pas décrits ici. On pourra se reporter utilement en ce qui concerne, en particulier, l'analyse des expériences d'allaitement croisé, aux articles de RUTLEDGE *et al.* (1972) et AURAN et SKJERVOLD (1978).

Hormis la première approche directe qui se rattache aux méthodes classiques d'estimation de la variabilité pour des caractères différents, l'analyse des effets directs et maternels relève en fait de deux démarches :

— la première réside dans la modélisation d'un caractère dont certaines composantes de milieu ont un déterminisme génétique, en l'occurrence chez la mère, pour le sujet qui nous préoccupe.

— la deuxième a trait aux méthodes classiques d'analyse des plans de croisements et de la ressemblance entre individus apparentés.

## II. — Modèles de prise en compte des effets maternels

Il y a plusieurs façons de prendre en compte l'influence qu'exerce la mère sur ses produits à travers l'environnement qu'elle procure à ceux-ci.

FALCONER (1965) travaillant sur la taille de portée considérée comme un caractère de la femelle parturiente, exprime l'effet maternel comme une quantité proportionnelle à la taille de portée (exprimée en écart à la moyenne) dans laquelle est née cette femelle.

KOCH et CLARK (1955) ont une démarche similaire en reliant les phénotypes de l'individu et de sa mère par un coefficient de piste, à la différence près que le phénotype mesuré chez la mère et responsable de l'influence maternelle concerne a priori un caractère différent de celui observé sur le produit.

La généralité de cette approche se heurte toutefois à la difficulté du maniement des coefficients de piste. Aussi est-ce la décomposition due à WILLHAM (1963) qui tend à prévaloir actuellement, en particulier parce qu'elle s'insère très bien dans les modèles actuels d'analyse des croisements entre populations (SELLIER, 1976) et de la ressemblance entre apparentés par l'usage des covariances. Il est à noter également qu'elle s'applique aisément aux autres effets indirects. Ainsi VAN VLECK (1978) vient de proposer une telle formulation pour l'analyse des effets fœtaux alors que les premières études sur ce sujet (SKJERVOLD et FIMLAND, 1975) avaient adopté une démarche par coefficients de piste analogue à celle de KOCH et CLARK.

WILLHAM (1963) décompose la valeur phénotypique  $P_x$  d'un individu X en deux composantes  $P_o_x$  et  $P^m_w$  imputables à deux caractères différents (notés  $o$  et  $m$ ) chez l'individu X et sa mère W.

On considère ensuite que chacun de ces caractères est influencé par les gènes de l'individu auquel il est imputé.

On écrit ainsi :

$$P_x = P^o_x + P^{m_w} \tag{1}$$

$$P^o_x = G^o_x + E^o_x \tag{2}$$

$$P^{m_w} = G^{m_w} + E^{m_w}$$

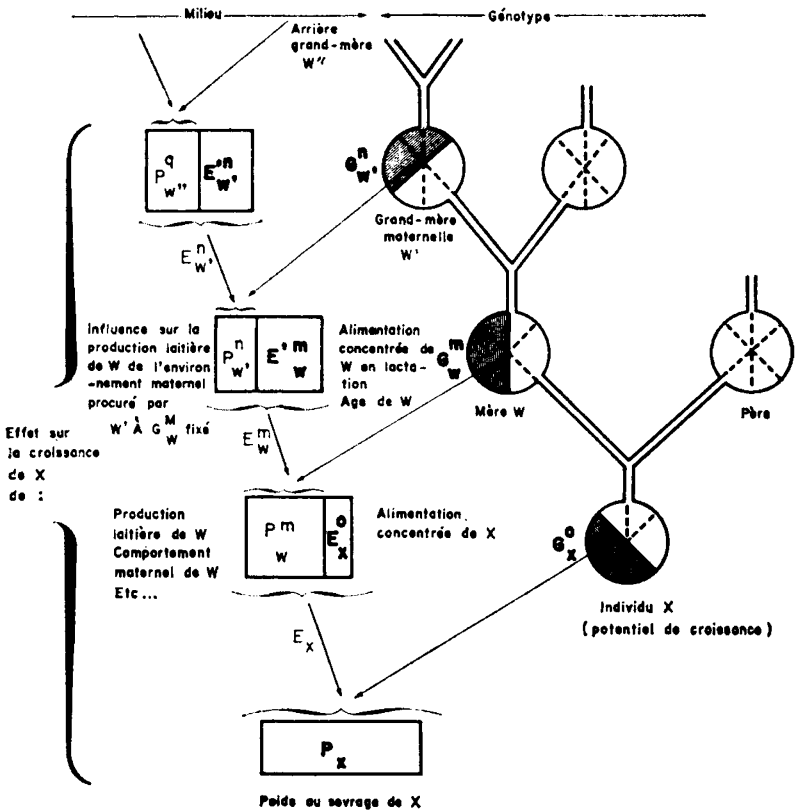
en supposant classiquement l'indépendance des effets génétiques ( $G^o_x, G^{m_w}$ ) et des effets de milieu ( $E^o_x, E^{m_w}$ ).

Par rapport à la décomposition classique du phénotype de l'individu ( $P_x$ ) en un effet génétique imputable au génotype de l'individu ( $G^o_x$ ) et un effet de milieu ( $E_x$ ), ce modèle revient à isoler dans cet effet de milieu une composante  $P^{m_w}$  imputable à une caractéristique ( $m$ ) de la mère  $W$  et qui peut donc en tant que telle être génétiquement déterminée.

L'analyse des phénomènes complexes intervenant sur la relation mère-enfant a conduit certains auteurs à généraliser ce modèle aux ancêtres supérieurs et, en particulier à la grand-mère maternelle.

FIG. 1. — Décomposition d'un caractère en effets direct, maternel, grand maternel, etc. d'après WILLHAM (1963, 1972).

Decomposition of a trait in direct, maternal, grand maternal, etc. effects according to WILLHAM (1963, 1972).



WILLHAM (1972) postule l'existence d'une influence grand-maternelle autre que celle résultant de la transmission des gènes d'effets directs et maternels au petit-fils et à la fille (fig. 1). Autrement dit, on écrit :

$$P^{m_w} = G^{m_w} + E^{m_w}$$

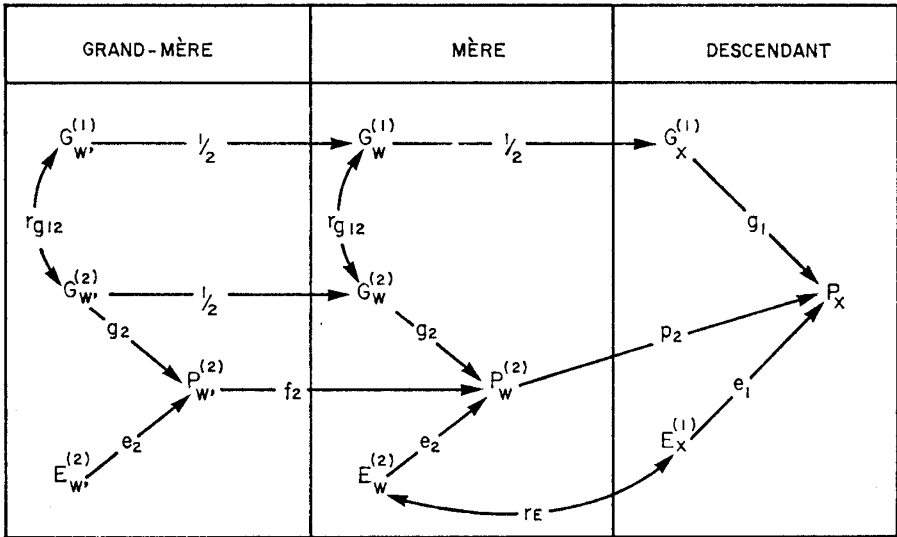
$$E^{m_w} = P^{n_{w'}} + E'^{m_w} \quad (3)$$

avec  
 où  $E'^{m_w}$  est indépendant de  $G^{m_w}$  ( $W'$  mère de  $W$ ).

