

Dix ans d'une expérience de sélection sur des verrats utilisés en insémination artificielle

III - Paramètres génétiques réalisés

L. OLLIVIER

avec la collaboration technique de Michèle JOSEPH, J. GRUAND et C. FELGINES

*I.N.R.A., Station de Génétique quantitative et appliquée
Centre de Recherches Zootechniques, F 78350 Jouy-en-Josas*

Résumé

Les résultats recueillis entre 1966 et 1975 dans une expérience de sélection sur un indice à 2 caractères, au centre d'insémination artificielle porcine I.N.R.A. de Rouillé (Vienne), ont été analysés en vue d'estimer des paramètres génétiques réalisés concernant les 2 variables de l'indice de sélection — vitesse de croissance de 30 à 80 kg (X_1) et épaisseur du gras à 80 kg (X_2) — et un ensemble de 14 variables (Y) différentes, pour lesquelles les réponses à la sélection avaient été précédemment estimées. A cette occasion, la méthode classique d'estimation des paramètres génétiques réalisés a été étendue au cas des populations avec recouvrement des générations successives. Connaissant la structure du réseau de migration des gènes entre les diverses cohortes de géniteurs, on peut prédire, pour chaque cohorte au temps t , la proportion de ses gènes provenant d'un groupe d'individus sélectionné au temps $t-1$, $t-2$, etc... Dans le cas d'une sélection sur un caractère, une différentielle de sélection cumulée par cohorte peut ainsi être calculée pour chaque valeur de t . Dans le cas d'une sélection sur un indice à plusieurs caractères, les coefficients des variables de l'indice de sélection « rétrospectif » peuvent être calculés pour chaque cycle de sélection et cumulés dans le temps, par cohorte, selon le même principe. Les covariances réalisées entre les variables de l'indice (ici X_1 et X_2) et la valeur génétique d'un caractère quelconque (Y) sont alors obtenues par la régression multiple de la réponse du caractère en fonction des coefficients d'indice ainsi cumulés. Les résultats montrent que, dans notre expérience, ces paramètres ne peuvent pas être estimés avec précision par suite du dispositif expérimental utilisé. Par contre, les corrélations réalisées entre l'indice de sélection et les valeurs génétiques des Y sont estimées avec une précision satisfaisante, puisqu'on se place alors dans la situation d'une sélection sur un seul caractère qui est l'indice. Les estimations globales, combinant les estimations des cohortes paternelles et maternelles, sont comparées aux valeurs attendues, calculées à partir des paramètres génétiques dérivés des covariances entre apparentés. Si l'accord est satisfaisant pour la vitesse de croissance, les corrélations réalisées sont inférieures aux valeurs attendues pour la plupart des variables de carcasse. Il faut noter cependant que les corrélations réalisées sur les cohortes maternelles sont en général inférieures à celles des cohortes paternelles. Cette différence incline à mettre en doute le modèle de migration-sélection postulé, en particulier l'hypothèse que la population étudiée est fermée à l'immigration. En fait, l'absence d'information précise sur l'importance de l'immigration ne permet pas une comparaison rigoureuse des paramètres génétiques réalisés de cet article aux paramètres génétiques estimés dans l'article précédent. Les conclusions générales de l'expérience, qui a donné lieu à 3 articles, sont présentées.

Mots clés : Expérience de sélection, générations imbriquées, paramètres génétiques réalisés, indice de sélection a posteriori, porc.

Summary

A ten-year experiment on individual selection of boars used in artificial insemination.

III. Realized genetic parameters

Realized genetic parameters are derived from the results of a selection experiment carried on at a pig artificial insemination centre belonging to I.N.R.A. (located at Rouillé, Vienne, France). The characters considered are the 2 traits of the selection index used, namely average daily gain from 30 to 80 kg liveweight (X_1) and backfat thickness at 80 kg liveweight (X_2) and a set of 14 Y variables, including various growth and carcass traits, for which the responses to selection had previously been estimated. The method of analysis is an extension of the classical method of estimation of realized genetic parameters to the case of populations with overlapping generations. Knowing the pattern of gene migrations through the various age-sex cohorts of breeding animals, one can, for each group at time t , predict the proportion of genes coming from any cohort selected at any earlier time. When selection is on one trait, a cumulative selection differential can thus be calculated for each cohort at each time t . When selection is on an index including several traits, the coefficients of the index « in retrospect » may be calculated for each cycle of selection and cumulated over time in each cohort by the same method as for one-trait selection. The realized covariances between the index traits (here X_1 and X_2) and the breeding value for any Y variable are then obtained as the multiple regression of the response of Y on the index coefficients cumulated as indicated above. The results show that the design of the selection experiment analysed is inadequate to allow precise estimation of those parameters. However, the realized correlations between the selection index and the Y breeding values can be estimated rather precisely, by using single trait methodology and considering the index as this trait. The combined estimates, obtained by pooling the sire and dam cohorts estimates, are compared to the values derived from covariances between relatives. The agreement is satisfactory for growth rate, but the realized correlations are below their expectation for most carcass traits. However, as dam cohorts estimates are generally lower than sire cohorts estimates, the migration-selection model which is postulated in the analysis may be questioned, and particularly the assumption of a closed population. The lack of information on the amount of immigration into the sow population under insemination prevents any strict comparison between the realized genetic parameters of this article and the genetic parameters estimated in the previous one. General conclusions from the 3-part analysis of this pig selection experiment are presented.

Key words : Selection experiment, overlapping generations, realized genetic parameters, a posteriori selection index, pig.

I. Introduction

Les résultats des 10 premières générations d'une expérience de sélection réalisée dans le cadre du centre d'insémination artificielle porcine de Rouillé (Vienne) ont déjà donné lieu à deux articles. Le premier (OLLIVIER, 1977, désigné ci-après par « article I ») était consacré à l'estimation des réponses à la sélection. Le second (OLLIVIER, 1983, désigné ci-après par « article II ») présentait les paramètres génétiques relatifs aux variables (mesurées sur le jeune verrat) constituant l'indice de sélection et aux variables (mesurées sur les descendants abattus) pour lesquelles les réponses ont été étudiées. L'objet de ce troisième volet de l'analyse est d'établir les relations entre les intensités de sélection appliquées dans le choix des mâles à chaque génération et les réponses obtenues. La démarche suivie s'apparente à la méthode classique d'estimation de l'héritabilité réalisée dans les expériences de sélection (voir, par exemple, FALCONER, 1981).

Le cas qui nous occupe est rendu plus complexe, d'abord par la multiplicité des caractères considérés (indice de sélection à 2 variables, réponses mesurées sur des variables différentes de celles de l'indice) et ensuite par le recouvrement des générations successives, qui résulte du dispositif expérimental mis en place, avec sélection seulement des mâles et inséminations sur une population femelle non contrôlée.

