

REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

HÉTÉROSI ET CROISEMENT CHEZ LE PORC

P. SELLIER

*Station centrale de Génétique animale,
Centre national de Recherches zootechniques, 78-Jouy-en-Josas
Institut national de la Recherche agronomique*

PLAN

INTRODUCTION

1^{re} PARTIE : LE PHÉNOMÈNE D'HÉTÉROSI

I. — NOTION D'HÉTÉROSI

II. — HYPOTHÈSES SUR LES FONDEMENTS GÉNÉTIQUES DE L'HÉTÉROSI

- A. — La théorie de la dominance
- B. — La théorie de la superdominance
- C. — Conclusions

III. — MESURE DE L'HÉTÉROSI

2^e PARTIE : ESTIMATIONS EXPÉRIMENTALES DE L'HÉTÉROSI CHEZ LE PORC

I. — HÉTÉROSI ET PROPRIÉTÉS GÉNÉTIQUES DES POPULATIONS PARENTALES

- A. — Structure génétique des populations parentales
- B. — Diversité génétique des populations parentales.

II. — HÉTÉROSI ET NATURE DES CARACTÈRES CONSIDÉRÉS

- A. — L'effet d'hétérosi pour les performances d'élevage
 - 1. L'aptitude à la reproduction des animaux
 - a) chez le mâle
 - b) chez la femelle

2. Taille et poids de la portée à la naissance et au sevrage
 - a) méthode d'analyse des résultats expérimentaux
 - b) le nombre de porcelets nés par portée
 - c) la croissance prénatale
 - d) la viabilité et la croissance du porcelet de la naissance au sevrage
3. Conclusions sur l'effet d'hétérosis pour les performances d'élevage
- B. — L'effet d'hétérosis pour les caractères de production de viande
 1. Les performances d'engraissement
 2. Les performances d'abattage
 3. Conclusions
- C. — Conclusions : l'effet d'hétérosis pour la production du Porc

3^e PARTIE : LE CROISEMENT CHEZ LE PORC

- I. — AVANTAGES DES CROISEMENTS ENTRE RACES PURES EN PRODUCTION COMMERCIALE
 - A. — Combinaison des aptitudes complémentaires des races pures
 - B. — Le phénomène d'hétérosis
 - C. — Effet du croisement sur les variances phénotypiques
- II. — LA CRÉATION DE LIGNÉES CONSANGUINES CHEZ LE PORC
 - A. — Analyse des résultats expérimentaux
 - B. — Difficultés d'application
 - C. — Conclusions
- III. — CROISEMENT ET SÉLECTION DES POPULATIONS PARENTALES
 - A. — La sélection de souches spécialisées
 - B. — La sélection pour l'aptitude au croisement
- IV. — CROISEMENT ET CRÉATION DE RACES

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

RÉSUMÉ

L'un des avantages majeurs apportés par le croisement est l'exploitation du phénomène de vigueur hybride. La notion d'hétérosis est encore très controversée et plusieurs hypothèses ont été proposées pour rendre compte des mécanismes génétiques responsables. Il est probable qu'il n'existe aucune explication simple du phénomène et que plusieurs types d'interactions géniques entrent en jeu.

Les résultats d'un certain nombre d'expériences de croisement réalisées chez le Porc sont revus et commentés. Pour un caractère donné, l'expression de l'hétérosis dépend de la structure génétique des populations parentales (races pures ou lignées consanguines) et dans une certaine mesure de leur degré de diversité génétique. L'effet d'hétérosis étant défini comme la différence entre les performances des produits du croisement et la moyenne des performances des populations parentales, des valeurs moyennes ont été calculées à partir des données de croisements entre races pures. L'effet d'hétérosis est de l'ordre de 2, 8 et 15 p. 100 dans un croisement simple et de l'ordre de 8, 18 et 25 p. 100 dans un croisement à 3 voies (emploi de truies croisées), respectivement pour le nombre de porcelets nés vivants, la taille et le poids de portée au sevrage. Les caractères d'engraissement sont également améliorés par croisement : l'hétérosis moyen est de 6 p. 100 pour le gain moyen quotidien et de 3 p. 100 pour l'indice de consommation. Les caractères de conformation et de composition corporelle ne sont pas affectés par l'hétérosis. Le poids de portée à 6 mois peut être considéré comme une mesure globale de la productivité du

Porc : l'effet d'hétérosis pour ce caractère est voisin de 15 à 18 p. 100 dans un croisement simple et de 25 à 28 p. 100 dans un croisement entre des truies croisées et des verrats d'une troisième race.

En dehors de son effet sur les moyennes, le croisement tend à augmenter l'homogénéité phénotypique des animaux et permet par ailleurs de combiner les aptitudes complémentaires de plusieurs races pures. L'ensemble de ces avantages démontre clairement l'intérêt général des croisements en production porcine. Le croisement à 3 voies constitue le modèle le plus approprié puisqu'il permet de tirer parti de l'hétérosis à la fois pour la composante maternelle et pour la composante individuelle des performances. Il importe donc de rechercher les combinaisons susceptibles de donner les meilleurs résultats avec les races aujourd'hui disponibles.

Bien qu'un petit nombre d'études mettent en évidence chez le Porc l'intérêt de la création de lignées hautement consanguines en vue de croisements ultérieurs, les difficultés de son application rendent improbable la généralisation de cette technique dans un avenir rapproché. Par ailleurs le recours systématique au croisement peut permettre de résoudre, au moins en partie, certains problèmes liés à la sélection des populations destinées au croisement; divers aspects de cette question sont discutés à la lumière des résultats actuellement disponibles : sélection de souches spécialisées, sélection pour l'aptitude à la combinaison, création de souches synthétiques. Il serait prématuré de porter un jugement définitif sur les possibilités que peuvent offrir éventuellement ces solutions nouvelles dans la recherche des meilleures formes d'utilisation de la diversité génétique de l'espèce porcine.

INTRODUCTION

Les avantages du croisement sont connus depuis l'apparition du mulet, premier exemple d'hybride interspécifique présentant un intérêt économique. Les premières plantes hybrides sont produites à la fin du XVIII^e siècle et le phénomène d'hétérosis est alors observé et décrit par plusieurs auteurs. Vers 1900, la redécouverte des travaux de MENDEL apporte une dimension nouvelle à l'analyse génétique de ce phénomène. La mise au point de programmes visant à tirer parti de l'hétérosis est d'abord entreprise chez le Maïs (SHULL, 1952); le succès commercial du Maïs hybride amène bientôt l'application de programmes de croisement en production animale, chez le Porc en particulier (WINTERS, 1952; SANG, 1956).

L'objet de cette revue bibliographique est de donner des éléments de réponse à plusieurs questions :

1. — Quelles sont les hypothèses génétiques actuellement proposées pour expliquer le phénomène d'hétérosis ?
2. — Quel est l'ordre de grandeur de l'effet d'hétérosis pour les caractères d'importance économique chez le Porc ?
3. — Plus généralement, quelles sont les possibilités offertes par l'utilisation du croisement dans l'amélioration génétique de l'espèce porcine ?

PREMIÈRE PARTIE : LE PHÉNOMÈNE D'HÉTÉROISIS

I. — *Notion d'hétérosis*

Au début de ce siècle, les premiers essais de consanguinité et de croisement mettent en évidence dans plusieurs espèces végétales la vigueur nettement supérieure des plantes issues du croisement entre lignées consanguines et en 1914, SHULL crée le terme hétérosis pour désigner le phénomène. Dans son esprit, cette augmentation de la vigueur d'un organisme est liée à son état hétérozygote (au sens le plus large) et le mot hétérosis la décrit sans restreindre le champ des explications possibles à des mécanismes basés seulement sur l'hérédité mendélienne. Dès cette époque, il est reconnu que la dépression de vigueur observée dans les lignées d'espèces allogames soumises à plusieurs générations d'autofécondation et l'accroissement de vigueur obtenu par croisement entre ces lignées sont les expressions inverses du même phénomène génétique.

Depuis lors, de nombreux généticiens se sont attachés à préciser la notion d'hétérosis — voir notamment : WHALEY (1944), SHULL (1948), CROW (1948), FISHER (1949), DOBZHANSKY (1952), HALDANE (1954), LERNER (1954), MATHER (1955), BOWMAN (1959), SCHNELL (1961).

La plupart des auteurs ne parlent d'hétérosis qu'à propos des effets favorables sur la valeur sélective (« fitness »). Or la vigueur hybride au sens où on l'entend généralement (accroissement de poids, de taille...) n'est pas toujours assimilable à un avantage sélectif. Aussi DOBZHANSKY (1952) fait-il la distinction entre l'hétérosis vraie (« euheterosis ») qui, par divers mécanismes, contribue à la meilleure adaptation d'une population soumise à la sélection naturelle et la pseudohétérosis (« luxuriance ») qui se manifeste pour des caractères ne modifiant pas ou même diminuant la valeur sélective de cette population. Selon BOWMAN (1959), la valeur sélective, en amélioration génétique des espèces domestiques, n'a pas nécessairement la signification qui lui est donnée en sélection naturelle : la sélection artificielle pratiquée par l'Homme est appliquée vers des phénotypes extrêmes pour certains caractères quantitatifs, alors que la sélection naturelle tend à favoriser les phénotypes intermédiaires, comme le notent LERNER (1954) et MATHER (1955). Dans cet ordre d'idées, certains généticiens, comme BRIEGER (1950), abandonnant tout critère d'utilité, vigueur physiologique ou valeur sélective, définissent l'hétérosis comme un simple phénomène d'action génique chez les génotypes hétérozygotes et, à partir de là, peuvent même parler d'hétérosis négative.