KOCH (1972) exprime pour sa part cette dépendance sous forme d'un coefficient de régression partielle standardisé (coefficient de piste  $f_2$ ) du phénotype  $P^{(2_w)}$  de la mère responsable de l'influence maternelle sur le phénotype  $P^{(2_w)}$ , homologue de la grand-mère  $W'$ , les valeurs génétiques  $G^{(2_w)}$  et  $G^{(2_w)}$  étant fixées (fig. 2). La chaîne des coefficients de piste peut être prolongée ainsi de génération en génération.

FIG. 2. — Influences directe, maternelle et grand maternelle sur un caractère selon KOCH (1972).  
 Direct, maternal and grand maternal influences on a trait according to KOCH (1972).

$h_1^2 = g_1^2$  : héritabilité de l'effet direct.  
 $h_2^2 = p_2^2 g_2^2$  : héritabilité de l'effet maternel.  
 $f_2$  = coefficient de piste traduisant l'incidence grand maternelle.



Le modèle de FALCONER (1965) où l'effet maternel  $P^{m_w}$  est proportionnel au phénotype centré de la mère ( $P^{m_w} = \alpha P_w$ ) conduit aussi naturellement à un processus récurrent incluant toutes les générations antérieures. En effet, si on écrit, comme FALCONER, le phénotype d'un individu d'une génération  $i$  sous la forme :

$$P_i = A_i + R_i + P^{m_{i-1}} \quad (4)$$

où  $A_i$  et  $R_i$  sont les effets génétiques additifs d'une part, de dominance et de milieu d'autre part :

$$P^{m_{i-1}} = \alpha P_{i-1} \quad (5)$$

avec

$$P_i = A_i + R_i + \alpha[A_{i-1} + R_{i-1} + \alpha[A_{i-2} + R_{i-2} + \alpha(\dots \quad (6)$$

soit, avec l'écriture de WILLHAM (1972) :

$$P_i = G^o_i + E^o_i + G^{m_{i-1}} + E^{m_{i-1}} + G^{n_{i-2}} + E^{n_{i-2}} + \dots \quad (7)$$

Selon que  $\alpha$  est positif ou négatif, l'effet de la seule transmission des gènes directs, donc d'une sélection sur ces seuls effets, pourra être amplifié ou, au contraire réduit voire annihilé par ces effets de milieu ancestraux ( $a$ ). Dans le cas particulier d'un effet de milieu ancestral antagoniste de l'effet des gènes transmis, il va être important d'élucider la question de déterminisme de cette opposition. En effet si l'incidence du milieu est prépondérante, on pourra malgré tout, par des techniques appropriées d'élevage ou des corrections statistiques, pratiquer une sélection efficace même si les individus génétiquement supérieurs ne le sont pas phénotypiquement à la génération d'observation. Sinon il faudra s'interroger sur l'opportunité de la sélection.

### III. — Analyse de la variation entre races des effets directs et maternels

1) Depuis une trentaine d'années, on assiste, sous l'impulsion du développement des échanges mondiaux de reproducteurs et de l'attrait que suscite la pratique de croisements commerciaux dans les principales espèces productrices de viande, à une véritable prolifération des expériences de croisements.

L'objectif est de caractériser les populations disponibles par un minimum de paramètres génétiques permettant de raisonner le choix de la combinaison génétique optimum, aussi bien au niveau d'un caractère que d'une fonction de rentabilité plus globale (MOAV, 1966; HILL, 1971).

A de rares exceptions près, dont l'expérience conduite par TAYLOR (1977) chez les bovins, on raisonne donc sur des modèles statistiques à effets fixes puisqu'on a à faire à un nombre généralement limité de populations que l'on met en concurrence pour des raisons bien précises.

Les paramètres génétiques à estimer se rattachent aux trois composantes génétiques classiques de la décomposition de FISHER (effets additifs, de dominance et d'épistasie). À cet égard, la tendance qui prévaut actuellement, en sélection animale, dans l'analyse des croisements est d'utiliser les paramètres suivants, à l'instar de DICKERSON (1969, 1972) :

—  $g$  valeur génétique moyenne d'une race (exprimée en écart à la moyenne  $\mu$  de l'ensemble des races pures testées),

—  $h$  effet d'hétérosis,

—  $r$  effet de perte de recombinaison épistatique.

Les effets d'hétérosis concernent essentiellement des effets génétiques de dominance ainsi qu'une fraction d'épistasie dite « épistasie-trans » qui met en jeu des interactions entre gènes de chromosomes parentaux différents. Les effets de recombinaison épistatique tels que les formule DICKERSON (1972) correspondent aux interactions épistatiques cis entre gènes d'un même gamète parental et dont l'altération résulte du phénomène de recombinaison à la méiose.

(a) La covariance mère-fille est égale dans le modèle (4) à  $\left(\frac{\text{Var A}}{2 - \alpha}\right) + \alpha \text{Var P}$  quand  $|\alpha| < 2$ .

Elle est donc négative, nulle, positive selon que  $\alpha$  est inférieur, égal ou supérieur à  $\alpha_r = 1 - \sqrt{1 + h^2}$  respectivement ( $1 - \sqrt{2} < \alpha_r < 0$ ). Quand cette covariance est nulle, voire négative, la sélection peut toutefois rester efficace. Ainsi en est-il de la sélection intra-portée si  $\alpha > -1/2$ , soit, en particulier, lorsque la covariance mère-fille est nulle (expérience de FALCONER, 1965).

Ces derniers effets apparaissent lorsqu'on met en reproduction des géniteurs croisés. Ils seraient nuisibles d'après DICKERSON du fait de la destruction de balances internes favorables, sélectionnées dans les races pures.

En présence d'effets maternels, on est conduit, compte tenu de l'écriture de WILLHAM à appliquer cette décomposition génétique aux effets directs des produits (d'où les paramètres  $g^o$ ,  $h^o$ ,  $r^o$ ) et aux effets maternels du parent femelle ( $g^m$ ,  $h^m$ ,  $r^m$ ), en considérant, si besoin est, certaines interactions entre ces deux groupes d'effets. La décomposition peut être complétée en incluant d'autres effets indirects (paternels; grand-maternels...). Elle a été clairement explicitée par DICKERSON (1972) pour les principaux types de croisements continus et discontinus préconisés en amélioration génétique des animaux.

2) Une méthode simple d'estimation des effets  $g^o$ ,  $g^m$ ;  $h^o$ ,  $h^m$ ;  $r^o$ ,  $r^m$  consiste à évaluer les valeurs moyennes observées des différents croisements à leur décomposition théorique avec les contraintes adéquates sur les paramètres à estimer ( $\Sigma g^o = 0$ ;  $\Sigma g^m = 0$ ). Un exemple relatif à une expérience de croisements entre races Angus et Charolaise réalisée en Argentine est donné aux tableaux 1 et 2. Lorsqu'on dispose de croisements surnuméraires par rapport au nombre de paramètres indépendants à estimer, on peut avoir recours à un modèle de moindres carrés prenant en compte à travers la matrice des variances et covariances des erreurs d'échantillonnage, les déséquilibres d'effectifs selon les croisements et les ajustements préalables pour des facteurs de variations systématiques non génétiques (KOGER *et al.*, 1975).