II. Matériel et méthodes

Comme le protocole expérimental est décrit en détail dans l'article I, nous n'en donnons ici qu'un bref rappel. L'expérience a commencé en novembre 1965 par la mise en service de 10 verrats « fondateurs », à partir desquels chaque année une nouvelle génération de verrats était sélectionnée à l'issue d'une épreuve individuelle donnant lieu à un classement sur un indice de sélection à 2 caractères. Les jeunes verrats mis à l'épreuve chaque année étaient les fils des verrats sélectionnés l'année précédente et de truies choisies au hasard dans la zone d'insémination. Chaque année, parallèlement à l'épreuve individuelle des verrats de la nouvelle génération, la descendance des verrats sélectionnés l'année précédente était comparée à celle des verrats sélectionnés 2 ans auparavant, selon un dispositif dit de « pères répétés » classiquement utilisé pour estimer les réponses à la sélection.

Parmi les variables étudiées, qui sont décrites en détail dans l'article I, nous retiendrons 2 variables « verrats », X_1 (gain moyen quotidien de 30 à 80 kg) et X_3 (épaisseur du gras dorsal à 80 kg), qui sont celles de l'indice de sélection appliqué depuis 1969, 14 mesures individuelles de croissance et de carcasse après abattage à 100 kg (variables « descendants » Y_1 à Y_{14}) et 3 mesures concernant globalement les loges d'engraissement entre 30 et 80 kg (variables « loge » L_1 , L_2 , L_3).

A. Principe de la méthode d'estimation des paramètres génétiques réalisés

Dans une expérience de sélection classique, avec des générations séparées, le rapport de la réponse R à la différentielle de sélection S constitue l'héritabilité réalisée (FALCONER, 1981). Ce paramètre peut être estimé sur une ou plusieurs générations de sélection et, dans ce dernier cas, c'est généralement la régression de R en S qui est retenue comme estimateur. Dans les populations avec recouvrement des générations successives la notion même de génération doit être abandonnée au profit de celle de groupe, ou *cohorte*, de géniteurs d'un sexe donné et nés au cours d'une période de temps donnée, l'année par exemple. Entre les différentes cohortes de géniteurs, de l'un et de l'autre sexe, il existe des échanges de gènes qui, en cas de sélection, engendrent entre ces cohortes des différences de niveau génétique, selon un processus qui a été décrit et formalisé par ELSÉN & MOCQUOT (1974) et HILL (1974). En reprenant la notation de ce dernier, la réponse cumulée des différentes cohortes au temps t à des sélections successives aux temps $0, 1, \dots, t-1$ s'écrit :

$$\mathbf{R}_t = \sum_{i=1}^t (\mathbf{P}^i - \mathbf{Q}^i) \mathbf{s}_{t-1} \quad (1)$$

ou :

\mathbf{R}_t est un vecteur dont les m éléments sont les réponses attendues dans les m cohortes au temps t ,

- P** une matrice de dimensions $m \times m$ décrivant les échanges de gènes entre les m cohortes,
Q une matrice dérivée de **P** et de mêmes dimensions décrivant les passages de gènes résultant du vieillissement des cohortes,
 s_{t-i} un vecteur dont les m éléments sont les supériorités génétiques des individus sélectionnés dans chaque cohorte au temps $t - i$.

En explicitant s_{t-i} en fonction des paramètres génétiques, ceux-ci peuvent être estimés à partir des réponses observées dans une expérience de sélection, comme cela va être montré maintenant.

Dans le cas d'une *sélection sur un caractère* d'héritabilité h^2 , la relation classique entre la réponse et la différentielle de sélection S permet d'écrire $s = Sh^2$ et en reportant cette valeur de s dans (1) il vient :

$$\mathbf{R}_t = [\sum_{i=1}^t (\mathbf{P}^i - \mathbf{Q}^i) \mathbf{S}_{t-i}] h^2 \quad (2)$$

où le vecteur \mathbf{S}_{t-i} représente les différentielles de sélection appliquées au temps $t - i$ dans les m cohortes.

L'équation (2) montre que, connaissant les matrices **P** et **Q** et les différentielles de sélection **S** appliquées à chaque cycle de sélection, l'héritabilité réalisée peut être estimée, dans chaque cohorte, par la régression des éléments de **R** en fonction des éléments correspondants du vecteur $\sum_{i=1}^t (\mathbf{P}^i - \mathbf{Q}^i) \mathbf{S}_{t-i}$, qui représente la différentielle de sélection cumulée au temps t .

Dans le cas d'une *sélection sur une combinaison linéaire I* de n variables, la supériorité génétique pour un caractère quelconque des individus sélectionnés sur **I** s'écrit :

$$s = \text{Cov}(\mathbf{A}, \mathbf{I}) = \mathbf{b}'\mathbf{C}, \quad (3)$$

où **C** désigne le vecteur des covariances entre les variables de l'indice et la valeur génétique **A** du caractère considéré, à condition de définir **I** comme l'indice de sélection effectivement appliqué, ou indice *a posteriori* (appelé aussi indice « rétrospectif »), dont les coefficients, désignés par le vecteur **b** ($\mathbf{b}' =$ transposée de **b**), sont tels que la différentielle de sélection sur **I** est égale à sa variance (BERGER & HARVEY, 1975). En remplaçant dans (1) s par $\mathbf{b}'\mathbf{C}$, où **B** est la matrice de dimensions $m \times n$ des n coefficients de chacun des indices rétrospectifs des m cohortes (Chaque ligne de **B** étant constituée des coefficients \mathbf{b}' propres à une cohorte), il vient :

$$\mathbf{R}_t = [\sum_{i=1}^t (\mathbf{P}^i - \mathbf{Q}^i) \mathbf{B}_{t-i}] \mathbf{C} \quad (4)$$

L'équation (4) montre que, connaissant **P**, **Q** et les valeurs successives des **B**, les covariances génétiques réalisées **C** peuvent être estimées, dans chaque cohorte, par la régression de **R** en fonction des n termes de $\sum_{i=1}^t (\mathbf{P}^i - \mathbf{Q}^i) \mathbf{B}_{t-i}$, qui sont les coefficients cumulés des indices de sélection rétrospectifs au temps t .

L'application des équations (2) et (4) pour estimer h^2 ou **C** requiert donc de connaître la structure du réseau de migration (la matrice **P**) et les coefficients des

indices de sélection effectivement appliqués (la matrice **B**) dans l'expérience analysée.