II. — Hypothèses sur les fondements génétiques de l'hétérosis

Les controverses touchant à l'hétérosis sont centrées sur les diverses théories proposées pour l'expliquer. Les études qui résument l'évolution des idées sur ce problème (WHALEY, 1944; SHULL, 1948; CROW, 1952; MATHER, 1955; BOWMAN, 1959; PARSONS et BODMER, 1961; SCHNELL, 1961; VALDEYRON, 1961; DEMARLY, 1963) indiquent que deux grandes séries d'hypothèses sont classiquement en présence.

A. — La théorie de la dominance

En 1910, KEEBLE et PELLEW, de même que BRUCE, énoncent les fondements d'une première interprétation génétique de l'hétérosis, complétée depuis et connue sous le nom de « théorie de la dominance de gènes liés » ou plus simplement « théorie de la dominance ». L'hypothèse de départ, selon laquelle les gènes dominants ont un effet favorable, est logique du point de vue évolutif puisque la sélection naturelle tend généralement à faire disparaître les mutations dominantes défavorables. Si chacun des deux parents, supposés homozygotes, possède de façon réciproque l'allèle dominant à un certain nombre de loci et l'allèle récessif, moins favorable, aux autres loci, le génotype de l'individu issu de leur union possédera un plus grand nombre de loci avec au moins un allèle dominant. Les actions cumulatives de ces gènes dominants, par simple additivité, expliqueraient la vigueur accrue de l'hybride : $AAbb < AaBb > aaBB$.

Une objection majeure a été opposée à cette première conception génétique de l'hétérosis : il devrait être possible d'obtenir par sélection des individus homozygotes pour les gènes dominants favorables, montrant une vigueur égale à celle des hybrides, ce qui n'a pas été obtenu expérimentalement. Elle amène JONES (1917) à compléter la théorie en admettant l'existence de liaisons étroites entre certains gènes conditionnant la vigueur. Tout se passe comme si l'impossibilité de fixer par sélection l'allèle dominant favorable à tous les loci concernés vient du fait que des gènes récessifs défavorables étroitement liés aux précédents se trouvent eux aussi « sélectionnés ». Le concept des « combinaisons polygéniques équilibrées », introduit par MATHER (1942), indique la possibilité d'une telle situation. D'autre part, la plupart des caractères complexes intervenant dans l'expression de la vigueur sont le résultat des actions et des interactions d'un grand nombre de gènes et il est statistiquement très peu probable d'obtenir l'état homozygote pour l'ensemble des loci concernés, même après plusieurs générations de consanguinité étroite et de sélection intense. Cette dernière remarque et l'hypothèse de relations de dominance partielle à certains loci donnent une réponse à une autre critique apportée à la théorie de la dominance, selon laquelle la population de la génération F_2 d'un croisement entre 2 lignées devrait présenter une distribution asymétrique pour le critère de vigueur. En se plaçant dans l'hypothèse de l'action cumulative de gènes à dominance complète, CROW (1948) montre que si tous les allèles récessifs défavorables sont remplacés par les allèles dominants, l'avantage

sélectif d'une population en équilibre est augmenté au maximum de 5 p. 100; FISHER (1949) arrive à une conclusion identique. L'accroissement de productivité observé chez les individus hybrides par rapport aux populations parentales est généralement plus net et selon CROW (1952), d'autres mécanismes doivent être mis en cause pour en rendre compte.

B. — La théorie de la superdominance

La deuxième grande théorie génétique de l'hétérosis est introduite en 1908 par SHULL et par EAST qui invoquent le rôle stimulant de l'hétérozygotie par elle-même. Plus tard, EAST (1936) reprend cette hypothèse de la supériorité intrinsèque de l'état hétérozygote en lui donnant une formulation plus précise. Il pose qu'un allèle A_1 peut muter par plusieurs étapes successives en une série d'allèles $A_2, A_3, A_4...$ qui divergent de plus en plus de A_1 quant à leur fonction active, tout en continuant d'avoir un effet favorable sur la vigueur. Si ces allèles sont mutuellement dominants pour leur propre fonction, l'effet favorable est d'autant plus intense que les fonctions sont plus distinctes : le génotype A_1A_4 , par exemple, présente une vigueur supérieure à A_1A_2 et, à plus forte raison, à A_1A_1 et A_4A_4 .

L'idée de l'interaction entre allèles mutuellement dominants à un locus donné est partagée par un certain nombre de généticiens et HULL (1945) crée le mot superdominance (« overdominance ») pour désigner un tel type d'interaction. Il existe des loci où l'hétérozygote est supérieur à l'un ou l'autre homozygote ($A_1A_1 < A_1A_2 > A_2A_2$) et les calculs de HALDANE (1937) et CROW (1948) montrent que la superdominance à un nombre relativement faible de loci peut expliquer les niveaux d'hétérosis observés expérimentalement.

En fait il y a assez peu d'exemples vraiment convaincants de loci possédant cette propriété. Chez l'Homme, les mécanismes génétiques liés à l'anémie à globules falciformes (drépanocytose) fournissent une illustration de la superdominance où deux allèles ont des actions complémentaires aboutissant à la supériorité de l'hétérozygote. D'autres exemples sont trouvés chez la *Drosophile* (WALLACE, 1963) et chez le Poulet (SHULTZ et BRILES, 1953; BRILES, 1956; MORTON *et al.*, 1965). Par contre les résultats d'études réalisées chez le Maïs (SCHULER, 1954; ROBINSON *et al.*, 1956; SCHULER et SPRAGUE, 1956) ne permettent pas de conclure à l'existence de la superdominance. La détection expérimentale d'effets de superdominance n'est d'ailleurs pas simple. Il est possible que certaines situations de superdominance entre des gènes isoallèles $A_1, A_2, A_3...$ ne soient pas identifiées comme telles parce que nos moyens d'analyse génétique ne permettent pas de faire la distinction entre ces isoallèles réunis sous la même appellation A. D'autre part, il est difficile de distinguer la superdominance vraie associée à un seul locus de la « pseudosuperdominance » due à des interactions entre des gènes non allèles et étroitement liés. MATHER (1955) estime que cette pseudosuperdominance est l'explication la plus appropriée du phénomène d'hétérosis. Les résultats de JINKS (1955) le suggèrent et l'étude des inversions chromosomiques chez *Drosophila pseudoobscura* amène DOBZHANSKY (1952) à conclure que la superdominance est plus la propriété de systèmes polygéniques intégrés que de loci individuels. Selon PARSONS et BODMER (1961), il est improbable que la superdominance soit une propriété intrinsèque de certaines paires d'allèles : l'existence de groupes de gènes liés et contrôlant des réactions biochimiques voisines est démontrée chez certains microorganismes et la superdominance apparaît plutôt comme le produit d'interactions non-alléliques dans ces complexes de gènes.

C. — Conclusions

Considérant le nombre de gènes concernés par la vigueur hybride et la complexité des interactions géniques connues, il est raisonnable de penser qu'il n'existe aucune explication simple de l'hétérosis. La juxtaposition des deux théories précédentes, qui ne sont d'ailleurs pas mutuellement exclusives, donne sans doute une bonne vue d'ensemble du déterminisme génétique de l'hétérosis; l'importance relative des mécanismes proposés dépend de l'espèce, du caractère étudié et aussi du degré de finesse de l'analyse des résultats expérimentaux. Il apparaît en définitive que l'alternative proposée par ces deux explications classiques de l'hétérosis peut être formulée ainsi : l'une met en cause l'interaction entre gènes allèles à des loci individuels, l'autre

invoque les interactions entre gènes non allèles mais étroitement liés dont l'ensemble est parfois désigné sous le nom de « super-gènes ». Ce que nous savons de la structure du gène incite à penser qu'il n'y a peut-être pas de limite nette entre les deux situations. Ces hypothèses peuvent d'ailleurs être réunies sous la même appellation, dans la mesure où l'on adopte la définition élargie de la superdominance, proposée par PARSONS et BODMER (1961) : supériorité de l'hétérozygote pour une paire d'allèles à un locus ou plus généralement pour deux segments homologues d'un chromosome.

Certains auteurs, comme WILLIAMS (1959), considèrent que l'hétérosis pour des caractères quantitatifs complexes est seulement une propriété du phénotype et ne met en cause aucune interaction au niveau de l'activité génique; pour eux, l'hétérosis résulte d'interactions multiplicatives au niveau phénotypique entre les composantes du caractère et chacune de ces composantes est contrôlée par un système polygénique dont les unités sont génétiquement indépendantes et strictement additives.

JONES (1952) note que l'hérédité cytoplasmique et les interactions génome-cytoplasme, en particulier aux premiers stades de développement de l'organisme, peuvent apporter des éléments intéressants dans l'étude de l'hétérosis. A la suite d'expériences sur *Drosophila melanogaster*, LINTS (1963) met en cause l'« hétérozygotie nucléocytoplasmique » et pense que, dans certains cas, l'hétérosis vient en partie des modifications de l'équilibre noyau-cytoplasme provoquées par l'hybridation.