TABLEAU I

Exemple de décomposition des types génétiques selon les paramètres de Dickerson lors d'une expérience de croisements entre races Angus (A) et Charolaise (C) (d'après MIQUEL *et al.*, 1978, non publié)

Decomposition of breeding types according to Dickerson's parameters in a crossbreeding experiment involving Angus and Charolais breeds (from MIQUEL *et al.*, 1978, unpublished)

Types génétiques <sup>(b)</sup>	Paramètres <sup>(a)</sup>							
	$\mu$	$g^o$		$g^m$		$h^o$	$h^m$	$r^o$
		A	C	A	C			
A . . . . .	1	1	0	1	0	0	0	0
C . . . . .	1	0	1	0	1	0	0	0
CA . . . . .	1	1/2	1/2	1	0	1	0	0
CA <sup>2</sup> . . . . .	1	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1	1/2
CA × A . . . . .	1	3/4	1/4	1	0	1/2	0	1/4
A × CA . . . . .	1	3/4	1/4	1/2	1/2	1/2	1	1/4
C × CA . . . . .	1	1/4	3/4	1/2	1/2	1/2	1	1/4

(a) :  $g$ ,  $h$ ,  $r$ , symbolisent la valeur génétique moyenne raciale, l'effet d'hétérosis et l'effet de recombinaison épistatique respectivement;  $o$  et  $m$  correspondent aux effets directs et maternels.

(b) : Le type génétique du mâle est indiqué en premier.

TABLEAU 2

Estimées des paramètres du tableau 1

Estimated parameters from Table 1

Types génétiques Paramètres	$\frac{A + C}{2}$ (c)	CA	CA <sup>2</sup>	CA × A	A × CA	C × CA
	$\mu$ . . . . .	1	0	0	0	0
$g^o_A$ (d) . . . . .	0	0	0	0	1	-1
$g^m_A$ (d) . . . . .	-1	-1	-2	2	0	2
$h^o$ . . . . .	0	2	2	-2	0	-2
$h^m$ . . . . .	-1	-1	-2	1	1	2
$r^o$ . . . . .	0	0	4	0	-2	-2

(c) : On a regroupé les 2 races pures.

(d) : Équivalent à la demi-différence entre A et C du fait des contraintes :  $g^o_A + g^o_B = 0$ ;  $g^m_A + g^m_B = 0$ .

Ces méthodes d'estimation conduisent à se poser la question concomitante de la planification des dispositifs de croisements à mettre en œuvre et de leur efficacité.

Nous rappellerons simplement à cet égard les principaux plans de croisements qui peuvent être réalisés en vue de l'estimation des paramètres définis précédemment.

a) Les valeurs génétiques moyennes directe et maternelle s'obtiennent aisément à partir de dispositifs factoriels. Ces modèles ont été très largement étudiés du point de vue théorique; de nombreuses variantes existent à cet égard dans l'écriture du modèle et la terminologie des paramètres. LEFORT (1977) a récemment fait le point sur les trois modèles classiques d'analyse des diallèles sans diagonale et indiqué les relations de passage entre les paramètres de ces différents modèles.

Le diallèle complet avec production simultanée d'animaux  $F_1$  et parentaux permet en outre l'estimation des effets d'hétérosis directs spécifiques et global. Il est à noter que ce dispositif autorise l'estimation d'interactions entre effets génétiques directs et maternels (qualifiée généralement d'effet de réciprocité spécifique). Un écueil pratique important réside dans l'interprétation qu'on peut donner des effets maternels. La quantité estimée suppose l'égalité des niveaux génétiques directs des parents mâles et femelles d'une même souche. Cette condition peut être difficile à réaliser du fait de la sélection qui s'exerce sur la population des mâles disponibles commercialement, plus particulièrement en insémination artificielle. De plus l'évaluation du biais est très difficile. Enfin, il faut proscrire l'usage qui est fait du calcul de la corrélation entre les valeurs génétiques moyennes directe ( $g^o$ ) et maternelle ( $g^m$ ) d'une même race. Outre le fait qu'une telle corrélation n'a guère de sens pour un modèle à effets fixés, elle se trouve également biaisée négativement (MATHERON, 1973).

b) L'estimation de l'hétérosis maternel ( $h^m$ ) nécessite le contrôle d'une génération supplémentaire. Les divers schémas expérimentaux possibles ont été discutés



notamment par WILLHAM (1968), RASTOGI et CHEVALET (1973), FOULLEY (non publié) dans le cas particulier de croisements entre trois races. D'un point de vue pratique, on peut distinguer deux types de schéma selon qu'on utilise ou non des reproducteurs mâles croisés (tabl. 3). Lorsque les mâles sont uniquement de race pure, on a le choix entre :

TABLEAU 3

*Méthodes d'estimation des effets d'hétérosis maternel ( $h^m$ )  
lors de croisements entre trois populations*  
*Estimation of maternal heterosis effect ( $h^m$ )  
from crossbreeding results between three populations*

Schéma	Comparaison effectuée	Estimation	Types génétiques à produire
1	$\frac{I}{2} [C(AB + BA) - (CA + CB)]$ $\frac{I}{6} \Sigma_3R(\varphi cr) - \frac{I}{6} \Sigma_2R$	$\bar{h}_{AB}^m + \frac{I}{4} r_{AB}^o$ $\bar{h}^m + \frac{I}{4} r^o$	Croisements 2 races Croisements 3 races avec mères croisées (BOURGES, FORT-ROBINSON)
2	$\frac{I}{4} [A(AB + BA) + B(BA + AB) - (AB + BA) - (AA + BB)]$ $\frac{I}{12} \Sigma CR(\varphi cr) - \frac{I}{12} \Sigma_2R - \frac{I}{6} \Sigma P$	$\bar{h}_{AB}^m + \frac{I}{4} r_{AB}^o$ $\bar{h}^m + \frac{I}{4} r^o$	Purs Croisements 2 races Croisements en retour avec mères croisées
3	$\frac{I}{6} \Sigma_3R(\varphi cr) - \frac{I}{6} \Sigma_3R(\delta cr)$	$\bar{h}^m - \bar{h}^p$	Croisements 3 races avec utilisation de parents mâles et femelles croisés
4	$\frac{I}{4} [A(AB + BA) + B(AB + BA) - (AB + BA)A - (AB + BA)B]$ $\frac{I}{12} \Sigma CR(\varphi cr) - \frac{I}{12} \Sigma CR(\delta cr)$	$\bar{h}_{AB}^m - \bar{h}_{AB}^p$ $\bar{h}^m - \bar{h}^p$	Croisements en retour avec utilisation de parents purs et croisés (WILLHAM, 1968)
5	$\frac{I}{2} [C(AB + BA) - (CA + CB) - (AB + BA)C + (AC + BC)]$	$\bar{h}_{AB}^m - \bar{h}_{AB}^p$	Croisements 2 races et 3 races avec utilisation de parents purs et croisés (RASTOGI et CHEVALET, 1973)

$\bar{h}_{AB}^m$  : effet d'hétérosis maternel spécifique.

$\bar{h}_{AB}^p$  : effet d'hétérosis paternel spécifique.

$r_{AB}^o$  : effet de recombinaison épistatique directe spécifique.

$\bar{h}^m$  : effet d'hétérosis maternel moyen.

$\bar{h}^p$  : effet d'hétérosis paternel moyen.

$r^o$  : effet de recombinaison épistatique direct moyen,

$\Sigma_2R$ ,  $\Sigma_3R$ ,  $\Sigma CR$  : Croisements 2 races, 3 races et en retour respectivement.

$\delta cr$ ,  $\varphi cr$  : mâles et femelles croisés.

— d'une part, la réalisation de croisements à 2 races et à 3 races à partir de femelles pures et croisées,

— d'autre part, la production d'animaux purs, croisés 2 races et croisés en retour.

La première option est la plus fréquemment choisie et a été retenue, par exemple, pour les bovins à viande dans l'expérience I.N.R.A. de Bourges portant sur les races Maine-Anjou, Charolaise et Limousine et dans celle américaine de Fort Robinson concernant les races Hereford, Angus et Shorthorn (CUNDIFF *et al.*, 1974).