B. Le modèle de migration (**P**)

L'expérience concerne des verrats mis en service par le centre d'insémination artificielle sur une population de truies réparties dans de nombreux élevages. Ces verrats et ces truies sont regroupés en 7 cohortes, 2 cohortes de verrats et 5 cohortes de truies, sur les bases suivantes. Les verrats étant utilisés sur 2 ans au maximum dans l'expérience, les 2 cohortes de mâles regroupent les verrats âgés respectivement de 1 an et de 2 ans. Pour tenir compte des éliminations à l'issue de la première année, on pose que le tiers des verrats mis en service l'année 1 est gardé pour l'année 2, ce choix étant aléatoire. Les proportions respectives des 5 cohortes de truies, âgées respectivement de 1, 2, 3, 4 et 5 ans, sont établies sur la base de la pyramide des âges des mères des individus contrôlés dans l'expérience, soient les proportions suivantes : 0,40, 0,30, 0,17, 0,09 et 0,04.

Les verrats mis en service chaque année dans l'expérience étant les fils de ceux mis en service l'année précédente et de truies choisies au hasard dans la zone d'insémination, et en supposant que les femles de renouvellement proviennent exclusivement des verrats de l'expérience, la matrice **P** définie en (1), dont les 7 lignes et colonnes correspondent dans l'ordre aux cohortes précédemment définies, s'écrit :

$$\mathbf{P} = \begin{pmatrix} 0,5 & 0 & 0,2 & 0,15 & 0,085 & 0,045 & 0,02 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0,375 & 0,125 & 0,2 & 0,15 & 0,085 & 0,045 & 0,02 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

La matrice **Q** se déduit de **P** en y remplaçant les 1^{re} et 3^e lignes par des zéros.

C. La sélection (**B**)

La sélection des verrats est basée sur un indice combinant les 2 variables « verrats » X_1 et X_3 . Le calcul des indices rétrospectifs utilise la matrice des covariances phénotypiques de ces 2 variables, matrice **V** estimée dans l'article II (p. 103), et les écarts observés chaque année entre la moyenne des verrats sélectionnés et la moyenne de l'année pour X_1 et pour X_3 . En désignant par S_t le vecteur de ces écarts (qui sont les différentielles de sélection sur X_1 et X_3 résultant du choix sur l'indice), le vecteur b_t des coefficients de l'indice appliqué l'année t est donné par la formule suivante (voir, par exemple, OLLIVIER, 1981, p. 77) :

$$b_t = V^{-1} S_t \quad (5) (*)$$

(*) La transformation définie par l'équation (5) permet d'obtenir directement **C** par le calcul de la régression des réponses en **b**, comme l'indique l'équation (3). On pourrait arriver au même résultat en multipliant par **V** la régression calculée directement en \hat{S} , puisque l'équation (5) reportée dans (3) donne $s = S V^{-1} C$, ce qui montre que la régression des réponses en **S** donne les coefficients de régression partielle, $V^{-1} C$, de **A** en chacune des variables de l'indice.

On suppose que la sélection ne concerne que la première cohorte de verrats. La matrice \mathbf{B} , qui est de dimensions 7×2 , comprend donc une première ligne constituée des 2 termes de (5) et 6 autres lignes constituées de zéros.

D. L'estimation des paramètres génétiques

Les réponses des variables mesurées sur les descendants (variables « descendants » et variables « loge ») permettent d'estimer les covariances génétiques entre ces variables et les 2 variables de l'indice de sélection, c'est-à-dire le vecteur \mathbf{C} de l'équation (4). Cette équation permet en effet de poser, pour chaque cohorte, le modèle général des moindres carrés :

$$\mathbf{Y} = \mathbf{X} \boldsymbol{\beta} + \boldsymbol{\epsilon} \quad (6)$$

où :

\mathbf{Y} est le vecteur des variables observées (ici \mathbf{Y} sont les réponses),

\mathbf{X} la matrice des variables indépendantes,

$\boldsymbol{\beta}$ le vecteur des paramètres à estimer (ici $\boldsymbol{\beta} = \mathbf{C}$),

et :

$\boldsymbol{\epsilon}$ l'erreur résiduelle.

Les éléments de \mathbf{Y} sont 2 fois les effets « année de naissance » du père (pour la première cohorte de verrats) ou de la mère (pour la première cohorte de truies) estimés selon le modèle décrit dans l'article I (p. 359) et qui est rappelé ici sous une forme simplifiée :

$$y_{ijkl} = \mu + a_i + p_j + m_k + e_{ijkl} \quad (7)$$

où y_{ijkl} désigne une observation, μ sa moyenne, a_i l'ensemble des effets de milieu, p_j l'année de naissance du père, m_k l'année de naissance de la mère et e_{ijkl} l'erreur résiduelle. Rappelons aussi que le modèle appliqué aux variables « loge » n'inclut pas l'effet de la cohorte maternelle, que le dispositif expérimental ne permet pas d'estimer. Les éléments correspondant aux cohortes paternelles sont au nombre de 10, puisque 10 générations paternelles successives (1965-1974) sont analysées. Par contre, la première cohorte maternelle affectée par la sélection étant celle de 1967 (conséquence de la première sélection de verrats en 1966), 8 cohortes maternelles seulement (1966-1973) ont été prises en compte pour les variables « descendants ».

La matrice \mathbf{X} est constituée des coefficients des indices de sélection rétrospectifs cumulés comme indiqué en (4) pour chaque type de cohorte. L'équation (4) cependant donne les réponses des cohortes au moment de leur naissance, alors que les réponses estimées sur les cohortes paternelles concernent les verrats après sélection. Pour tenir compte de cette sélection supplémentaire, les coefficients cumulés appliqués à la première cohorte de verrats au temps t sont définis par la première ligne de la matrice $\sum_{i=1}^t (\mathbf{P}^i - \mathbf{Q}^i) \mathbf{B}_{t-i} + \mathbf{B}_t$.

Quant aux erreurs résiduelles $\boldsymbol{\epsilon}$, elles ne sont pas indépendantes entre elles du fait des corrélations qui existent entre les effets « cohorte » successifs. Les variances des $\boldsymbol{\epsilon}$ sont celles des estimations de \mathbf{Y} , c'est-à-dire les $2\hat{p}$ et $2\hat{m}$ estimés dans le modèle (7), et la méthode des moindres carrés généralisés peut alors s'appliquer pour estimer $\boldsymbol{\beta}$. Cette procédure revient, en fait, à remplacer dans le modèle (7) le

facteur « cohorte » considéré par les régressions linéaires en fonction de 2 covariables qui sont les coefficients cumulés correspondants des indices de sélection. Ainsi, pour les cohortes maternelles, les coefficients de régression β_1 et β_2 sont estimés en remplaçant m_k dans le modèle (7) par $0,5 (\beta_1 x_{ijk}^{(1)} + \beta_2 x_{ijk}^{(2)})$, où $x_{ijk}^{(1)}$ et $x_{ijk}^{(2)}$ sont les coefficients d'indice cumulés relatifs à la cohorte maternelle de l'individu ijk . Dans le cas des cohortes paternelles, p_j est remplacé dans (7) par 2 termes similaires.