L'acquisition récente de connaissances sur la structure et le fonctionnement du gène ouvre des perspectives nouvelles et devrait susciter des hypothèses sur l'origine biochimique et physiologique de l'hétérosis. Ainsi le fait que deux allèles peuvent différer par un seul couple de bases azotées donne une force particulière au modèle des allèles multiples, introduit par EAST (1936). Selon WALLACE (1963), la diversité génétique qui est à la base de l'hétérosis concernerait plus les éléments de contrôle (opérateurs) de l'activité génique que les gènes structuraux eux-mêmes; l'hétérozygotie pour ces éléments de contrôle augmenterait le nombre effectif de systèmes régulateurs chez les organismes diploïdes et assurerait un meilleur équilibre métabolique.

III. — Mesure de l'hétérosis

Pour estimer l'effet d'hétérosis, il est nécessaire de définir sans équivoque un point origine sur l'échelle des valeurs prises par le caractère étudié. Considérant que seules les mesures phénotypiques d'individus homozygotes peuvent fournir une telle base de comparaison, SCHNELL (1961) propose cette définition théorique : étant donné un caractère quantitatif, l'effet d'hétérosis est la différence entre la valeur phénotypique d'un individu hétérozygote et la moyenne des valeurs correspondantes que les deux gamètes ayant donné naissance à l'individu considéré auraient montrées sous la forme de génotypes homozygotes dans les mêmes conditions de milieu. D'une manière plus générale, BRIEGER (1950) suggère qu'on applique le mot hétérosis à l'avantage des individus provenant de croisements sur les individus issus d'une forme quelconque de consanguinité; en ce sens-là, les individus croisés peuvent être supérieurs, égaux ou inférieurs à leurs propres parents.

En pratique, l'estimation de l'hétérosis peut reposer sur deux types de comparaison :

1. — La comparaison est parfois faite entre les individus provenant du croisement et une seule population parentale, en général celle présentant le plus de « vigueur » (LAMBERT, 1940; CARROLL et ROBERTS, 1942). Une telle définition ne se justifie pas théoriquement selon SCHNELL (1961). Sur le plan pratique, elle peut avoir une certaine utilité si l'on considère un seul caractère ou un index global de productivité convenablement choisi. Les expériences de croisement portent généralement sur plusieurs caractères considérés séparément et il est alors plus logique du point de vue génétique et du point de vue zootechnique de faire la comparaison avec les moyennes des parents plutôt qu'avec une population idéale présentant la meilleure des deux performances parentales pour chaque caractère (DICKERSON, 1952; WINTERS, 1954; LASLEY, 1963).

2. — Le plus souvent, l'hétérosis est défini comme la supériorité phénotypique des individus provenant d'un croisement sur la moyenne des populations parentales, quelle que soit leur

structure génétique (race, variété, lignée consanguine). Ce type d'estimation s'écarte plus ou moins des conditions du modèle théorique de comparaison aux « homozygotes parentaux », proposé par SCHNELL (1961). La mesure de l'hétérosis est compliquée par l'existence éventuelle d'un effet maternel pour le caractère considéré : il convient alors d'estimer séparément les effets d'hétérosis pour la composante « mère » et pour la composante « zygote » du caractère. Les plans de croisement et les modèles statistiques permettant une telle analyse sont discutés notamment par HENDERSON (1952), BRADFORD *et al.* (1958c), HARVEY (1960), WEARDEN (1964), DICKERSON (1969). Les méthodes d'analyse des composantes pré-natales et post-natales de l'effet maternel sont décrites par Cox *et al.* (1959).

Les évaluations de l'effet d'hétérosis présentées dans cette revue sont déduites de la comparaison entre la performance des animaux croisés et la moyenne des performances des animaux des races ou lignées parentales, supposée égale à 100; l'effet d'hétérosis s'exprime donc ainsi en p. 100 de la moyenne parentale. En règle générale, seuls les résultats expérimentaux permettant ce type d'estimation sont pris en ligne de compte.

DEUXIÈME PARTIE : ESTIMATIONS EXPÉRIMENTALES DE L'HÉTÉROSIS CHEZ LE PORC

De nombreuses expériences ont été conduites depuis 1930 pour évaluer l'intérêt des croisements en production porcine. La plupart d'entre elles sont revues et commentées par LUSH *et al.* (1939), CARROLL et ROBERTS (1942), CRAFT (1953, 1958), WINTERS (1954), FREDEEN (1956, 1957), LAUPRECHT (1957), LASLEY (1963), SKARMAN (1965). L'ensemble de ces études indique que la valeur de l'hétérosis est soumise à deux principaux facteurs de variation :

1. — Les propriétés génétiques des populations servant au croisement;
2. — La nature du caractère considéré.

I. — HÉTÉROSIS ET PROPRIÉTÉS GÉNÉTIQUES DES POPULATIONS PARENTALES

A. — Structure génétique des populations parentales

Le terme de race pure est imparfait si l'on y associe la notion génétique d'homozygotie. Dans l'espèce porcine, les populations de race pure sont d'origine récente et ne peuvent être supposées à l'équilibre génétique aux loci commandant l'expression des caractères quantitatifs d'importance économique; par ailleurs, l'effet défavorable de la consanguinité sur la productivité du Porc est observé par plusieurs auteurs (BRADFORD *et al.*, 1958 a; DICKERSON *et al.*, 1954; URBAN *et al.*, 1966; HANSSON et BELIC, 1967; BERESKIN *et al.*, 1968 b). Ces deux raisons incitent DONALD (1955) à penser que, dans l'état actuel, les génotypes des porcs de race pure sont hautement hétérozygotes. Les premières études d'analyse génique chez le Porc indiquent qu'au moins 2 allèles sont présents dans une même population de race pure à la plupart des loci responsables du déterminisme génétique des groupes sanguins et des protéines sériques (RASMUSEN, 1964, 1965; TIKHONOV et KOVALENKO, 1965; KOVALENKO, 1966; BAKER, 1968; SMITH *et al.*, 1968) alors qu'à l'inverse, une lignée hautement consanguine de race *Poland China* ($F > 0,8$) ne présente une ségrégation que pour 2 des 17 systèmes géniques étudiés (SMITH *et al.*, 1968). D'autre part, le coefficient moyen de consanguinité des races porcines reste peu élevé et sans doute inférieur à 0,15 : le taux moyen d'augmentation de ce coefficient par génération est estimé à des valeurs comprises entre 0,003 et 0,006 dans diverses races (LUSH et ANDERSON, 1939, FREDEEN et STOTHART, 1964; SMITH *et al.*, 1968), ce qui représente une augmentation de l'ordre de 0,02 tous les dix ans.

On peut donc considérer en toute rigueur que le phénomène d'hétérosis s'exprime à l'intérieur d'une race pure donnée et que la valeur phénotypique de cette race résulte d'un certain niveau d'hétérosis. Selon SCHNELL (1961), presque tout le travail de sélection en race pure a eu pour but d'accumuler des effets d'hétérosis et toute méthode de sélection dans les espèces animales mérite le nom de sélection pour l'hétérosis. Une telle situation signifie que la supériorité observée des animaux provenant d'un croisement entre races pures non consanguines sur les

animaux de ces races pures ne représente qu'une partie de l'effet d'hétérosis au sens strict : elle conserve cependant un intérêt majeur du point de vue zootechnique. Le croisement entre lignées hautement consanguines reproduit le mieux les conditions théoriques de mesure de l'hétérosis. A ce propos, on peut remarquer que le coefficient de consanguinité des lignées créées chez le Porc dépasse rarement 0,6 et, le plus souvent, est inférieur à 0,4; ceci peut expliquer en partie que, comme le note SANG (1956), les effets d'hétérosis observés chez le Porc sont beaucoup moins forts que ceux obtenus chez le Mais par croisement entre des lignées provenant de plusieurs générations d'autofécondation et très proches de l'état homozygote.

B. — Diversité génétique des populations parentales.

FALCONER (1960) démontre que, dans un croisement donné, l'effet d'hétérosis est fonction des différences de fréquences géniques entre les deux populations parentales. La nature des différences génétiques entre races porcines est encore très mal connue (COMSTOCK, 1960). L'étude de certains polymorphismes génétiques faciles à analyser (groupes sanguins, protéines du sérum...) peut apporter des éléments de réponse à cette question (RENDEL, 1967) et les premières estimations de fréquences géniques réalisées chez le Porc (ANDRESEN, 1964; RASMUSEN, 1964, 1965; TIKHONOV et KOVALENKO, 1965; KOVALENKO, 1966; BAKER, 1968; SMITH *et al.*, 1968), révèlent l'existence de différences sensibles à un certain nombre de loci. Toutefois dans l'étude de SMITH *et al.* (1968), l'analyse des données de ségrégation pour 17 systèmes génétiques dans les races *Duroc* et *Hampshire* montre très peu d'exemples d'allèles présents dans l'une des races et apparemment absents dans l'autre.