Les dispositifs faisant intervenir non seulement des mères mais aussi des pères croisés présentent des avantages quant à la validité des estimations puisqu'elles permettent de s'affranchir de certaines hypothèses telles que celle de l'absence d'effets de recombinaison épistatique et celle de la linéarité de l'hétérosis 3 races qui ne sont plus nécessaires dans les schémas 4 (WILLHAM, 1968) et 5 (RASTOGI et CHEVALET, 1973) du tableau 3.

c) L'estimation des effets de recombinaison épistatique nécessite le contrôle de la deuxième génération ( $F_2$  et croisement en retour avec 2 races; croisements

TABLEAU 4

*Effets d'hétérosis direct ( $h^o$ ) et maternel ( $h^m$ ) et de recombinaison épistatique direct ( $r^o$ ) et maternel ( $r^m$ ) lors de croisements entre deux races*

*Direct and maternal heterosis ( $h^o$ ,  $h^m$ ) and recombination loss effects ( $r^o$ ,  $r^m$ ) in crosses between two breeds*

Paramètres	$\mu$	$h^o$	$h^m$	$r^o$	$r^m$
Types génétiques					
P	1	0	0	0	0
$F_1$	1	1	0	0	0
$F_2$	1	1/2	1	1/2	0
$F_3$	1	1/2	1/2	1/2	1/2
$B_1$	1	1/2	1	1/4	0
$B_2$	1	1/2	0	1/4	0

P : Moyenne des races parentales ( $P = \mu$ ).

$B_1$ ,  $B_2$  : Moyennes des 2 croisements en retour avec mères et pères croisés respectivement.

$h^o$ ,  $h^m$  : Effets d'hétérosis direct et maternel respectivement.

$r^o$ ,  $r^m$  : Effets de recombinaison épistatique direct et maternel respectivement.

Les coefficients de pondération de ces effets sont calculés comme la proportion maximum de gamètes recombinés parmi les gamètes utiles intervenant dans la formation des zygotes des individus ( $r^o$ ) ou de leurs mères ( $r^m$ ).

(a) : P,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$ ,  $B_1$  (Clay Center)

$$r^o = 4(F_2 - B_1)$$

$$r^m = 2(F_3 + B_1) - 3F_2 - \frac{1}{2}(F_1 + P)$$

(b) :  $B_2$  au lieu de  $B_1$ .

$$r^o = 4B_2 - 2(P + F_1)$$

$$r^m = 2(F_3 - B_2) - F_2 + \frac{1}{2}(F_1 + P)$$

entre 2 et 3 races avec 3 races en comparaison) pour les effets directs et de la troisième génération pour les effets maternels.

A titre d'illustration, on a indiqué au tableau 4 comment interviennent ces effets de recombinaison lors de générations successives de croisements entre 2 races ( $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  et croisés en retour avec des mères ( $B_1$ ) ou des pères croisés ( $B_2$ )) ainsi que les estimateurs correspondants pour les effets directs ( $r^o$ ) et maternels ( $r^m$ ) selon que l'on réalise l'un ou l'autre des croisements en retour.

En fait, on sera dans la pratique intéressé par le chiffrage des éventuelles pertes de recombinaison épistatique non en soi mais par rapport à la fraction d'hétérosis retenu dans l'optique, en particulier, de juger l'intérêt de la création d'une population synthétique par rapport à la pratique des croisements rotatifs. Ainsi, par exemple, une lignée synthétique constituée à parts égales de 3 races permet d'espérer le même niveau de rétention de l'hétérosis ( $2/3 h^o$  et  $2/3 h^m$ ) qu'un croisement alternatif. La différence réside alors dans le niveau espéré des pertes de recombinaison épistatique ( $2/3$  contre  $2/9$  respectivement).

Toutefois, la dimension et la maîtrise (en particulier dans l'échantillonnage des reproducteurs) que suppose la réalisation de telles expérimentations les rendent difficilement envisageables dans de grosses espèces. Un tel programme est pourtant en cours (1972-1979) chez les bovins afin de mesurer les effets directs et maternels et les effets d'hétérosis et de recombinaison épistatique entre races Angus et Hereford à partir des animaux purs,  $F_1$ ,  $F_2$ ,  $F_3$  et croisés en retour. En planifiant le contrôle de 3 000 vaches et 2 500 veaux, on compte estimer la différence entre les  $F_3$  et la moyenne des purs, soit  $\frac{1}{2} (h^o + h^m + r^o + r^m)$  avec un écart-type de 2,5 p. 100 pour un caractère à coefficient de variation de 20 p. 100 (Anonyme, 1975).

#### IV. — Analyse des effets directs et maternels intra-races

1) L'objectif est d'effectuer l'analyse classique de la variabilité génétique et phénotypique d'une population en prenant compte les effets directs et maternels des gènes. Cette analyse doit permettre d'une part d'apprécier l'importance respective de ces deux types d'effets dans la variance génétique — en particulier d'origine additive — et d'autre part d'appréhender la nature et l'ampleur de la liaison entre ces deux sources de variation directe et maternelle.

Les principaux paramètres génétiques caractéristiques (héritabilités des effets directs et maternels et leur corrélation génétique) étant connus, on va être amené à s'interroger sur leur incidence à des fins de sélection, en particulier sur l'efficacité potentielle de la sélection à court et à long terme, sur l'opportunité de spécialiser plus ou moins cette sélection vers l'un ou l'autre de ces effets et en dernier lieu sur les meilleures méthodes et critères de sélection à mettre en œuvre à ces fins.

A cet égard, VAN VLECK *et al.* (1977) ont bien mis en évidence à propos du poids au sevrage chez les bovins, l'effet freinateur qu'induit un antagonisme génétique entre effets directs et maternels sur l'efficacité à long terme d'une sélection de population conduite en race pure. Dans cette même hypothèse, on pourrait également se demander quel est, en définitive, le bilan de la sélection séquentielle des mâles réalisée actuellement sur la croissance dans les schémas de sélection pour une utilisation en race pure, bovine et ovine à viande notamment et qui comprend les phases successives suivantes :

- choix sur ascendance maternelle d'après l'index femelle soit d'après les performances des demi-germains maternels du jeune mâle;
- choix sur performance propre;
- choix sur performance moyenne des descendants de 1<sup>re</sup> génération puis de seconde génération.

A ce propos, HANRAHAN (1976) a comparé les efficacités théoriques d'une sélection individuelle et d'une sélection sur descendance selon que la souche est utilisée en race pure ou comme lignée mâle de croisement terminal.

Enfin, VAN VLECK (1970, 1976) a montré comment établir les indices de sélection pour un objectif composite où interviennent simultanément, selon des coefficients de pondération connus, des effets génétiques directs et des effets maternels voire grand-maternels.

Pour toutes les questions, les conclusions dépendent souvent étroitement de la valeur des trois paramètres génétiques ( $h^2_o$ ,  $h^2_m$ ,  $r_{gom}$ ) indiqués précédemment; c'est pourquoi la connaissance de ces paramètres s'avère particulièrement cruciale pour la prévision des effets de la sélection.

Une première indication quant à l'existence d'effets maternels est fournie par l'observation d'une discordance entre estimations de l'héritabilité obtenues à partir de différents types d'apparentés tels que demi-germains paternels, demi-germains maternels, père-enfant et mère-enfant (BONAITI, 1978).

En fait, lorsqu'on dispose de plusieurs types d'apparentés convenablement choisis, il est possible d'affiner l'analyse.

2) L'expression théorique des relations entre apparentés en présence d'effets maternels résulte alors simplement de l'application des expressions a priori plus ou moins complexes de la covariance entre apparentés (FISHER, 1918; WRIGHT, 1921, 1922; MALECOT, 1948; GILLOIS, 1964; GALLAIS, 1970; CHEVALET, 1971) à un caractère décomposé selon l'écriture de WILLHAM (cf. formules 1 et 2).