La covariance réalisée entre la valeur génétique A d'une variable quelconque et un indice de sélection I se calcule facilement connaissant les covariances C réalisées et les coefficients b de l'indice, puisque $\text{Cov}(A, I) = b' C$. Mais le même paramètre $\text{Cov}(A, I)$ peut aussi être estimé directement par application du modèle (6) dans lequel β se réduit à $\text{Cov}(A, I)$ et X aux intensités de sélection sur I , cumulées dans le temps selon l'expression (2). Il faut alors supposer que l'indice I est resté le même au cours de l'expérience et il est raisonnable de retenir l'indice rétrospectif moyen obtenu en reportant dans (5) les différentielles de sélection moyennes appliquées sur l'ensemble de l'expérience.

Les méthodes qui viennent d'être présentées conduisent à 2 estimations de chacun des paramètres génétiques réalisés, C et $\text{Cov}(A, I)$, correspondant aux réponses des 1^{re} et 3^e cohortes définies en B . En pondérant chaque estimation par l'inverse de sa variance, une valeur unique est obtenue pour chaque paramètre. Il va de soi que les autres cohortes, qui résultent du vieillissement de celles qui les précèdent, ne peuvent apporter aucune information supplémentaire.

III. Résultats

A. La sélection

Le tableau 1 donne les coefficients des indices effectivement utilisés dans le choix des verrats au cours de l'expérience. On voit qu'en moyenne l'importance accordée à l'épaisseur de gras (X_3), relativement à la vitesse de croissance (X_1), est moindre dans l'indice effectivement appliqué que dans l'indice « voulu », et que cette importance relative a fluctué notablement d'une année à l'autre. Le tableau 1 donne aussi les intensités de sélection appliquées chaque année dans le choix des verrats et montre leur accroissement au cours de l'expérience.

B. Covariances génétiques réalisées entre les variables « verrats » et les variables « descendants »

Les estimations des 2 éléments du vecteur C obtenues pour chaque variable « descendants » sont données dans le tableau 2. Ce tableau donne également, à titre de comparaison, les estimations combinées des mêmes covariances génétiques basées sur les relations parent-descendant et entre demi-germains obtenues dans l'article II. On note que pour la plupart des combinaisons l'erreur d'estimation est égale ou supérieure à la valeur de la covariance estimée. Compte tenu de cette imprécision générale, les écarts aux valeurs attendues sont dans l'ensemble peu importants. On trouve, en particulier, confirmation de l'étroite relation génétique entre les 2 varia-

bles de croissance X_1 et Y_1 . Par contre la forte corrélation génétique négative entre X_1 et Y_{10} (vitesse de croissance et poids de panne) n'est pas confirmée, et une covariance génétique très supérieure à la valeur attendue est obtenue entre X_1 et Y_{14} (vitesse de croissance et lard au cou). En ce qui concerne les mesures d'adiposité, les fortes corrélations génétiques entre X_3 et Y_9 , Y_{10} (épaisseur de gras du verrat et poids des morceaux gras) sont confirmées, mais des covariances assez nettement inférieures aux valeurs attendues sont obtenues pour le poids des morceaux maigres (Y_4 et Y_5) ainsi que pour les épaisseurs de gras sur la carcasse (Y_{12} , Y_{13} , Y_{14}).

TABLEAU 1

Indices et intensités de sélection appliqués dans le choix des verrats.

Selection indices and intensities applied in boar selection.

Année de sélection Year	Coefficients d'indice rétrospectif <i>Coefficients of index « in retrospect »</i>			Intensité de sélection (2) <i>Selection intensity</i>	Nombre sélectionnés/ nombre contrôlés <i>Nr selected/ nr tested</i>
	X_1 Gain moyen quotidien <i>Average daily gain (kg)</i>	X_3 Épaisseur de gras <i>Backfat thickness (mm)</i>	Importance relative (1) <i>Relative weight</i>		
1966	6,3	-0,16	0,7	0,62	10/52
1967	4,8	-0,15	0,8	0,52	10/50
1968	6,4	-0,21	0,9	0,70	10/51
1969	8,8	-0,47	1,4	1,24	10/73
1970	8,5	-0,32	1,0	1,00	10/78
1971	5,8	-0,51	2,4	1,13	8/97
1972	17,4	-0,46	0,7	1,74	8/115
1973	16,1	-0,44	0,7	1,64	8/99
1974	12,4	-0,54	1,2	1,57	10/116
Indice moyen . <i>Average index</i>	9,6	-0,34	1,0	1,10	84/731
Indice « voulu » <i>Intended index</i>	10	-0,5	1,4		

(1) Valeur absolue du rapport coefficient de l'épaisseur de gras/coefficient du gain moyen quotidien, les variables étant standardisées.

Absolute value of backfat coefficient/a.d.g. coefficient for standardized variables.

(2) Basée sur l'indice rétrospectif moyen des verrats ayant reproduit.

Based on the average index in retrospect of boars having reproduced.

TABLEAU 2

Covariances génétiques réalisées entre les variables « verrats » et les variables « descendants » (croissance et carcasse).
 Realized genetic covariances between boar variables and progeny growth and carcass variables.

Variable « descendants » Progeny variable	Variable « verrats » - Boar variable	
	X ₁ Gain moyen quotidien Average daily gain (kg)	X ₃ Épaisseur de gras Backfat thickness (mm)
GMQ - ADG	0,0052 ± 0,0016 (1)	0,032 ± 0,050 (-0,006)
Poids net - Carcass weight	0,0043 ± 0,003	0,16 ± 0,08 (0,20)
Tête - Head	-0,0065 ± 0,006	-0,87 ± 0,20 (-0,35)
Jambon - Ham	-0,0024 ± 0,007	-0,22 ± 0,21 (-0,37)
Longe - Loin	0,0062 ± 0,010	-0,38 ± 0,31 (-1,00)
Poitrine - Belly	0,0037 ± 0,005	0,22 ± 0,16 (0,18)
Hachage - Shoulder	-0,0034 ± 0,005	-0,67 ± 0,16 (-0,24)
Pieds - Legs	-0,0063 ± 0,001	-0,14 ± 0,04 (-0,03)
Bardière - Backfat	0,0196 ± 0,014	1,62 ± 0,44 (1,57)
Panne - Leaf fat	0,0019 ± 0,003	0,19 ± 0,11 (0,24)
Longueur - Carcass length	0,046 ± 0,484	8,2 ± 15,6 (-9,2)
Rein - Rump	-0,025 ± 0,095	3,7 ± 3,1 (10,2)
Dos - Back	0,057 ± 0,074	4,5 ± 2,4 (7,5)
Fat depth	0,229 ± 0,094	4,8 ± 3,0 (8,2)

(1) Moyenne pondérée des estimées des cohortes mâles et femelles ± erreur-standard.
 Weighted average of male and female cohort estimates ± s.e.