La relation entre effet d'hétérosis et diversité génétique des populations entrant dans le croisement est observée chez le Porc par plusieurs auteurs. A la suite des premières expériences de croisement entre lignées consanguines, WINTERS *et al.* (1944) notent que l'effet d'hétérosis dans des croisements entre lignées de races différentes est supérieur à celui obtenu dans des croisements entre lignées d'une même race; la même observation est faite par CRAFT (1953). Utilisant 6 lignées consanguines créées à partir de croisements à base de *Landrace*, HETZER *et al.* (1951) mettent en évidence une corrélation négative entre l'effet d'hétérosis et le degré de parenté des lignées croisées pour 11 des 12 caractères étudiés; cette corrélation est statistiquement significative pour le poids de portée à 21 et 56 jours, le poids individuel à 98 et 140 jours, le gain moyen quotidien après le sevrage; par contre, elle est très proche de 0 pour la taille de portée à la naissance. Les résultats de SIERK et WINTERS (1951) et d'ENGLAND et WINTERS (1953) conduisent dans l'ensemble à la même conclusion. Cette relation entre hétérosis et diversité génétique tend à confirmer, selon SIERK et WINTERS (1951), l'hypothèse des allèles multiples d'EAST (1936).

D'après CRESS (1966), les différences de fréquences géniques entre les populations parentales sont nécessaires mais pas toujours suffisantes pour qu'un effet d'hétérosis se manifeste en croisement : faisant un certain nombre d'hypothèses (plus de 2 allèles par locus, n loci génétiquement indépendants, pas d'épistasie), il démontre que chaque locus peut ne pas contribuer positivement à l'hétérosis et que le résultat net peut être un hybride égal ou inférieur à la moyenne parentale, même si la relation de dominance va, à tous les loci concernés, dans le sens d'une augmentation de la performance (dominance directionnelle). Dans l'espèce porcine, on peut raisonnablement supposer que la plupart des races pures, prises 2 à 2, offrent une diversité génétique suffisante pour qu'un effet d'hétérosis s'exprime en croisement; or la variabilité importante des résultats de croisements entre ces populations génétiquement distinctes confirme que la diversité génétique augmente la probabilité d'une manifestation sensible d'hétérosis mais ne la garantit pas. On peut voir là l'influence d'associations de gènes spécifiques à certaines combinaisons et susceptibles de modifier nettement le niveau d'hétérosis observé dans un sens ou dans l'autre. Par exemple, il est possible qu'à certains loci, l'effet de superdominance ne soit pas seulement associé à la présence de 2 allèles différents dans le génotype mais aussi qu'il prenne une valeur maximum si 2 allèles particuliers sont réunis; les travaux de BRILES *et al.* (1957), au locus B chez le Poulet, suggèrent une telle hypothèse.

Les notions d'aptitude générale à la combinaison et d'aptitude spécifique à la combinaison, introduites par SPRAGUE et TATUM (1942), rendent assez bien compte de cette situation. Les modèles mathématiques d'estimation de ces effets et les tests de signification statistique sont

décrits notamment par HENDERSON (1952). Leur application au croisement entre lignées consanguines chez le Porc a donné des résultats variables. HENDERSON (1949) trouve que les différences d'aptitude spécifique à la combinaison entre 12 lignées *Poland China* sont significatives : ce résultat tend à montrer que la variation entre les combinaisons particulières est importante, indépendamment des différences de valeur générale pour le croisement. Par contre, d'autres études (BRADFORD *et al.*, 1958 c; MAGEE et HAZEL, 1959; HETZER *et al.*, 1961) démontrent que les effets spécifiques ne sont pas une source de variation significative entre croisements.

Il apparaît que les caractéristiques génétiques des populations parentales ont une influence sensible sur l'expression de l'hétérosis; il convient donc, dans la présentation des résultats expérimentaux, de préciser ces caractéristiques, notamment celles qui touchent au niveau de consanguinité et à l'origine génétique des populations servant au croisement.

II. — HÉTÉROISIS ET NATURE DES CARACTÈRES CONSIDÉRÉS

Deux grands groupes de caractères seront considérés successivement :

- 1) les performances d'élevage,
- 2) les performances de production de viande.

A. — L'effet d'hétérosis pour les performances d'élevage.

L'expression performances d'élevage désigne l'ensemble des caractères liés à la capacité de reproduction de l'espèce. Le nombre et le poids des jeunes animaux sevrés annuellement par truie en reproduction dépendent à la fois de l'aptitude à la reproduction des animaux de la génération parentale, des qualités maternelles des truies et de la vigueur des porcelets.

1. — L'aptitude à la reproduction des animaux

a) Chez le mâle

La consanguinité tend à retarder l'âge à la puberté du verrat (ANDREWS et WARWICK, 1949; WIGGINS *et al.*, 1951; DONALD, 1955) et plusieurs auteurs (HAZEL et ANDERSON, 1949; HAUSER *et al.*, 1952; WINTERS, 1954) notent que le comportement sexuel des verrats consanguins est moins satisfaisant. Dans une expérience de croisement entre des lignées *Poland China*, *Hampshire* et *Duroc*, HAUSER *et al.* (1952) mettent en évidence un effet d'hétérosis sur la précocité sexuelle et sur le développement des organes génitaux; ils estiment qu'il est étroitement lié à l'effet d'hétérosis sur la croissance corporelle des jeunes mâles. Les résultats de cette étude semblent montrer qu'après la puberté, la production de semence augmente plus rapidement chez les verrats croisés mais que les caractéristiques de la semence (concentration, motilité) ne sont pas affectées sensiblement par l'hétérosis.

La consanguinité du verrat ne paraît pas avoir d'effet sur la qualité du sperme au point que la taille des portées engendrées par ce verrat en soit affectée (DURHAM *et al.*, 1952; HAUSER *et al.*, 1952; BERESKIN *et al.*, 1968 b). La fertilité comparée de mâles de race pure et de mâles croisés ne semble pas avoir été étudiée chez le Porc mais les résultats obtenus chez les ovins (BRADFORD *et al.*, 1963) et chez les bovins (MASON, 1966) n'indiquent pas de différences appréciables entre les 2 types de mâles pour le pourcentage de mise-bas.

b) Chez la femelle

L'effet défavorable de la consanguinité sur la précocité sexuelle de la truie est observé par WARNICK *et al.* (1951) et par DONALD (1955); cet effet n'est pas statistiquement significatif dans l'étude de HANSSON et BELIC (1967) réalisée avec les races *Yorkshire* et *Landrace*. Les données du tableau 1 montrent que l'hétérosis affecte l'âge à la puberté de la truie. Les truies provenant de croisements entre races pures atteignent l'âge au premier œstrus 1 à 3 semaines avant les truies des races parentales et dans les 3 études rapportées, l'apparition de la puberté est aussi précoce ou plus précoce chez les truies croisées que chez les truies de la meilleure race pure.

TABLEAU I
Effet d'hétérosis pour l'âge à la puberté des truies

Type de croisement	Auteurs	Truies de race pure (II)	Truies croisées (I)	Nombre total de truies contrôlées	Age à la puberté (jours)		Hétérosis pour la précocité sexuelle (%)
					(II)	(I)	
Croisements entre races pures	FOOTE <i>et al.</i> (1956)	Poland China (P)	$P \times D, D \times P$	162	236	210	11
		Duroc (D)	$D \times Y, Y \times D$				
		Yorkshire (Y)	$P \times Y, Y \times P$				
	SHORT <i>et al.</i> (1963)	Duroc (D)	$Y \times D, D \times Y$	148	214	208	3
	ZIMMERMAN <i>et al.</i> (1960)	Chester White (C)	$C \times P, P \times C$	58	204	182	11
	SQUIERS <i>et al.</i> (1952)	2 lignées Poland China, 1 lignée Hampshire, 1 souche Duroc (non consanguine)	croisements entre les 4 lignées	277	234	204	13
		4 lignées Chester White, 1 lignée Yorkshire, 1 lignée Yorkshire-Chester White					
Croisements entre lignées consanguines	FOOTE <i>et al.</i> (1956)		croisements à 2 voies entre les 6 lignées	150	228	193	15
			croisements à 2, 3, 4 voies entre les 6 lignées	106	244	207	15

TABLEAU 2
Analyse des effets de la consanguinité sur la productivité du Porc

Auteurs	Nombre de portées	Génotype	Effet d'une augmentation égale à 0,1 du coefficient de consanguinité du génotype considéré											
			Taille de portée		Poids individuel (kg)		Poids de portée (kg)							
			naissance	56 j	154 j	naissance	56 j	154 j	naissance	56 j	154 j			
DICKERSON <i>et al.</i> (1954)	863	portée	-0,20*	-0,38**	-0,44**	0,009	0,014	-1,55**						
	113	mère	0,17	-0,25*	-0,28**	-0,027	0,027	-0,059						
BRADFORD <i>et al.</i> (1958a)	219 (a)	portée	-0,45	-0,53	-0,53		-0,36	-2,21					-5,18	-32,9
		mère	0,38	0,12	0,02		-0,36	-0,68					-1,44	-0,63
URBAN <i>et al.</i> (1966)	3871	portée	-0,19**	-0,38**	-0,40**								-7,02**	
		mère	-0,22**	-0,18**	-0,12**								-2,74**	
HANSSON et BELIC (1967)	563 (race <i>Lamtrace</i>)	portée	-0,5**	-0,6**									-9,8**	
		mère	-0,8**	-0,5**									-2,5	
BERESKIN <i>et al.</i> (1968b)	7075	portée	-0,2	-0,4**									-6,0**	
		mère	-0,1	-0,07									-2,5	
	540 (race <i>Yorkshire</i>)	portée	-0,05	-0,28**	-0,34**	-0,010*	-0,40**	-2,6**					-5,1**	-3,2**
		mère	-0,24**	-0,21**	-0,20**	-0,007*	-0,26**	-0,9**					-3,8**	-16**

* : effet significatif au seuil de 5 % — ** : effet significatif au seuil de 1 % — (a) : la signification statistique des effets n'est pas donnée dans cette étude.