Ainsi, dans le cas simple d'une population panmictique de grand effectif, la covariance entre deux individus X et Y non consanguins (issus des mères W et Z respectivement) s'écrit, sous l'hypothèse d'un seul locus pléiotropique ou de plusieurs loci indépendants ne manifestant pas d'épistasie :

$$\begin{aligned} \text{Cov}(P_x, P_y) &= 2\Phi_{xy} \text{Var } A^o + U_{xy} \text{Var } D^o \\ &+ 2\Phi_{wz} \text{Var } A^m + U_{wz} \text{Var } D^m \\ &+ (2\Phi_{xz} + 2\Phi_{yw}) \text{Cov}(A^o, A^m) + (U_{xz} + U_{yw}) \text{Cov}(D^o, D^m) \\ &+ \alpha \text{Var } E^o + \beta \text{Cov}(E^o, E^m) + \gamma \text{Var } E^m \end{aligned} \quad (8)$$

où :

- $\Phi$  est le coefficient de parenté de Malecot entre les individus X et Y.
- $U_{xy}$  est la probabilité que les deux gènes présents à un locus chez X soient identiques aux deux gènes présents au même locus chez Y;  $U_{xy}$  correspond donc à la probabilité  $\delta_9 + \delta_{12}$  des situations 9 et 12 d'identité de GILLOIS (1964).
- Les neuf premiers termes représentent les composantes génétiques de la variance relatives aux effets additifs directs ( $\text{Var } A^o$ ) et maternels ( $\text{Var } A^m$ ) et aux effets de dominance directs ( $\text{Var } D^o$ ) et maternels ( $\text{Var } D^m$ ) ainsi que les composantes génétiques de la covariance entre effets directs et maternels d'origine additive ( $\text{Cov } A^o A^m$ ) et de dominance ( $\text{Cov } D^o D^m$ ).

— Les trois dernières composantes se rapportent aux effets de milieu et résultent du développement de  $\text{Cov}(E^o_x + E^m_w, E^o_y + E^m_z)$ .

TABLEAU 5

Exemples d'expression de la covariance entre apparentés  
en présence d'effets direct (o) et maternel (m)  
Composition of some covariances between relatives when direct (o) and  
maternal (m) effects are considered

Relations	Composantes de la variance et de la covariance								
	Var A <sup>o</sup>	Var D <sup>o</sup>	Cov A <sup>o</sup> A <sup>m</sup>	Cov D <sup>o</sup> D <sup>m</sup>	Var A <sup>m</sup>	Var D <sup>m</sup>	Var E <sup>o</sup>	Cov E <sup>o</sup> E <sup>m</sup>	Var E <sup>m</sup>
Var P <sub>x</sub> . . . . .	1	1	1	0	1	1	1	0	1
Cov (A <sub>x</sub> <sup>o</sup> + A <sub>x</sub> <sup>m</sup> , P <sub>x</sub> ) . . . . .	1	0	3/2	0	1/2	0	0	0	0
Père descendant . . . . .	1/2	0	1/4	0	0	0	0	0	0
Mère descendant . . . . .	1/2	0	5/4	1	1/2	0	0	1	0
Germain . . . . .	1/2	1/4	1	0	1	1	0	0	1
Intra-germain . . . . .	1/2	3/4	0	0	0	0	1	0	0
Demi-germain paternels et cousins maternels . . . . .	3/8	1/8	1/2	0	1/2	1/4	0	0	0
3/4 germains (pères : frères et mères : demi-sœurs paternelles) . . . . .	5/16	1/16	1/4	0	1/4	0	0	0	0
Demi-germain paternels . . . . .	1/4	0	0	0	0	0	0	0	0
Demi-germain maternels . . . . .	1/4	0	1	0	1	1	0	0	1
Oncle (tante) paternel, neveu ou nièce . . . . .	1/4	0	1/4	0	0	0	0	0	0
Oncle (tante) maternel, neveu ou nièce . . . . .	1/4	0	3/4	1/4	1/2	0	0	0	0
Doubles cousins (pères : frères et mères : sœurs)	1/4	1/16	1/2	0	1/2	1/4	0	0	0
Doubles cousins (2 sexes opposés germains) . . . . .	1/4	1/16	1/2	0	0	0	0	0	0
Trois demi-cousins (cousins par les pères et 1/2 cousins par les mères)	3/16	1/32	1/4	0	1/4	0	0	0	0
Cousins paternels (pères : frères) (a) . . . . .	1/8	0	0	0	0	0	0	0	0
Cousins maternels (mères : sœurs) . . . . .	1/8	0	1/2	0	1/2	1/4	0	0	0
Cousins (par sexes opposés) (b) . . . . .	1/8	0	1/4	0	0	0	0	0	0
Demi-cousins paternels . . . . .	1/16	0	0	0	0	0	0	0	0
Demi-cousins maternels . . . . .	1/16	0	1/4	0	1/4	0	0	0	0
Demi-cousins (sexes oppo- sés demi-germain) . . . . .	1/16	0	1/8	0	0	0	0	0	0

(a) Aussi demi-oncle (tante) paternel-neveu ou nièce.

(b) Aussi demi-oncle (tante) maternel-neveu ou nièce.

—  $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$  sont des indicatrices de ces composantes; compte tenu de l'hypothèse d'indépendance des  $E^o$  entre elles, des  $E^m$  entre elles et des  $E^o_x$  avec les  $E^m_y$  si  $X$  diffère de  $Y$ , ces covariances ne vont généralement pas jouer sauf si les individus indicés sont identiques, en particulier :

— lorsque les individus  $X$  et  $Y$  ont la même mère ( $W = Z$ ), il apparaît alors la composante non génétique  $\text{Var } E^m$  due au milieu commun maternel;

— lorsque les individus  $X$  et  $Y$  sont mère et descendant respectivement,  $W$  s'identifie alors à  $Y$  d'où l'existence de la composante  $\text{Cov}(E^o_w, E^m_w)$  qui peut jouer un rôle important, comme le laissent à penser certains faits expérimentaux.

Le tableau 5 donne la décomposition théorique des principales relations entre apparentés qu'on rencontre généralement sur deux générations successives dans les espèces animales.

Cette décomposition permet d'ailleurs de mieux appréhender les causes de discordance observées entre estimations classiques de l'héritabilité selon les types d'apparentés utilisés.

3) Le modèle théorique de décomposition des effets étant défini, il reste maintenant à considérer la façon d'estimer ces diverses composantes :

a) Une première méthode simple consiste à égaliser les covariances observées pour les différents types d'apparentés disponibles à leurs espérances. On a alors à résoudre un système de  $n$  équations à  $n$  inconnues;  $n$  est le nombre de composantes estimables du modèle théorique, soit, dans le cadre du modèle simple (8) défini précédemment, au maximum neuf composantes dont six génétiques (trois additives et trois de dominance) et trois de milieu. Le système s'écrit donc :

$$Y_i = \sum_{j=1}^N d_{ij} \theta_j \quad (9)$$

où  $Y_i$  est la covariance observée pour le  $i^{\text{ème}}$  type d'apparentés;

$\theta_j$  la  $j^{\text{ème}}$  composante à estimer;

$d_{ij}$  le coefficient de pondération de cette composante  $\theta_j$  dans la  $i^{\text{e}}$  covariance.

C'est la démarche qui a été généralement suivie jusqu'alors, en particulier chez les bovins à viande.

Le tableau 6 donne une illustration simple de cette méthode pour l'estimation des composantes additives et donc des héritabilités et corrélation génétique à partir de trois relations (demi-germains paternels; demi-cousins; demi-oncle maternel, neveu ou nièce) très fréquemment utilisées (KOCH, 1972; FOULLEY et MENISSIER, 1974).

Lorsque le nombre de relations entre apparentés est plus grand que le nombre d'inconnues, les auteurs s'en remettent souvent, à l'instar d'EISEN (1967), à une méthode d'estimation par moindres carrés avec minimisation de :

$$\sum_i (y_i - \sum_j d_{ij} \hat{\theta}_j)^2 \quad (10)$$

Ces approches offrent toutefois de graves inconvénients. Elles ne permettent pas pratiquement d'estimer la précision des estimées obtenues. Elles conduisent en outre à une exploitation non optimum de l'information puisqu'on ne tient pas compte du fait que certains individus vont intervenir plusieurs fois dans différentes relations entre apparentés.