(2) Valeur déduite des covariances entre apparentés.
 Value derived from covariances between relatives.

C. *Covariances génétiques réalisées entre les variables « verrats » et les variables « loge »*

Les résultats concernant les 3 variables L, qui sont des moyennes de loge, figurent dans le tableau 3. La comparaison aux covariances théoriques n'est possible que pour L₁, qui est une variable équivalente à une moyenne de vitesses de croissance individuelles X₁, d'où il résulte que les covariances génétiques entre L₁ d'une part et X₁ et X₃ d'autre part sont égales respectivement à la variance génétique de X₁ et à la covariance génétique entre X₁ et X₃, paramètres qui ont été estimés dans l'article II (tabl. 3, p. 104). Les résultats du tableau 3 pour L₁ correspondent à une héritabilité réalisée de $0,69 \pm 0,37$ pour X₁, très supérieure à l'héritabilité de 0,21 trouvée précédemment pour cette variable (article II), mais ne confirment pas la forte corrélation génétique trouvée entre X₁ et X₃. La grande imprécision des estimations du tableau 3 doit cependant être soulignée.

TABLEAU 3

Covariances génétiques réalisées entre les variables « verrats » et les variables « loge ».
Realized genetic covariances between boar variables and pen variables.

Variable « loge » Pen variable	Variable « verrats » - Boar variable	
	X ₁ Gain moyen quotidien Average daily gain (kg)	X ₃ Epaisseur de gras Backfat thickness
GMQ - (ADG) L ₁	0,0076 ± 0,0041 (0,0025) (1)	- 0,0031 ± 0,063 (0,077)
Indice de consommation (FCR) L ₂	- 0,017 ± 0,011 —	0,168 ± 0,166 —
Consommation moyenne journalière (DFI) L ₃ ..	0,016 ± 0,009 —	0,050 ± 0,136 —

L₁ et L₃ En kg par porc.

Pen average daily gain and daily feed intake in kg per pig.

L₂ Consommation de la loge/gain de poids de la loge.

Pen feed intake/pen liveweight gain.

(1) Comme au tableau 2 - As in table 2.

D. *Corrélations réalisées entre l'indice de sélection et les valeurs génétiques des variables « descendants » et « loge »*

Comme indiqué en IID, la covariance entre l'indice de sélection et la valeur génétique de chaque variable « descendants » ou « loge » a été calculée, d'une part indirectement à partir des covariances réalisées des tableaux 2 et 3, d'autre part directement par la régression simple basée sur les intensités de sélection annuelles du

tableau 1. Ces covariances, ainsi que les covariances déduites des estimées de l'article II, sont traduites dans le tableau 4 sous la forme plus classique de corrélations qui indiquent la valeur de l'indice en tant que prédicteur des valeurs génétiques. Les 3 corrélations du tableau 4 sont définies comme suit :

$$R_1 = \text{Cov}_r(A, I) / \sigma_A \quad (8 a)$$

$$R_2 = \mathbf{b}' \mathbf{C}_T / \sigma_A \quad (8 b)$$

$$R_3 = \mathbf{b}' \mathbf{C} / \sigma_A \quad (8 c)$$

expressions dans lesquelles l'indice r désigne les paramètres réalisés, \mathbf{b} les coefficients de l'indice rétrospectif moyen du tableau 1 standardisé ($\sigma_I = 1$), σ_A et \mathbf{C} respectivement l'écart-type génétique additif et les covariances génétiques estimées dans l'article II. Ces derniers paramètres n'ayant pas été estimés pour L_2 et L_3 , les corrélations définies ci-dessus ne peuvent pas être calculées pour ces variables. Des valeurs de R_1 et R_2 sont cependant données au tableau 4. Elles sont basées sur l'hypothèse

TABLEAU 4

*Corrélations entre l'indice de sélection
et les valeurs génétiques des variables « descendants » (Y) et « loge » (L).*

Correlations between index and breeding value of progeny (Y) and pen (L) variables.

Variable (*)	σ_A	R_1	R_2	R_3
Y_1	0,053	0,54 \pm 0,19	0,67 \pm 0,38	0,52
Y_2	0,906	0,18 \pm 0,19	-0,13 \pm 0,34	-0,05
Y_3	0,263	0,26 \pm 0,15	0,81 \pm 0,30	0,33
Y_4	0,257	-0,02 \pm 0,16	0,19 \pm 0,31	0,39
Y_5	0,475	0,38 \pm 0,13	0,36 \pm 0,27	0,48
Y_6	0,169	0,14 \pm 0,19	-0,22 \pm 0,39	-0,13
Y_7	0,185	0,30 \pm 0,17	0,96 \pm 0,35	0,24
Y_8	0,049	-0,24 \pm 0,18	-0,24 \pm 0,31	0,00
Y_9	0,819	-0,19 \pm 0,11	-0,40 \pm 0,21	-0,48
Y_{10}	0,173	0,11 \pm 0,13	-0,24 \pm 0,24	-0,85
Y_{11}	13,6	0,23 \pm 0,23	-0,16 \pm 0,47	0,16
Y_{12}	5,40	-0,16 \pm 0,11	-0,25 \pm 0,23	-0,54
Y_{13}	4,36	-0,04 \pm 0,11	-0,21 \pm 0,21	-0,49
Y_{14}	4,12	0,03 \pm 0,15	0,12 \pm 0,30	-0,64
L_1	0,050	1,25 \pm 0,70	1,35 \pm 0,72	0,00
L_2	0,131	-0,92 \pm 0,70	-1,53 \pm 0,84	—
L_3	0,107	1,36 \pm 0,70	1,20 \pm 0,82	—

(*) Définitions et unités données dans les tableaux 2 et 3.
Definitions and units given in tables 2 and 3.

σ_A : Ecart-type génétique additif.
Additive genetic s.d.

R_1 : Corrélation réalisée estimée directement.
Realized correlation estimated directly.

R_2 : Corrélation réalisée estimée indirectement.
Realized correlation estimated indirectly.

R_3 : Corrélation déduite des covariances entre apparentés.
Derived from covariances between relatives.