Effet d'hétérosis pour les performances d'élevage

Auteurs	Matériel animal (a)	Nombre de portées croisées (I)	Nombre de portées consanguines (II)
WINTERS <i>et al.</i> (1944)	7 lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,35$)	33	157
DICKERSON <i>et al.</i> (1946)	11 lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,42$)	60	56
CHAMBERS et WHATLEY (1951)	7 lignées <i>Duroc</i> ($F_m = 0,22$)	120	144
DICKERSON <i>et al.</i> (1954) (b)	14 lignées <i>Duroc</i> ($F_m = 0,25$)	167	298
	17 lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,39$)	158	240
KING (1967)	lignées <i>Large White</i>		

(a) F_m = coefficient moyen de consanguinité des lignées utilisées.

(b) cette étude globale regroupe les résultats obtenus dans 4 expériences et inclut en partie les données

La différence est de l'ordre d'un mois dans le cas de croisements entre lignées consanguines. La supériorité des truies croisées est statistiquement significative ($P < 0,05$) dans l'étude de SQUIERS *et al.* (1952) et dans les trois comparaisons de FOOTE *et al.* (1956). Réalisant un croisement alternatif entre les races *Yorkshire* et *Landrace*, SKARMAN (1965) ne trouve pas de différence significative entre truies pures et truies croisées pour l'âge à la première mise-bas, ce qui tend à montrer que la précocité sexuelle n'est pas améliorée dans ce croisement particulier.

L'effet favorable du croisement sur la croissance et la corrélation négative entre la vitesse de croissance et l'âge à la puberté expliquent en partie l'effet d'hétérosis sur ce dernier caractère mais FOOTE *et al.* (1956) et ZIMMERMAN *et al.* (1960) considèrent que l'effet du croisement sur la précocité sexuelle met en cause des facteurs additionnels à son effet propre sur la croissance.

REDDY *et al.* (1958), REUTZEL et SUMPTION (1968) mettent en évidence l'existence d'un effet maternel sur l'âge à la puberté; la précocité sexuelle des femelles croisées pourrait être affectée par le sens du croisement. Les résultats de SHORT *et al.* (1963) avec les races *Duroc* et *Yorkshire* n'indiquent pas une telle tendance. Par contre avec ces mêmes races, FOOTE *et al.* (1956) trouvent une différence significative entre les 2 croisements réciproques, à l'avantage des truies *Duroc* × *Yorkshire*, mais ils ne retrouvent pas ce résultat dans les autres croisements étudiés.

Peu d'observations ont été faites concernant l'effet d'hétérosis sur la fertilité de la truie adulte. WARNICK *et al.* (1951), ROBERTSON *et al.* (1951) mettent en évidence une relation favorable entre la précocité de la puberté et la fertilité ultérieure. SKARMAN (1965) note une tendance, chez les truies croisées, à un moindre pourcentage de retours après le premier service et à une plus faible proportion de truies restées vides mais les différences ne sont pas significatives dans cet échantillon de 159 truies. HANSSON et BELIC (1967) trouvent qu'en race *Landrace*, l'accroissement de la consanguinité amène une augmentation significative de l'intervalle entre mises-bas.

U 3

croisement entre deux lignées consanguines (intra race)

(I) — (II) (100 = moyenne des lignées parentales)

Taille de portée			Proportion d'animaux sevrés(%)	Poids (kg)		Poids de portée (kg)		
nés (total)	nés vivants	sevrage		naissance	sevrage	naissance	21 j	sevrage
	0,52 (107)	1,28 (123)	11,6 (115)		1,80 (113)			
	0,90 (114)	1,30 (137)	11,0 (121)	0,036 (103)	1,53 (112)	1,40 (116)	7,20 (139)	24,8 (155)
0,58	0,43 (106)	0,85 (116)	6,9 (109)			0,55 (107)	3,34 (114)	10,6 (118)
	0,45	1,25		— 0,005	— 0,27			
	0,67	0,95		— 0,005	0,15			
0,6 (108)			20 (136)	0,09	1,35			

3 études précédentes.

2. — Taille et poids de portée à la naissance et au sevrage.

a) Méthode d'analyse des résultats expérimentaux

Plusieurs expériences réalisées chez le Porc — voir la revue de PANI (1968) — mettent en évidence un effet maternel significatif pour les caractères des porcelets et de la portée jusqu'au sevrage. Le tableau 2 donne les résultats d'analyses expérimentales des effets d'un accroissement de la consanguinité sur ces caractères. La variation des résultats peut s'expliquer par des différences se rapportant à la méthode statistique d'estimation, au matériel animal utilisé et au taux moyen d'augmentation du coefficient de consanguinité appliqué à chaque génération; l'influence relative de ces facteurs est discutée notamment par DICKERSON *et al.* (1954) et par FREDDEN (1956). Cependant, les données du tableau 2 montrent qu'à des degrés divers selon le caractère considéré, le déclin de productivité est associé à l'accroissement du coefficient de consanguinité à la fois chez la mère et chez les animaux de la portée.

Dans l'analyse des résultats de croisements, il convient donc autant que possible de distinguer la part de l'effet d'hétérosis liée au génotype de la portée et la part due aux facteurs responsables de l'effet maternel. Les tableaux 3 à 11 regroupent les résultats obtenus pour les performances d'élevage dans un certain nombre d'expériences de croisement entre races et entre lignées consanguines.

b) Le nombre de porcelets nés par portée

CRAFT (1953) considère que la taille de portée est plus un caractère de la mère que des animaux de la portée et plusieurs auteurs (HETZER *et al.*, 1940; MUSSON, 1946; REDDY *et al.*, 1958;

Effet d'hétérosis pour les performances d'élevage

Auteurs	Matériel animal	Nombre de portées croisées (I)	Nombre de portées consanguines (II)
HETZER <i>et al.</i> (1951)	6 lignées créées à partir de croisements à base de <i>Landrace</i> ($F_m = 0,28$)	184	35
ENGLAND et WINTERS (1953) .	Lignées <i>Poland China</i> , <i>Minnesota</i> n° 1 et 2	79	
LASLEY et TRIBBLE (1959) . .	1 lignée <i>Landrace</i> et 1 lignée <i>Poland China</i>	189	153
CUNNINGHAM <i>et al.</i> (1967) . . .	1 lignée <i>Duroc</i> et 1 lignée <i>Bellsville</i> n° 1 ($F_m < 0,2$)	418	417
MORE O'FERRALL <i>et al.</i> (1968) .	7 lignées consanguines ($F_m = 0,33$)	327 (a)	229

(a) Les portées croisées proviennent du croisement entre les truies des 7 lignées consanguines (1 lignée *Poland China*).

WILSON *et al.*, 1962; KING, 1967; MORE O'FERRALL *et al.*, 1968) démontrent que s'il est normalement fertile, le verrat n'a pas d'influence sur la taille des portées qu'il engendre. Par contre d'autres études mettent en évidence l'influence significative du génotype paternel sur la mortalité embryonnaire (BAKER *et al.*, 1958; REDDY *et al.*, 1958) et sur la taille de portée à la naissance (GAINES, 1957; SKJERVOLD, 1963 a; OLLIVIER et LEGAULT, 1967), ce qui implique la possibilité d'un effet d'hétérosis dû au génotype des embryons pour ce dernier caractère.

a. Hétérosis lié au génotype des embryons

La comparaison de la taille de portées consanguines ou de race pure et de la taille de portées provenant du croisement entre 2 lignées ou 2 races fournit des estimations de cet effet d'hétérosis.

Le croisement entre 2 lignées consanguines intra-race (tableau 3) ou entre races (tableau 4) améliore la taille de portée à la naissance, sauf dans l'étude de MORE O'FERRALL *et al.* (1968) où la prolificité des truies de lignées consanguines n'est pas augmentée par le croisement avec des verrats de race pure et dans l'étude de CUNNINGHAM *et al.* (1967) où la réduction statistiquement significative du nombre de porcelets mis bas peut être attribuée à la mauvaise aptitude spécifique à la combinaison des 2 lignées utilisées; un effet d'hétérosis négatif pour ce caractère est aussi observé dans certains croisements entre lignées consanguines chez la Souris (BOGART *et al.*, 1958; FRANKS *et al.*, 1962).