TABLEAU 6

Exemple d'estimation simple des composantes génétiques additives directe et maternelle de la variance ( $Var A^o$ ,  $Var A^m$ ) et covariance ( $Cov (A^o, A^m)$ )

A simple estimation of direct and maternal additive genetic variances ( $Var A^o$ ,  $Var A^m$ ) and covariance ( $Cov (A^o, A^m)$ )

Relation	Valeur théorique			Valeur observée
	Var $A^o$	Cov ( $A^o A^m$ )	Var $A^m$	
Demi-germains paternels . . .	1/4	0	0	$Y_1$
Demi-cousins maternels . . .	1/16	1/4	1/4	$Y_2$
Demi-tante maternelle, neveu ou nièce . . . . .	1/8	1/4	0	$Y_3$

$$D'où \widehat{Var A^o} = 4Y_1$$

$$\widehat{Cov (A^o A^m)} = -2Y_1 + 4Y_3$$

$$\widehat{Var A^m} = Y_1 + 4Y_2 - 4Y_3$$

$$\widehat{h^2_o} = \frac{\widehat{Var A^o}}{\widehat{Var P}} : \text{héritabilité des effets directs}$$

$$\widehat{h^2_m} = \frac{\widehat{Var A^m}}{\widehat{Var P}} : \text{héritabilité des effets maternels}$$

$$\widehat{h^2_t} = \frac{\widehat{Var A^o} + 3/2 \widehat{Cov(A^o, A^m)} + 1/2 \widehat{Var A^m}}{\widehat{Var P}} : \text{héritabilité totale au sens de DICKERSON}$$

$$\widehat{r_{g,m}} = \frac{\widehat{Cov (A^o, A^m)}}{\sqrt{\widehat{Var A^o} \cdot \widehat{Var A^m}}} : \text{corrélation génétique entre les effets direct et maternel.}$$

b) C'est pourquoi d'autres méthodes ont été proposées en vue d'une meilleure exploitation de l'information globale caractérisée a priori par la matrice  $V = Cov (PP')$  des variances et covariances des phénotypes de tous les individus :

$$V = \sum_j d_j \theta_j \quad (II) (*)$$

Il s'agit :

— soit d'estimateurs basés sur le maximum de vraisemblance (CHEVALET, 1976ab; THOMPSON, 1976);

— soit d'estimateurs quadratiques tels que ceux proposés par MATHERON *et al.* (1974) ou ceux à norme minimum discutés notamment par CHEVALET (1976a).

Ces méthodes plus sophistiquées soulèvent toutefois des difficultés aussi bien d'ordre théorique que numérique ainsi que l'a bien montré CHEVALET (1976a). Seuls d'ailleurs, les estimateurs du maximum de vraisemblance ont fait l'objet d'applications pratiques (CHEVALET, 1976b chez le Lapin et THOMPSON, 1976 sur le *Tribolium*), les estimations quadratiques donnant jusqu'alors des résultats instables.

(\*) Les  $\theta_j$  sont les composantes à estimer et les  $d_j$  des matrices de dimension égale au nombre d'individus ou de fratries et qui sont composées de coefficients de parenté (ou d'identité) et d'indicatrices.

4) Les limites de ces méthodes d'estimation sont de trois ordres qui touchent à la confusion des composantes, aux sources de biais et à la précision des estimations :

a) Il est fréquent du fait d'une absence ou d'une insuffisance de planification que certaines composantes ne soient pas dissociables les unes des autres, car affectées de coefficients proportionnels dans les diverses relations étudiées. C'est le cas fréquemment lorsque les animaux étudiés appartiennent à une seule et même génération. MATHERON (1977, non publié) et CHEVALET (1976b) dans une application au lapin se voient confrontés à ce problème et ne peuvent dissocier la variance des effets maternels ( $\text{Var } A^m$ ) de la covariance génétique additive entre effets directs et maternels  $\text{Cov}(A^o A^m)$ .

b) Négliger consciemment ou non certaines composantes constitue bien entendu une source de biais dans l'estimation des autres. Tel est souvent le cas pour les effets d'épistasie lorsqu'ils interviennent, comme par exemple chez les germains et certains cousins.

Une autre cause très importante de biais réside dans l'utilisation de la relation mère-enfant. De nombreux auteurs oublient ou négligent dans la décomposition théorique de la covariance les termes environnementaux. En effet formellement ces termes résultent de l'expression :

$\text{Cov}(E^o_1 + E^m_2, E^o_2 + E^m_3)$  en désignant par 1, 2, 3 le produit, sa mère et sa grand-mère respectivement.

Si, on peut accepter l'hypothèse de nullité du terme  $\text{Cov}(E^o_1, E^o_2 + E^m_3)$ , il n'en est pas de même pour le terme  $\text{Cov}(E^m_2, E^o_2 + E^m_3)$ , dont on prend en compte la première composante  $\text{Cov}(E^m_2, E^o_2)$  dans le modèle classique et la seconde  $\text{Cov}(E^m_2, E^m_3)$  dans le modèle avec effet grand-maternel. Cela est pleinement justifié pour certains caractères. On a pu ainsi montrer que des génisses lourdes au sevrage du fait du régime alimentaire  $|E^o_2|$  (TOTUSEK, 1968 cité par KOCH, 1972) ou du niveau de lactation de leurs mères (à potentiel génétique laitier fixé)  $|E^m_3|$  (MANGUS et BRINKS, 1971; CUNDIFF, 1973) s'avèrent en moyenne de moins bonnes nourrices  $|E^m_2|$  pour leurs veaux. Considérer ce terme nul alors qu'il est négatif entraîne automatiquement une diminution de la covariance  $\text{Cov}(A^o A^m)$  entre effets additifs direct et maternel.

Les estimations effectuées par KOCH (1972) sur le poids au sevrage de 4 060 veaux Hereford illustrent très bien ce phénomène. Disposant de 6 relations entre apparentés (demi-germains paternels, demi-germains maternels; mère-enfant, père-enfant, demi-cousins, demi-oncle (ou tante) maternel-neveu ou nièce), il effectue 6 estimations de composantes à partir de 4 relations. Si on considère l'estimée de la corrélation génétique entre effets directs et maternels, celle-ci est de 0 — 0,44 et — 0,78 dans les 3 calculs utilisant la relation mère-enfant alors qu'elle n'est que de 0; — 0,08 et — 0,08 pour les 3 autres où cette relation ne figure pas. FOULLEY et MENISSIER (1974) ont observé le même phénomène pour le poids au sevrage en race Charolaise à partir des relations demi-germains paternels, demi-cousins et, soit demi-tante, neveu ou nièce ( $r_g = -0,07$ ), soit mère-enfant ( $r_g = -1,14$ ).