Voir texte
See text

que les variables individuelles correspondant à L_2 et L_3 ont même héritabilité que X_1 . Ainsi les valeurs de σ_A ont été calculées pour L_2 et L_3 en supposant que le rapport de la variance génétique additive de la mesure individuelle à la variance phénotypique de la moyenne de loge (variance résiduelle du tableau 6 de l'article I, p. 363) est le même que pour la vitesse de croissance : soit $0,002468$ (variance génétique additive de X_1) / $0,004631$ (variance résiduelle de L_1) = $0,53$. Dans tous les cas, l'erreur-standard de R_1 et de R_2 est calculée en supposant σ_A connu sans erreur. Le tableau 4 montre, pour les variables Y, une précision nettement plus grande de l'estimation directe R_1 par rapport à l'estimation indirecte R_2 , une conséquence de l'imprécision générale des estimées élémentaires du tableau 2. Si l'accord entre la corrélation réalisée (R_1) et la valeur attendue (R_3) est satisfaisant pour la vitesse de croissance, pour les variables de carcasse R_1 est généralement inférieur (et parfois de signe opposé) à R_3 . On remarque que les estimées relatives aux variables L, qui avoisinent ou dépassent la valeur maximale de 1 admissible pour ces corrélations, sont toutes affectées d'une importante erreur-standard qui n'autorise guère à tirer de conclusions à leur sujet.

IV. Discussion

A. La méthode d'estimation des paramètres génétiques réalisés

Les expériences de sélection ont pour but de vérifier l'efficacité des méthodes de sélection, ce qui se fait généralement par la confrontation de paramètres génétiques réalisés (définis en IA) à des paramètres génétiques dérivés de covariances entre apparentés. Les méthodes d'estimation des paramètres génétiques réalisés, pour le cas d'une sélection sur un caractère, ont été étudiées du point de vue de leur précision par HILL (1971, 1972). Le cas d'une sélection sur un indice à 2 caractères a été traité par BERGER & HARVEY (1975) et la précision des estimées pour ce cas par GUNSETT *et al.* (1982 et 1984). Ces méthodes s'appliquent lorsque les générations successives de sélection sont distinctes.

Le dispositif à générations séparées, qui est la règle dans les expériences de sélection sur les animaux de laboratoire, offre de nombreux avantages tant pour la conduite de l'expérimentation que pour l'interprétation des résultats. Chez les animaux d'élevage cependant, cette pratique a l'inconvénient d'augmenter les coûts, du moins pour les espèces à reproduction non saisonnée. La nécessité de limiter la durée des périodes de reproduction entraîne en effet des temps morts préjudiciables à la productivité globale du troupeau. La méthode d'analyse présentée ici permet de s'affranchir de la contrainte d'un dispositif à générations séparées dans l'estimation des paramètres génétiques réalisés.

La théorie de la sélection dans les populations à générations non séparées a donné lieu depuis 10 ans à de nombreuses applications dans l'évaluation des stratégies de sélection dans diverses espèces animales. Cette théorie, qui a donc essentiellement une valeur de prédiction, est utilisée ici pour interpréter *a posteriori* les résultats d'expériences de sélection. Notons que la méthode est très générale, puisque les indices de sélection appliqués peuvent être différents dans les 2 sexes, et même dans les différentes cohortes du même sexe. L'équation (4) permet ainsi de généra-

liser des résultats présentés, en particulier, par YAMADA & SCHEINBERG (1976). Il est possible également de prendre en compte une matrice **P** différente à chaque cycle de sélection, au lieu de supposer un modèle de migration constant tout au long de l'expérience.

Les difficultés d'application de la méthode doivent cependant être brièvement mentionnées. L'utilisation de l'équation générale (1), que ce soit d'ailleurs pour prédire le progrès génétique ou pour interpréter des réponses obtenues, repose sur de nombreuses hypothèses implicites (voir HILL, 1974). Signalons en particulier les problèmes que soulève la définition des différentielles de sélection et le modèle légèrement différent proposé par HOPKINS & JAMES (1979) pour prendre en compte les différences génétiques liées à l'âge des parents. Mais, dans l'analyse d'une expérience de sélection, le facteur essentiel à considérer est la fiabilité de l'information, à la fois quant à la sélection pratiquée (la matrice **B**) et quant au réseau de migration (la matrice **P**). Dans un troupeau expérimental, cette information est généralement disponible et l'équation (4) peut être modifiée pour prendre en compte, par exemple, la matrice **P** de chaque cycle de sélection en fonction des pedigrees. Par contre, lorsque l'expérience concerne une population d'animaux d'élevage, plus ou moins complètement contrôlée, les éléments de **P** et de **B** ne sont pas tous connus avec la même certitude et il est nécessaire de recourir à des estimations moyennes basées sur des échantillons. Il en résulte des imprécisions supplémentaires dans les estimations des paramètres génétiques réalisés. Par ailleurs, toute erreur sur **P** (ou sur **B**) introduit des biais, et il est alors difficile d'interpréter la comparaison des paramètres réalisés aux paramètres théoriques.

B. *L'application de la méthode à l'expérience analysée*

Il faut tout d'abord remarquer que l'estimation des paramètres génétiques réalisés dans les expériences de sélection multi-caractères ont jusqu'à présent été limitées au cas de 2 caractères, ce qui implique de sélectionner dans 2 lignées sur 2 indices de sélection différents. La résolution du système d'équations correspondant au modèle (6) suppose en effet que le nombre de réponses observées soit au moins égal au nombre de paramètres à estimer. Ainsi pour n caractères, le nombre des paramètres est $n(n+1)/2$ et, à raison de n réponses observées par lignée, le nombre de lignées sélectionnées doit être au moins égal à $(n+1)/2$: soit 2 lignées pour $n = 2$ ou 3, 3 lignées pour $n = 4$ ou 5, etc. Il est facile de voir, par ailleurs, que si le même indice de sélection est appliqué dans toutes les lignées, la matrice **XX** est singulière et le système n'a pas de solution. Dans l'expérience analysée ici, les réponses étant mesurées sur des variables différentes de celles de l'indice de sélection, seulement 2 paramètres sont impliqués (il est à noter que ce sont des covariances génétiques et que, dans ce cas, la réponse ne dépend pas des héritabilités des caractères concernés). Il faudrait donc théoriquement disposer de 2 lignées sélectionnées sur 2 indices différents. La difficulté est contournée ici, avec une seule lignée, en considérant les réponses par année de sélection et par cohorte (au lieu des réponses totales dans 2 lignées) et en exploitant les fluctuations au cours du temps des coefficients d'indice (au lieu de 2 indices différents). Cette situation a l'inconvénient de ne pas permettre un choix optimal des coefficients d'indice, choix qui est déterminant pour la précision des estimées obtenues, comme l'ont montré récemment GUNSETT *et al.* (1984). C'est sans doute la faiblesse majeure du dispositif exploité ici et elle explique la grande imprécision des estimées des tableaux 2 et 3.

Notons d'ailleurs que la précision est particulièrement faible pour les estimées des cohortes de mères qui, de ce fait, contribuent de manière négligeable aux estimées combinées du tableau 2.