Le tableau 5 donne les résultats de 8 expériences de croisements réciproques entre 2 races pures. La signification de ces résultats est limitée par le nombre généralement très faible de portées croisées. Dans 4 des 16 croisements étudiés, la prolificité des truies d'une race est sensiblement abaissée quand elles sont accouplées à des verrats d'une autre race; le plus souvent, le croisement augmente la taille de portée, parfois dans des proportions importantes. En particulier avec les races *Landrace* et *Large White* (ou *Yorkshire*), dans 3 de ces études (BERGE,

U 4

croisement entre deux lignées consanguines (entre race)

(I) - (II) (100 = moyenne des lignées parentales)

Taille de portée			Proportion d'animaux sevrés (%)	Poids (kg)		Poids de portée (kg)		
nés (total)	nés vivants	sevrage		naissance	sevrage	naissance	21 j	sevrage
	1,2 (114)	1,7 (129)	8,6 (112)	— 0,023 (98)	1,21 (110)	1,08 (110)	8,06 (128)	28,7 (140)
	(110)		(111)		(125)			
0,47 (106)		1,37 (126)	12,5 (119)	— 0,014 (99)	0,81 (105)	0,61 (105)		28,6 (132)
— 1,0 (90)	— 1,0 (90)	0,20 (103)	12,7 (119)	0,12 (110)	0,68 (104)	— 0,18 (99)		8,50 (106)
	0,0 (100)	1,0 (117)	11,6 (117)	0,032 (106)	1,5 (111)	0,64 (106)	6,0 (120)	23,8 (127)

Landrace et 6 lignées à base de Landrace) et des verrats de 4 races pures (Berkshire, Chester White, Hampshire

1949; SKARMAN, 1961; SMITH et KING, 1964) le croisement approprié (verrat *Landrace* × truie *Large White* dans les 3 cas) permet d'atteindre le niveau de prolificité de la meilleure race. D'autres expériences de croisements simples entre races conduisent à des résultats variables selon les croisements étudiés mais la plupart d'entre elles ne montrent pas une différence significative pour le nombre de porcelets nés entre portées F_1 et portées pures de la race maternelle (Mc MEEKAN, 1936; ROBISON, 1948; HORN, 1957; TOTEV, 1957; KOH, 1958; EVANS *et al.*, 1960; VASILEV, 1965; SILER et NEDELOVA, 1966; SMITH *et al.*, 1968). L'accouplement avec des verrats de *Piétrain* tend à abaisser légèrement la prolificité des truies *Large White* ou *Landrace* (KNOERTZER, 1961; SCHMIDT, 1964; DUCKWORTH *et al.*, 1966). L'effet du croisement simple sur la prolificité peut avoir son origine dans 3 facteurs : le taux de fertilisation, la mortalité embryonnaire et la proportion d'animaux morts-nés. Le taux de survie embryonnaire à un stade donné de la gestation est habituellement estimé par la différence entre le nombre de corps jaunes fonctionnels et le nombre d'embryons normaux; il est difficile d'analyser expérimentalement les causes de cette différence : fertilisation incomplète des ovules ou mortalité embryonnaire.

— *Taux de fertilisation et mortalité embryonnaire.* BAKER *et al.* (1958) trouvent une tendance à une meilleure survie des fœtus croisés pendant les deux premiers mois de la gestation (49 portées, races *Poland China* et *Chester White*) mais la différence n'est pas significative. L'étude de la répartition des individus purs et croisés dans les portées obtenues par double saillie permet de voir dans une certaine mesure si des phénomènes d'affinité entre gamètes génétiquement différents interviennent au moment de la fécondation; cette méthode d'étude reste très imprécise : la répartition des 2 types d'animaux étant observée au moment de la mise-bas, leur mortalité embryonnaire différentielle est un facteur de variation supplémentaire dont l'influence n'est sans doute pas négligeable. ROBERTS et CARROLL (1939) montrent que la répartition observée des porcelets purs et croisés dans 65 portées « mixtes » provenant de truies *Duroc* et *Poland China* est très proche de la valeur espérée dans l'hypothèse d'une fertilisation au hasard.

TABLEAU 5
Effet d'hétérosis pour la taille de portée à la naissance, observé dans les croisements réciproques entre 2 races pures

Auteurs	Races étudiées		Nombre de portées		Taille de portée à la naissance		Hétérosis (100 = moyenne des races parentales)
	A (a)	B	pures	croisées	$(B \times A) - \frac{(A \times A)}{(b)}$	$(A \times B) - \frac{(B \times B)}{(b)}$	
HUTTON et RUSSEL (1939)	Yorkshire	Chester White	74	58	— 0,5	0,1	98
BONSMAN et JOUBERT (1951)	Large White	Large Black	377	47	0,99	0,73	108
GAINES (1957)	Landrace	Poland China	350	245	1,1	— 1,0	101
SMITH et Mc LAREN (1967)	Duroc	Hampshire	186	82	1,42	0,10	108
FRASER et STOTHART (1947)	Yorkshire	Landrace	545	43	— 1,70	— 0,43	87
BERGE (1949)	Yorkshire	Landrace	444	40	1,12	1,70	114
SKARMAN (1961)	Landrace	Yorkshire	80	80	0,00	0,80	104
SMITH et KING (1964)	Large White	Landrace	16 635	3 967	0,02	0,42	102

(a) A est la race parentale la plus prolifique dans l'étude considérée.

(b) dans chaque croisement, la 1^{re} lettre désigne la race du père de la portée.

Les résultats obtenus par LUSH *et al.* (1939) avec ces mêmes races (28 portées) et par STARKEY et GODBEY (1946) les conduisent à une conclusion identique. L'expérience de SUMPTION (1961), où des truies *Duroc* sont accouplées au cours du même œstrus à des verrats *Duroc* et à des verrats de 4 autres races, démontre l'existence d'une fertilisation sélective (avantage des verrats *Duroc* et *Hampshire*) mais ne permet pas de postuler une affinité générale entre gamètes génétiquement différents. A moins de faire l'hypothèse d'une viabilité moindre des fœtus croisés, l'ensemble de ces données ne met donc pas en évidence un phénomène de fertilisation privilégiée par les spermatozoïdes « étrangers » dans le cas d'inséminations hétérospermiques. De toute façon, comme le note BEATTY (1961), une telle différence observée éventuellement dans des conditions artificielles de compétition entre spermatozoïdes pourrait être sans importance pratique dans les conditions naturelles de l'insémination homospermique : elle n'implique pas nécessairement que les accouplements entre animaux de races différentes présentent un taux de fertilisation plus élevé que les accouplements en race pure. HANCOCK (1962) estime néanmoins que des phénomènes immunogénétiques peuvent jouer un rôle important dans les problèmes de fertilisation et de mortalité embryonnaire précoce, comme le suggèrent les observations de THIBAUT et DAUZIER (1960) chez le Lapin, de KRITSJANSSON (1964) et de ТИХОНОВ (1968) chez le Porc.

— *Proportion de porcelets morts-nés.* La vigueur supérieure des fœtus croisés se traduit par une mortinatalité légèrement moindre dans les portées provenant d'un croisement simple comme le montrent les résultats de WINTERS *et al.* (1935), SKARMAN (1961), SMITH et MC LAREN (1967) rapportés au tableau 6. Dans des portées obtenues par double saillie, ROBERTS et CARROLL (1939) trouvent que la proportion d'animaux morts-nés est légèrement plus élevée chez les animaux croisés; par contre dans les études de SHEARER *et al.* (1926) et LUSH *et al.* (1939), les porcelets croisés présentent un pourcentage de morts-nés deux fois plus faible que les porcelets de race pure. Les données d'URBAN *et al.* (1966) suggèrent que le pourcentage de morts-nés est affecté sensiblement par la consanguinité des porcelets : l'effet d'une augmentation de 10 p. 100 du coefficient de consanguinité des individus de la portée est de — 0,11 pour le nombre total de porcelets nés et de — 0,19 pour le nombre de porcelets vivants à 1 jour. Un tel résultat n'est pas retrouvé par HANSSON et BELIC (1967).

β. Hétérosis liés au génotype de la mère

Les résultats des tableaux 7 à 10 mettent en évidence la prolificité supérieure des truies croisées, par rapport aux truies des populations parentales. Les études de PANI *et al.* (1963) et CUNNINGHAM *et al.* (1967) — tableau 8 — sont particulièrement intéressantes puisqu'elles mettent en comparaison des portées dont les animaux sont de même génotype et qui diffèrent seulement par le sens du croisement. Les différences entre portées provenant de truies croisées et portées de race pure (tableau 9) recouvrent les effets d'hétérosis liés aux deux composantes (mère et embryons) de la taille de portée. Les données du tableau 10 permettent d'obtenir une valeur approchée de l'effet d'hétérosis lié à la seule composante maternelle : elle est en moyenne de 6 p. 100 pour le nombre de porcelets nés par portée.