Une bonne partie des valeurs négatives de la corrélation génétique entre effets directs et maternels figurant dans la littérature (MENISSIER, 1976 pour les bovins) sont certainement dues à cet usage abusif de la relation mère-enfant.

c) Indépendamment des risques de biais, un des problèmes majeurs de ces méthodes d'estimation de la variabilité génétique directe et maternelle demeure le niveau de précision auquel on peut prétendre. Un premier handicap est que



dans beaucoup d'études, la méthode utilisée n'autorise pas d'estimation de cette précision. Le calcul rigoureux de celle-ci n'est d'ailleurs pas aisé compte tenu du déséquilibre fréquent des données. On a alors recours aux techniques de simulation (CHEVALET, 1976b) ou l'on fait l'approximation d'utiliser les formules valables pour le cas équilibré (THOMPSON, 1976). Les effectifs et la planification des accouplements à réaliser sont bien entendu des éléments déterminants à cet égard ainsi que le montrent clairement l'étude d'EISEN (1967) et la discussion qu'en a faite THOMPSON (1976). La taille et la complexité des dispositifs préconisés sont tels qu'on pourra difficilement envisager de les appliquer aux grosses espèces domestiques. Et lorsqu'on considère les applications de tels dispositifs relativement sophistiqués qui ont été faites sur les espèces de laboratoire, on reste inmanquablement, sinon déçu, tout du moins modeste, quant à leur efficacité compte tenu des niveaux de précision atteints. L'analyse statistique qu'a donnée THOMPSON (1976) de l'expérience de BONDARI (1971) portant sur plus de 2 000 larves de *Tribolium* et planifiée en deux types de familles (208 du type *a* et 123 du type *b*) selon un dispositif suggéré par WILLHAM, est très éloquente à ce propos! (tabl. 7). De façon générale, la prise en compte des effets maternels dans l'estimation des paramètres génétiques apparaît très onéreuse en précision. THOMPSON (1976) estime, qu'à nombre égal d'observations et en considérant un dispositif optimum, la variance d'échantillonnage de l'héritabilité est trois à cinq fois plus grande que dans la situation où on ne s'intéresse qu'aux seuls effets directs.

TABLEAU 7

*Précision de l'estimation des composantes directe et maternelle de la variance et covariance : exemple du poids de la pupa chez Tribolium castaneum (THOMPSON, 1976)*  
*Accuracy of estimated direct and maternal components of variance and covariance : illustration with data on pupa weight in Tribolium castaneum (THOMPSON, 1976)*

	Paramètres estimés (*)								
	Var P	Var A <sup>o</sup>	Cov A <sup>o</sup> A <sup>m</sup>	Var A <sup>m</sup>	Cov D <sup>o</sup> D <sup>m</sup>	θ <sub>10</sub> (b)	Cov E <sup>o</sup> E <sup>m</sup>	h <sup>2</sup> <sub>o</sub> (c)	h <sup>2</sup> <sub>t</sub> (d)
Estimée	0,843	0,193	0,096	- 0,033	0,175	0,163	- 0,103	0,23	0,38
Écart-type d'erreur	0,026	0,085	0,094	0,180	0,420	0,188	0,306	0,10	0,17

Plus de 2 000 larves ont été mesurées dans une expérience planifiée où interviennent 11 relations entre apparentés sur deux générations.

(a) : Les symboles P, A, D, E, se réfèrent au phénotype, aux effets génétiques additif, de dominance et de milieu respectivement; les indices *o* et *m* correspondent aux effets direct et maternel.

$$(b) : \theta_{10} = \frac{\text{Var } D^o}{4} + \text{Var } D^m + \text{Var } E^m$$

$$(c) : \text{héritabilité des effets directs} : h^2_o = \frac{\text{Var } A^o}{\text{Var } P}$$

$$(d) : \text{héritabilité totale au sens de DICKERSON} : h^2_t = \text{Cov } (A^o + A^m, P) / \text{Var } P.$$

$$\text{Soit } h^2_t = \frac{\text{Var } A^o + 3/2 \text{ Cov } A^o A^m + 1/2 \text{ Var } A^m}{\text{Var } P}$$

## Discussion - Conclusion

Cet exposé s'est limité volontairement aux méthodes conventionnelles (croisements et relations entre apparentés) d'approche indirecte des effets maternels.

Si les méthodes dont on dispose pour l'analyse des plans de croisements permettent généralement, moyennant un minimum de précautions expérimentales (effectif, échantillonnage des mâles et des femelles) de faire un tri correct des populations destinées à des croisements discontinus de 1<sup>re</sup> et 2<sup>e</sup> générations, des difficultés théoriques et pratiques subsistent lorsqu'on désire analyser plus en détail l'intérêt de stratégies continues (croisements rotatif et synthétique).

En ce qui concerne, l'estimation de la variabilité intra-races, l'analyse repose sur une décomposition très simple des effets des gènes qui a été formalisée par WILLHAM. Ce modèle a l'avantage d'être d'un maniement commode compte tenu des hypothèses simplificatrices (additivité des effets directs et maternels; indépendance des G et E) formulées au départ. Il se justifie essentiellement par là-même, eu égard à l'état actuel d'ignorance et aux difficultés pratiques où se trouvent les généticiens de la sélection animale pour appréhender précisément les mécanismes des phénomènes biologiques en cause.

Aussi, ce modèle est-il très critiquable par le biologiste comme par le théoricien d'ailleurs. Parmi les difficultés auxquelles on se heurte, on peut signaler, outre l'hypothèse restrictive d'additivité des effets :

— d'une part l'impossibilité de définir séparément les valeurs génotypiques directe  $G^o_x$  et maternelle  $G^m_w$  à partir des phénotypes; en particulier l'espérance du phénotype d'un même individu X répété dans les différents environnements ne permet plus de définir la valeur génotypique de X puisque cette espérance est égale alors à  $G^o_x + E(G^m_w/G^o_x)$ ,

— d'autre part, la part d'arbitraire dans l'affectation des facteurs de milieu soit à l'individu soit à sa mère selon deux composantes indépendantes ( $E^o_x$  et  $E^m_w$  respectivement). Cette hypothèse ignore en particulier les phénomènes de compensation qui interviennent fréquemment dans l'alimentation du produit entre le lait maternel et le concentré distribué.

Si la première critique n'est pas trop gênante dans la mesure où elle ne concerne pas les valeurs génétiques additives sur lesquelles on travaille le plus souvent en pratique, la seconde s'avère beaucoup plus limitante puisqu'elle se traduit notamment par la difficulté d'analyser correctement ce qu'on observe au niveau de la relation fondamentale « mère-enfant ».

Enfin, d'un point de vue statistique, les estimations des composantes de la variabilité directe et maternelle (définie selon les paramètres de WILLHAM) qu'on obtient — même avec des dispositifs et des méthodes relativement sophistiquées — sont d'une précision insuffisante pour permettre de répondre valablement aux questions soulevées par la prise en compte des effets maternels en sélection.

Ces questions concernent en particulier la part relative des variabilités génétiques directe et maternelle, le sens et l'intensité de leur liaison, plus généralement l'incidence des effets ancestraux autres que ceux dus à la transmission mendélienne des gènes directs et maternels. Ainsi peut-on se demander s'il existe réellement une opposition génétique entre les effets d'ancêtres de générations successives qui induirait un mécanisme d'inertie ou de régulation vis-à-vis de la sélection.

De nouvelles voies doivent donc être ouvertes. L'erreur fondamentale n'est-elle pas d'avoir misé sur un modèle « universel » Certains espoirs sont permis avec l'apport des techniques (la transplantation par exemple) et connaissances des physiologistes d'une part, celui des réflexions des théoriciens de systèmes d'autre part. Dans l'état actuel de nos connaissances, le cas des difficultés de vèlage constitue certainement un cadre approprié pour aller plus avant et parfaire cette collaboration. D'autres caractères comme la prolificité peuvent aussi faire l'objet d'une telle approche pluridisciplinaire. Encore faudra-t-il, si l'on veut aboutir faire preuve de suffisamment d'esprit de synthèse!

*Reçu pour publication en décembre 1978.*

## Summary

### *Methods for estimating direct and maternal effects in animal breeding*

In mammals a number of numerical and ponderal productivity characteristics depend both on the physiological functions of the dam and on those of her progeny. Direct and maternal gene effects must thus be considered. In the light of Willham's decomposition, this report presents and discusses the principal methods of indirect estimation of these effects from comparisons between populations and crosses on the one hand, and between related individuals of a single population on the other. Emphasis is put on the risk of bias resulting from imprudent use of the dam-progeny relation and on the imprecision of genetic parameter estimates, even using the best statistical methods and relatively complicated experimental designs. These estimates should thus be used with caution in designs predicting the effects of selection.