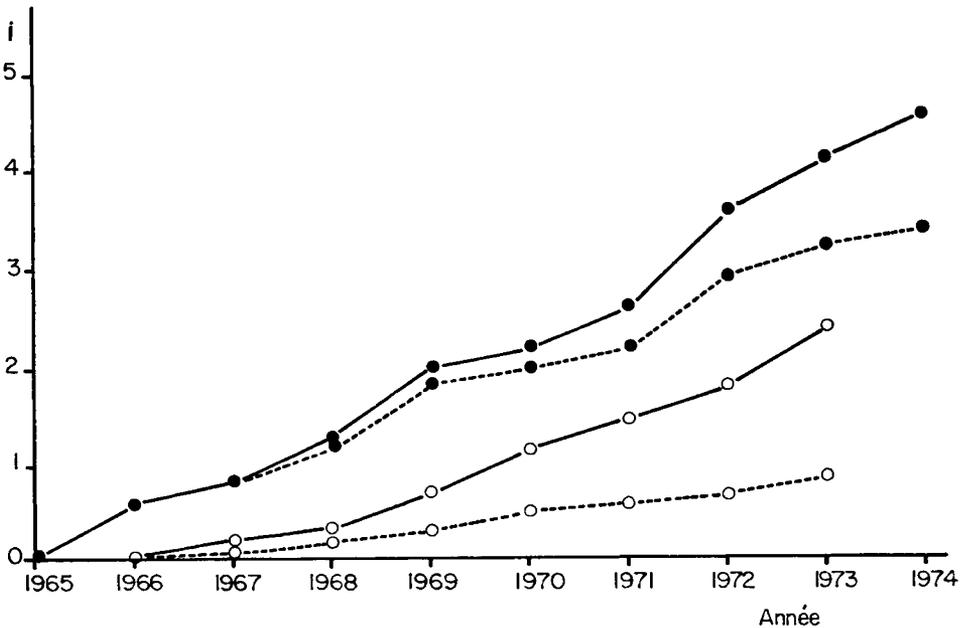


FIG. 1

Intensité de sélection (i) sur l'indice de sélection dans les cohortes de pères (●) et de mères (○), cumulée sur l'année de naissance.
Sire cohort (●) and dam cohort (○) selection intensity on index, cumulated on year of birth.

- Population fermée (voir texte).
Closed population (see text).
- - - - Population ouverte (voir texte).
Open population (see text).

Les estimations R_1 du tableau 4, par contre, ne soulèvent pas les mêmes objections, puisqu'un seul paramètre est estimé. On se trouve en fait dans la situation d'une sélection sur un seul caractère, encore que le caractère considéré, qui est l'indice, ne soit pas rigoureusement le même à chaque cycle de sélection. Notons par ailleurs que l'erreur-standard calculée ne prend pas en compte la dérive génétique liée au nombre limité des verrats sélectionnés chaque année. Compte tenu de ces réserves, les estimées R_1 constituent le résultat essentiel de ce travail et méritent d'être discutées quant à la valeur des informations sur lesquelles elles reposent. L'expérience analysée n'est pas en effet une expérience de sélection classique, puisque, rappelons-le, la sélection et la diffusion des gènes n'est contrôlée que chez les verrats. Des hypothèses ont donc dû être faites pour la population des truies de la

zone d'insémination. Cette population est supposée : (1) non sélectionnée, (2) de niveau génétique égal à celui des 10 verrats « fondateurs » et uniforme sur l'ensemble des cohortes au début de l'expérience, (3) fermée à tout apport de gènes extérieurs à l'expérience. Les hypothèses (1) et (2) ont été discutées dans l'article I ainsi que dans OLLIVIER (1980) et ne paraissent pas devoir être rejetées. Par contre, l'hypothèse (3) peut être mise en doute, par suite de l'introduction de gènes non sélectionnés par la voie femelle. Cette situation a été simulée en faisant l'hypothèse que la moitié des truies de la population a été, au cours de l'expérience, renouvelée à partir d'une population extérieure non sélectionnée. La matrice \mathbf{P} a été modifiée en conséquence et les répercussions sur les intensités de sélection cumulées sont données dans la figure 1, qui montre que ces intensités de sélection sont diminuées dans les 2 sexes, mais plus nettement chez les mères que chez les pères. Dans cette hypothèse, les intensités de sélection réelles seraient inférieures aux valeurs retenues pour le calcul des R_1 . Ceux-ci seraient donc sous-estimés surtout du côté des femelles, et cela pourrait expliquer la tendance observée de corrélations R_1 plus faibles chez les mères que chez les pères. Cette tendance est illustrée pour la vitesse de croissance dans la figure 2. Rappelons aussi que la validité des estimations suppose l'absence de tout biais dans le dispositif expérimental. Il faut rappeler à ce propos les réserves émises dans l'article I (p. 368-370) qui pourraient avoir pour conséquence une surestimation des réponses dans les cohortes de pères et contribuer à expliquer la différence que montre la figure 2, ainsi que les valeurs élevées des corrélations réalisées pour les variables « loge ».

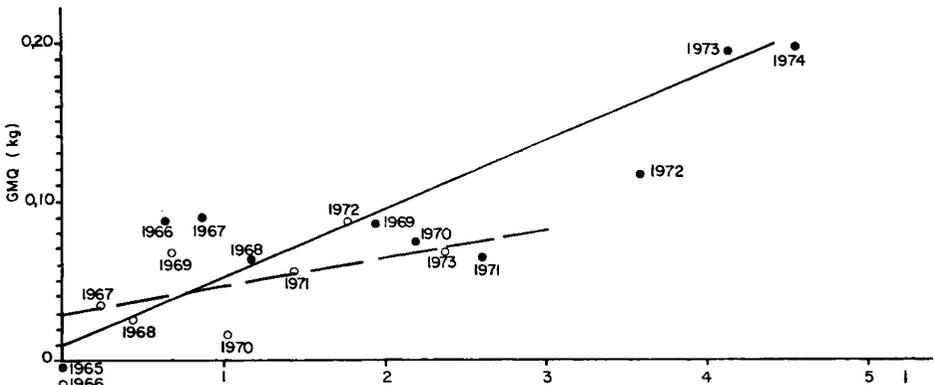


FIG. 2

Valeur génétique des cohortes de pères (●) et de mères (○)
pour la vitesse de croissance de 30 à 100 kg (GMQ),
en fonction des intensités de sélection (i) cumulées sur l'indice de sélection.

Sire cohort (●) and dam cohort (○) breeding value
for average daily gain 30-100 kg liveweight (GMQ),
plotted against cumulated selection intensities on index.

- Droite de régression estimée sur les cohortes de pères.
Regression line for sire cohorts.
- - - - Droite de régression estimée sur les cohortes de mères.
Regression line for dam cohorts.