L'effet d'hétérosis sur la prolificité des truies peut avoir plusieurs origines :

— *Taux d'ovulation.* La plupart des études montrent que, chez le Porc, ce caractère est affecté par la consanguinité et l'hétérosis. HAUSER *et al.* (1952) observent que l'augmentation du coefficient de consanguinité de la truie est associée à une réduction significative du nombre d'ovules pondus : — 1,7 œuf pour une augmentation de F égale à 0,1. En race *Large White*, KING et YOUNG (1957) arrivent à une estimation plus faible (—0,76 pour une augmentation de F égale à 0,1). L'étude la plus complète est celle de SQUIERS *et al.* (1952) qui comparent le taux d'ovulation de 197 jeunes truies de lignées *Poland China*, *Hampshire* et *Duroc* et de 80 jeunes truies provenant de croisements entre ces lignées : l'avantage des secondes (+ 1,19 ovule, soit + 11 p. 100) est hautement significatif et il correspond à — 0,55 ovule pondu par 10 p. 100 d'augmentation de F. L'étude de RRO (1958) conduit à des conclusions différentes : les jeunes truies des races *Yorkshire* et *Hampshire* ne diffèrent pas significativement pour le taux d'ovulation mais, par rapport à la moyenne parentale, les truies *Hampshire* × *Yorkshire* présentent un effet d'hétérosis négatif (— 1,96 œuf) qui est statistiquement significatif et qui n'est pas observé chez les truies *Yorkshire* × *Hampshire*; la différence significative entre les 2 croise-

TAL

Effet d'hétérosis pour les performances d'élevage — Performances comparées des portées

Auteurs	Races étudiées	Croisements (I)	Races pures (II)
WINTERS <i>et al.</i> (1935) . . .	<i>Poland China</i> (P) <i>Duroc</i> (D), <i>Chester White</i> (C) <i>Yorkshire</i> (Y)	$P \times D, D \times P, C \times D$ $D \times C, Y \times P, P \times Y$ 45 portées	76 portées
MENZIES-KITCHIN (1937) .	<i>Large White</i> (LW) <i>Large Black</i> (LB) <i>Middle White</i> (M)	$LW \times LB, M \times LB$ $LW \times M$ 796 portées	833 portées
HUTTON et RUSSELL (1939)	<i>Yorkshire</i> (Y) <i>Chester White</i> (C)	$Y \times C, C \times Y$ 58 portées	74 portées
BONSMA et JOUBERT (1951)	<i>Large White</i> (LW) <i>Large Black</i> (LB)	$LW \times LB, LB \times LW$ 47 portées	377 portées
BERCE (1949)	<i>Yorkshire</i> (Y) <i>Landrace</i> (L)	$Y \times L, L \times Y$ 40 portées	444 portées
FRASER et STOTHART (1947)	<i>Yorkshire</i> (Y) <i>Landrace</i> (L)	$Y \times L, L \times Y$ 43 portées	545 portées
SKARMAN (1961)	<i>Yorkshire</i> (Y) <i>Landrace</i> (L)	$Y \times L, L \times Y$ 80 portées	80 portées
SMITH et KING (1964) . . .	<i>Large White</i> (LW) <i>Landrace</i> (L) <i>Wessex</i> (W)	$LW \times L, L \times LW$ $LW \times W, L \times W$ 6856 portées	19.245 portées
SEALE (1959)	<i>Yorkshire</i> (Y) <i>Lacombe</i> (Lc)	$Y \times Lc, Lc \times Y$ 40 portées	50 portées
GAINES (1957)	<i>Landrace</i> (L) <i>Poland China</i> (P)	$L \times P, P \times L$ 245 portées	350 portées
SMITH et MC LAREN (1967)	<i>Hampshire</i> (H), <i>Duroc</i> (D), <i>Landrace</i> (L)	$H \times D, D \times H, L \times H,$ $L \times D$ 146 portées	243 portées

ments réciproques suggère l'existence d'un effet maternel pour le taux d'ovulation et peut être liée, selon l'auteur, à une interaction gène-cytoplasme. REDDY *et al.* (1958) considèrent que leurs résultats indiquent l'existence possible d'un effet d'hétérosis dans l'expression du taux d'ovulation.

D'après les données de SHORT *et al.* (1963), provenant de 148 truies des races *Duroc* et *Yorkshire* et des 2 croisements F_1 , l'effet d'hétérosis moyen pour le taux d'ovulation au 2^e œstrus est de 5 p. 100. ДУСК (1968), dont l'étude porte sur 26 truies *Lacombe* \times *Yorkshire* et sur 115 truies pures, trouve que le taux d'ovulation des truies croisées est supérieur d'une unité (soit + 7,5 p. 100) à la moyenne des races parentales. On peut noter que ces études concernent le plus souvent des jeunes truies et que l'avantage des femelles croisées pour le taux d'ovulation est peut-être à attribuer en partie à leur vitesse de croissance plus rapide et à leur poids corporel plus élevé au moment de l'observation.

J 6

des du croisement entre deux races pures (I) et des portées des races parentales (II)

(I) - (II) (100 = moyenne des races parentales)

Taille de portée			Proportion d'animaux sevrés (%)	Poids moyen (kg)		Poids de portée (kg)		
nés (total)	nés vivants	sevrage		naissance	sevrage	naissance	21 j	sevrage
0,38 (104)	0,93 (111)	0,33 (106)	- 2,1 (97)	0,023 (102)	2,26 (118)	1,17 (113)		17,6 (125)
	0,26 (103)	0,56 (107)	3,6 (104)		- 0,52 (94)			
	- 0,2 (98)	0,60 (108)	7,0 (110)	0,023 (103)	1,73 (110)			
	0,86 (109)	1,67 (128)	10,6 (118)					
	1,41 (114)	1,39 (118)	2,6 (103)	- 0,025 (98)	0,23 (102)			
- 1,20 (87)	- 1,06 (87)	- 0,27 (96)	6,9 (109)	0,032 (102)			- 3,20 (92)	
0,35 (103)	0,40 (104)	0,50 (106)	1,4 (102)	0,055 (104)	1,11 (108)	1,0 (107)	3,75 (108)	16,3 (114)
	0,26 (102)	0,41 (105)	1,9 (102)				2,43 (105)	13,8 (110)
		(120)		(99)	(104)			(127)
0,05 (101)		0,40 (107)	4,1 (106)		1,10 (108)			
0,43 (104)	0,46 (105)	0,87 (112)	5,1 (107)	0,00 (100)	1,58 (109)	0,59 (104)		27,1 (122)

— *Taux de fécondation.* Dans la mesure où le pourcentage d'ovules fécondés peut être estimé expérimentalement, les données obtenues par SQUIERS *et al.* (1952) et par DIMOV et ZIVKOVA (1967) ne montrent pas que ce caractère est influencé de façon sensible par les effets de consanguinité et d'hétérosis liés au génotype maternel.

— *Mortalité embryonnaire.* L'étude de SQUIERS *et al.* (1952) met en évidence une différence, très proche du seuil de signification de 5 p. 100, entre jeunes truies consanguines et jeunes truies croisées pour le taux de mortalité embryonnaire jusqu'au 25^e jour de la gestation; cette différence est à attribuer à la supériorité du milieu utérin des truies croisées puisque les génotypes des embryons sont comparables dans les deux types de portées. Cet effet défavorable de la consanguinité n'est pas apparemment retrouvé chez les truies adultes de race *Large White* par KING et YOUNG (1957) qui remarquent cependant que, si l'on tient compte de la relation étroite entre

Effet d'hétérosis pour les performances d'élevage — Performances comparées

Type de croisement	Auteurs	Matériel animal	Portées consanguines (II)	Portées issues de mères croisées (I)
Intra-race	ENGLAND et WINTERS (1953)	Lignées <i>Poland China</i>		Croisement alternatif en rotation 55 portées
Entre races	ENGLAND et WINTERS (1953)	Lignées <i>Poland China Minnesota n° 1 et n° 2</i>		Croisement alternatif en rotation 122 portées
	LASLEY et TRIBBLE (1959)	1 lignée <i>Landrace (L)</i> 1 lignée <i>Poland China (P)</i> 1 lignée <i>Duroc (D)</i> ($F_m = 0,27$)	153 portées	$D \times (L - P)$ 70 portées
	HETZER (1961)	6 lignées consanguines à base de <i>Landrace</i> ($F_m = 0,34$)	88 portées	194 portées
	CUNNINGHAM <i>et al.</i> (1967)	1 lignée <i>Duroc (D)</i> 1 lignée <i>Beltsville n° 1 (B)</i> 1 lignée <i>Hampshire (H)</i>	862 portées	$H \times (D - B)$ 331 portées

mortalité embryonnaire et taux d'ovulation et de l'effet dépressif de la consanguinité sur ce dernier caractère, les 2 études s'accordent pour montrer une mortalité plus forte chez les mères consanguines. Comparant le taux de survie embryonnaire pendant le 1^{er} mois de gestation chez 71 truies *Duroc* et *Yorkshire* et chez 77 truies provenant des croisements réciproques entre ces races, SHORT *et al.* (1963) ne trouvent pas de différences entre les 2 groupes de truies. Les résultats de DIMOV et ZIVKOVA (1967) conduisent à une conclusion analogue. Ces premières études de croisement entre races tendent à montrer que les facteurs responsables de l'effet maternel sur la mortalité embryonnaire ne sont pas affectés sensiblement par l'hétérosis. D'autres expériences seraient nécessaires pour confirmer cette tendance.

— *Proportion de porcelets morts-nés.* L'influence de la truie sur ce caractère a été peu étudiée en elle-même. Dans les races *Yorkshire* et *Landrace*, HANSSON et BELIC (1967) montrent que l'augmentation du coefficient de la consanguinité de la truie amène un accroissement marqué de la durée de la parturition, associé à un effet défavorable sur la proportion de porcelets morts-nés en race *Landrace*. SKARMAN (1965) trouve une différence significative ($P < 0,05$) entre truies croisées et truies pures dans une expérience de croisement alternatif entre les races *Yorkshire* et *Landrace*; la proportion des morts-nés est respectivement de 2,98 et 4,17 p. 100. D'après les données de mise-bas de SMITH et Mc LAREN (1967), la proportion de morts-nés est de 5,23 p. 100 dans 389 portées pures et croisées issues de truies *Hampshire Landrace* et *Duroc* et de 4,36 p. 100 dans 59 portées provenant de croisements à 3 voies entre ces races. L'avantage des truies croisées est plus net dans l'expérience de WINTERS *et al.* (1935) = 3,4 contre 9 p. 100.