## Références bibliographiques

- AURAN T., SKJERVOLD H., 1978. *Analyse des effets maternels chez la souris. Séminaire sur « les relations entre effets directs et maternels des gènes sur les caractères »*. Dép. Génét. anim., I.N.R.A., Versailles, 30-31 mai 1978, ronéoté.
- ANONYME, 1975. *Methods of utilizing breed differences to improve efficiency of beef production*. USMARC, Clay-Center, Nebraska, 12 pp. (ronéoté).
- BONAITI B., 1978. *Action conjointe des effets directs et maternels sur la croissance. Séminaire sur « les relations entre effets directs et maternels des gènes sur les caractères »*. Dép. Génét. anim., I.N.R.A., Versailles, 30-31 mai 1978, ronéoté.
- BONDARI K., 1971. *A study of genetic maternal effects in a designed experiment using Tribolium*. Unpublished Ph. D. thesis, Iowa State University, Ames, Iowa.
- CHEVALET C., 1971. Calcul « a priori » intra et inter populations des variances et covariances génotypiques entre apparentés quelconques. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **3**, 463-477.
- CHEVALET C., 1976a. Estimation des composantes de la variance phénotypique dans une population consanguine. I. — Élaboration du modèle. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **8**, 181-206.
- CHEVALET C., 1976b. Estimation des composantes de la variance phénotypique dans une population consanguine. II. — Application. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **8**, 207-232.
- CUNDIFF L. V., 1973. *Differences between reciprocal crosses in two generations of crossbreeding of Herefords, Angus and Shorthorns*. Beef Cattle Research Program. USMARC, Clay-Center, Nebraska, 23-27.
- CUNDIFF L. V., GREGORY K. E., KOCH R. M., 1974. Effects of heterosis on maternal performance and milk production in Hereford, Angus and Shorthorn cattle. *J. anim. Sci.*, **38**, 728-745.
- DICKERSON G. E., 1969. Experimental approaches in utilizing breed resources. *Anim. Breed. Abstr.*, **37**, 191-202.
- DICKERSON G. E., 1972. Inbreeding and heterosis in animals. In Proc. Anim. Breed. Genet. Symp., Blacksburg, Virginia, p. 54-77. *Am. Soc. anim. Sci. and Am. Dairy Sci. Assoc.*

- EISEN E. J., 1967. Mating designs for estimating direct and maternal genetic variances and direct-maternal covariances. *Can. J. Genet., Cytol.*, **9**, 13-22.
- FALCONER D. S., 1965. Maternal effects and selection response. *Genetics Today*, **3**, 763-774.
- FISHER R. A., 1918. The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans. Royal Soc., Edinburgh*, **52**, 399-433.
- FOULLEY J. J., MÉNISSIER F., 1974. Variabilité génétique des caractères de production des femelles charolaises contrôlées en station; résultats préliminaires. VI<sup>e</sup> journée du « Grenier de Theix ». « L'exploitation du troupeau de vaches allaitantes », novembre 1973, Theix, *suppl. Bull. tech., CRVZ*, Theix, 171-191.
- GALLAIS A., 1970. Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. I. — Expression générale. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 281-310.
- GILLOIS M., 1964. *La relations d'identité en génétique*. Thèse, Fac. Sci. Paris, 294 pp.
- HANRAHAN J. P., 1976. Maternal effects and selection response with an application to sheep data. *Anim. Prod.*, **22**, 359-369.
- HILL W. G., 1971. Theoretical aspects of crossbreeding. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **3**, 23-34.
- KOCH R. M., 1972. The role of maternal effects in animal breeding. VI. — Maternal effects in beef cattle. *J. anim. Sci.*, **35**, 1316-1325.
- KOCH R. M., CLARK R. T., 1955. Genetic and environmental relationships among economics characters in beef cattle. *J. anim. Sci.*, **14**, 775-791; 979-996.
- KOGER M., PEACOCK F. M., KIRK W. G., CROCKETT J. R., 1975. Heterosis effects on weaning performance of Brahman-Shorthorn calves. *J. anim. Sci.*, **40**, 826-833.
- LEFORT G., 1977. Remarques sur la modélisation et l'interprétation des dispositifs dialèles. *Ann. Amélior. Plantes*, **27**, 171-202.
- MALECOT G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson et Paris.
- MANGUS W. L., BRINKS J. S., 1971. Relationships between direct and maternal effects on growth in Hereford : I. — Environmental factors during preweaning growth. *J. anim. Sci.*, **32**, 17-25.
- MATHERON G., 1973. *Les méthodes d'estimation des effets génétiques directs et maternels et de leurs liaisons : synthèse critique*. I.N.R.A., Toulouse, 52 pp. (ronéoté).
- MATHERON G., POUJARDIEU B., LEFORT G., 1974. Un modèle d'estimation des paramètres génétiques en présence d'effets génétiques directs et maternels chez le lapin. 1<sup>er</sup> Cong. mond. Génét. appl. Elev., Madrid, 7-11 oct. 1974, vol. III (Symposia), 447-454.
- MÉNISSIER F., 1976. Comments on optimization of cattle breeding schemes : beef breeds for suckling herds. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **8**, 71-87.
- MÉNISSIER F., VISSAC B., FREBLING J., 1975. Optimum breeding plans for beef cattle. *Bull. tech. Dép. Génét. anim.*, (Inst. nat. Rech. agron., Fr.), **21**, 2-56.
- MOAV R., 1966. Specialized sire and dam lines. II. — The choice of the most profitable parental combination when component traits are genetically additive. *Anim. Prod.*, **8**, 203-211.
- RASTOGI R., CHEVALET C., 1973. On methods of estimation of maternal heterosis and recombination effects from a specific three breed crossing system. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **5**, 495-498.
- RUTLEDGE J. J., ROBISON O. W., EISEN E. J., LEGATES J. E., 1972. Dynamics of genetic and maternal effects in mice. *J. anim. Sci.*, **35**, 911-918.
- SELLIER P., 1976. The basis of crossbreeding in pigs, a review. *Livest. Prod. Sci.*, **3**, 203-226.
- SKJERVOLD H., FIMLAND E., 1975. Evidence for a possible influence of the fetus on the milk yield of the dam. *Z. Tierzücht. Züchtbiol.*, **92**, 245-251.
- TAYLOR St. C. S., 1977. *Crossbreeding design of Abro's multibreed experiment*. E.E.C. seminar on « Crossbreeding experiments and strategy of beef utilization to increase beef production », Verden, Germany, 9-11 february 1976. Edited by Mason and Pabst, CEC, Eur. 5492<sup>e</sup>, 34-54.
- THOMPSON R., 1976. The estimation of maternal genetic variances. *Biometrics*, **32**, 903-917.
- Van VLECK L. D., 1970. Index selection for direct and maternal genetic components of economic traits. *Biometrics*, **26**, 477-483.
- Van VLECK L. D., 1976. Selection for direct, maternal and grand maternal genetic components of economic traits. *Biometrics*, **32**, 173-181.
- Van VLECK L. D., St LOUIS D., MILLER J. I., 1977. Expected phenotypic response in weaning weight of beef calves from selection for direct and maternal genetic effects. *J. anim. Sci.*, **44**, 360-367.
- VAN VLECK L. D., 1978. A genetic model involving fetal effects on traits of the dam. *Biometrics*, **34**, 123-127.
- WILLHAM R. L., 1963. The covariance between relatives for characters composed of components contributed by related individuals. *Biometrics*, **19**, 18-27.

- WILLHAM R. L., 1968. Experimental evaluation of maternal heterosis. *NC-1 Technical Committee Meeting*, University of Wisconsin, Madison, Wisconsin, august 20-21, 1968, 10-17.
- WILLHAM R. L., 1972. The role of maternal effects in animal breeding. III. — Biometrical aspects of maternal effects. *J. anim. Sci.*, **35**, 1288-1293.
- WRIGHT S., 1921. Systems of mating. *Genetics*, **6**, 111-178.
- WRIGHT S., 1922. Coefficients of inbreeding and relationships. *Amer. Nat.*, **56**, 330-338.
-