V. Conclusions générales

Au terme de cette analyse en 3 parties, il convient d'en présenter les conclusions d'ensemble, après un bref rappel des conclusions des 2 premières parties. L'article I démontrait expérimentalement l'efficacité de la sélection individuelle à 2 variables chez le Porc, vitesse de croissance et adiposité dorsale, pour améliorer l'ensemble des caractères de croissance, d'efficacité alimentaire et de carcasse qui constitue ce qu'il est convenu d'appeler les « caractères de production ». Ces résultats confirmaient à la fois ce que laissaient prévoir les paramètres génétiques estimés dans diverses populations porcines à travers le monde et aussi les résultats de quelques expériences similaires de sélection de longue durée. L'article II montrait, dans la population étudiée, l'existence d'héritabilités et de corrélations génétiques assez voisines de la plupart des estimations de la littérature. Il suggérait, par ailleurs, que l'efficacité de l'expérience s'est trouvée renforcée du fait que le milieu de sélection est très proche de celui dans lequel sont mesurées les réponses, ce qui minimise les incidences néfastes des interactions génotype \times milieu.

Le troisième volet, qui vient d'être présenté est une tentative d'analyse génétique plus poussée en vue de vérifier si les réponses estimées sont conformes à ce qui pouvait être prévu connaissant les intensités de sélection appliquées et les paramètres génétiques de l'article II. Une méthode d'estimation de paramètres génétiques réalisés a été développée à cette occasion qui offre une grande flexibilité quant au nombre de caractères mesurés et quant au mode de conduite de l'expérimentation. Les résultats montrent, comme des considérations théoriques permettaient de le prévoir, que le plan d'expérience n'autorise pas d'estimation précise des paramètres relatifs aux 2 variables de l'indice de sélection. Par contre, l'efficacité génétique globale de cet indice a pu être évaluée avec une précision assez satisfaisante. Par ailleurs, l'interprétation des paramètres obtenus est rendue délicate par le fait que l'information disponible est incomplète, à la fois sur la sélection réellement pratiquée chez les femelles et sur la diffusion des gènes sélectionnés. Dans une telle situation, la méthode ne permet pas, en toute rigueur, de vérifier les paramètres génétiques eux-mêmes, comme dans des expériences de sélection similaires, avec des générations distinctes, réalisées chez le Porc (VANGEN, 1979) et sur animaux de laboratoire (entre autres : RUTLEDGE *et al.*, 1973 ; BERGER & HARVEY, 1975). La méthode est, par contre, un moyen de tester la validité du modèle de migration-sélection postulé. De ce point de vue, les résultats obtenus confirment que la population considérée ne peut pas être considérée comme fermée, et que l'immigration par la voie femelle, dont l'importance réelle est difficile à évaluer, contribue à réduire notablement le progrès génétique, les femelles étrangères au schéma de sélection étant vraisemblablement de valeur génétique inférieure. Compte tenu de cette situation, les résultats indiquent aussi que les évolutions génétiques paternelles présentées dans le premier article, tout au moins pour la vitesse de croissance et l'efficacité alimentaire, sont plus favorables que ne le laissaient prévoir les prédictions théoriques basées sur les paramètres génétiques de la population. Parmi les causes possibles, on ne peut pas exclure l'existence d'un biais dans la mise en place du dispositif de mesure des réponses. Le progrès génétique pourrait donc avoir été surestimé pour ces 2 variables. Mentionnons pour terminer que les résultats concernant la qualité de la viande (variables Y_{15} à Y_{22}), qui portent sur un nombre plus restreint de cohortes paternelles, n'ont pas été présentés dans cet article, eu égard à la faible précision des estimées.

Il faut signaler toutefois que les corrélations réalisées entre ces variables et l'indice de sélection sont toutes défavorables, ce qui confirme, au moins en signe, les paramètres génétiques estimés dans l'article II. Ces résultats, par contre, ne s'accordent pas totalement avec les réponses observées de l'article I. Pour la qualité de la viande, comme pour la vitesse de croissance et l'efficacité alimentaire qui viennent d'être évoquées, ce dernier article aboutit donc à tempérer quelque peu l'optimisme du premier.

Reçu le 27 novembre 1984.

Accepté le 14 février 1985.

Références bibliographiques

- BERGER J.M., HARVEY W.R., 1975. Realized genetic parameters from index selection in mice. *J. Anim. Sci.*, **40**, 38-47.
- ELSEN J.M., MOCQUOT J.C., 1974. Méthode de prévision de l'évolution du niveau génétique d'une population soumise à une opération de sélection et dont les générations se chevauchent. *Bull. Tech. Dép. Génét. Anim.*, n° 17, 30-54.
- FALCONER D.S., 1981. *Introduction to Quantitative Genetics*. 2^e éd., 340 pp., Longman, Londres.
- GUNSETT F.C., ANDRIANO K.N., RUTLEDGE J.J., 1982. Estimating the precision of estimates of genetic parameters realized from multiple-trait selection experiments. *Biometrics*, **38**, 981-989.
- GUNSETT F.C., ANDRIANO K.N., RUTLEDGE J.J., 1984. Estimation of genetic parameters from multiple trait selection experiments. *J. Anim. Sci.*, **58**, 591-599.
- HILL W.G., 1971. Design and efficiency of selection experiments for estimating genetic parameters. *Biometrics*, **27**, 293-311.
- HILL W.G., 1972. Estimation of realized heritabilities from selection experiments. *Biometrics*, **28**, 747-780.
- HILL W.G., 1974. Prediction and evaluation of response to selection with overlapping generations. *Anim. Prod.*, **18**, 117-139.
- HOPKINS I.R., JAMES J.W., 1979. Genetic responses in the early years of selection programmes using genetic differences between generations. *Anim. Prod.*, **28**, 65-77.
- OLLIVIER L., 1977. Dix ans d'une expérience de sélection individuelle sur des verrats utilisés en insémination artificielle. I. Réponses observées sur des caractères de croissance de carcasse et de qualité de viande. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, **9**, 353-377.
- OLLIVIER L., 1980. Estimated responses to eleven years of boar selection. *Livest. Prod. Sci.*, **7**, 57-66.
- OLLIVIER L., 1981. *Eléments de Génétique quantitative*. 152 pp., Masson. Paris.
- OLLIVIER L., 1983. Dix ans d'une expérience de sélection individuelle sur des verrats utilisés en insémination artificielle. II. Paramètres génétiques estimés. *Génét. Sél. Evol.*, **15**, 99-118.
- RUTLEDGE J.J., EISEN E.J., LEGATES J.E., 1973. An experimental evaluation of genetic correlation. *Genetics*, **75**, 709-726.
- VANGEN O., 1979. Studies on a two trait selection experiment in pigs. II. Genetic changes and realized genetic parameters in the traits under selection. *Acta Agric. Scand.*, **29**, 305-319.
- YAMADA Y., SCHEINBERG E., 1976. Expected genetic gains when male and female parents are selected for the same or different quantitative traits. *Can. J. Genet. Cytol.*, **18**, 411-418.