Le tableau 11 donne les qualités maternelles comparées des truies provenant des croisements

U 7

portées issues de truies croisées (I) et de truies consanguines (II)

(I) - (II) (100 = moyenne des races parentales)

Taille de portée			proportion d'animaux sevrés (%)	Poids moyen (kg)		Poids de portée (kg)		
nés (total)	nés vivants	sevrage		naissance	sevrage	naissance	21 j	sevrage
	(109)		(116)		(116)			
	(124)		(114)		(120)			
1,83 (123)		3,18 (161)	20,2 (131)	0,059 (90)	0,25 (101)	2,24 (118)		5,60 (163)
	1,90 (125)	1,90 (134)	5,5 (108)		1,78 (112)			40,5 (151)
0,69 (107)	0,80 (108)	1,0 (115)	6,2 (109)	0,072 (105)	0,32 (102)	1,80 (114)		21,2 (117)

récioproques entre 2 races pures et accouplées aux verrats d'une même race. Cette comparaison permet de voir s'il existe un effet maternel sur la prolificité des filles croisées de truies de l'une et de l'autre race parentale. Dans les études de GAINES (1957) et de PANI *et al.* (1963) il n'y a pas de différence significative de prolificité entre truies *Landrace* × *Poland China* et truies *Poland China* × *Landrace*. Les résultats de SMITH et KING (1964) montrent que la prolificité des truies *Landrace* × *Large White* est supérieure à celle des truies *Large White* × *Landrace*. Dans l'étude de SHORT *et al.* (1963), la différence entre les 2 groupes de truies F₁ pour la taille de portée au 30^e jour de la gestation reflète la supériorité des truies *Duroc* × *Yorkshire* à la fois pour le taux d'ovulation et pour le taux de survie embryonnaire. Ces 2 dernières études tendent à démontrer l'intérêt de l'utilisation de la race *Large White* comme lignée maternelle pour la production de truies croisées de bonne prolificité.

c) La croissance prénatale

L'ensemble des données rassemblées dans les tableaux 3 à 10 montre que l'hétérosis affecte relativement peu le poids moyen à la naissance. Cette situation peut être attribuée en partie au fait que les portées provenant de croisements sont généralement plus grandes : une taille de portée élevée a un effet dépressif sur la croissance individuelle des foetus (LUSH *et al.*, 1934; FREDEN et PLANCK, 1963; AUMAITRE *et al.*, 1966), cet effet semblant lié à des facteurs locaux au niveau de la corne utérine plus qu'à des facteurs généraux au niveau de l'ensemble de l'utérus (WALDORF *et al.*, 1957).

Effet d'hétérosis pour les performances d'élevage — Performances

Type de croisement	Auteurs	Matériel animal	Portées croisées	
			issues de mères consanguines (II)	issues de mères croisées (II)
intra-race	CHAMBERS et WHATLEY (1951)	7 lignées <i>Duroc</i> ($F_m = 0,24$)	croisements entre 2 lignées 74 portées	croisements entre 3 lignées 24 portées
	ROBISON cité par CRAFT (1953)	lignées <i>Durod</i>	croisements entre 2 lignées	croisements entre 3 lignées
	DICKERSON <i>et al.</i> (1954)	12 lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,34$)	croisements entre 2 lignées 50 portées	croisements entre 3 lignées 63 portées
entre races	LASLEY et TRIBBLE (1959)	1 lignée <i>Landrace</i> (L) 1 lignée <i>Poland China</i> (P) 1 lignée <i>Duroc</i> (D) ($F_m = 0,27$)	$L \times P,$ $P \times L,$ 189 portées	$D \times (L - P)$ 70 portées
	HETZER (1961)	6 lignées consanguines à base de <i>Landrace</i> ($F_m = 0,34$)	croisements à 2 voies 90 portées	croisements à 3 voies 194 portées
	PANI <i>et al.</i> (1963)	1 lignée <i>Landrace</i> (L) 1 lignée <i>Poland china</i> (P) 1 lignée <i>Duroc</i> (D)	$(L - P) \times D$ 34 portées	$D \times (L - P)$ 60 portées
	CUNNINGHAM <i>et al.</i> (1967)	1 lignée <i>Duroc</i> (D) 1 lignée <i>Beltsville</i> n° 1 (B) 1 lignée <i>Hampshire</i> (H)	$(D - B) \times H$ 89 portées	$H \times (D - P)$ 141 portées

α. Hétérosis lié au génotype des embryons.

La comparaison du poids à la naissance des porcelets purs et croisés dans les portées obtenues par double saillie permet d'apprécier l'effet d'hétérosis dû au génotype des embryons pour la croissance prénatale, indépendamment des différences de taille de portée et d'effet maternel. LUSH *et al.* (1939) utilisant les races *Duroc* et *Poland China* (292 animaux), estiment à 10 p. 100 l'avantage des porcelets croisés pour le poids à la naissance. Avec ces mêmes races, ROBERTS et CARROLL (1939) arrivent à une différence significative ($P < 0,05$) de 58 g, ce qui représente un effet d'hétérosis de 5 p. 100. Les données de SHEARER *et al.* (1926), STARKEY et GODBEY (1946) et WEAVER (1940) montrent également que la croissance prénatale des embryons croisés est plus forte que celle des embryons purs. Il convient sans doute de transposer avec prudence aux conditions normales les résultats fournis par la technique particulière de la double saillie. Comme le note HAFEZ (1963), la croissance prénatale dans les espèces multipares est liée non seulement au génotype du fœtus lui-même et au génotype de sa mère mais aussi aux génotypes des autres animaux de la portée. Il est possible qu'on retrouve chez le Porc le phénomène observé par BEATTY (1960) chez le Lapin et dû à un effet de compétition intra-utérine : la différence moyenne pour le poids à la naissance entre individus « génétiquement grands » et indivi-

8

parées des portées issues de mères croisées (I) et consanguines (II)

(I) - (II) (100 = (II))

Taille de portée			Proportion d'animaux sevrés (%)	Poids (kg)		Poids de portée (kg)		
nés (total)	nés vivants	sevrage		naissance	sevrage	naissance	21 j	sevrage
1,64	1,36 (119)	1,20 (119)	0,3 (100)	— 0,023 (98)	— 0,036 (100)	1,32 (116)	4,30 (116)	13,4 (119)
1,5 (117)		1,4 (121)	2,5 (103)		— 0,54 (96)			17,1 (116)
	0,59 (110)	0,87 (124)	7,7 (113)	0,09 (107)	— 0,086 (99)			
1,36 (116)		1,81 (127)	7,7 (110)	— 0,045 (97)	— 0,55 (97)	1,63 (113)		27,5 (124)
	1,40 (117)	1,0 (116)	— 1,1 (99)		0,50 (103)			19,4 (119)
2,60 (136)		2,20 (136)	— 0,1 (100)	0,045 (103)	1,44 (109)	3,96 (137)		48,2 (149)
0,87 (109)	1,0 (111)	0,4 (105)	— 1,6 (98)	0,036 (103)	1,44 (108)	1,71 (114)		18,5 (115)

des « génétiquement petits », obtenus dans la même portée par insémination hétérospémique, est significativement supérieure à celle qui est observée quand ils sont conçus dans des portées différentes.

Réalisant les croisements réciproques entre les races *Chester White* et *Poland China*, BAKER *et al.* (1958) trouvent qu'au 25^e jour de la gestation, les embryons de race pure sont significativement plus lourds (+ 22 p. 100) que les embryons croisés et qu'au 70^e jour de la gestation, a même tendance est observée sans être toutefois significative; les auteurs proposent deux explications possibles de ce phénomène : une interaction génique défavorable peut s'exprimer chez l'embryon aux premiers stades du développement ou bien le ralentissement de la croissance est dû à un effet maternel inhibiteur sur les gènes « étrangers » de l'embryon. Ce résultat, obtenu avec un faible effectif de truies (49 portées) et peut-être spécifique aux 2 races étudiées, semblerait indiquer que l'effet favorable du croisement simple sur la croissance fœtale s'exprime plutôt dans la seconde partie de la gestation.

β. Hétérosis lié au génotype de la mère.

Les résultats rapportés aux tableaux 8 et 10 montrent, dans l'ensemble, un avantage des mères croisées pour la croissance prénatale de leurs descendants. En particulier, dans les expé-

Effet d'hétérosis pour les performances d'élevage — Performances comparées des porcs

Auteurs	Races étudiées	Portées issues de truies croisées (I)	Portées de race pure (II)
WINTERS <i>et al.</i> (1935)	<i>Poland China, Chester White, Duroc, Yorkshire</i>	Backcross et croisement à 3 voies 40 portées	76 portées
ROBISON (1948)	<i>Duroc, Hampshire, Poland China</i>	Croisement en rotation à 3 races 63 portées	70 portées
BRADFORD <i>et al.</i> (1953)	<i>Poland China, Duroc, Chester White, Spotted Poland China</i>	En général backcross 836 portées	3005 portées
COBB (1958)	<i>Berkshire, Chester White, Poland China, Hampshire</i>	Backcross	
GAINES (1957)	<i>Landrace (L), Poland China (P), Duroc (D) Chester White (C)</i>	$D \times (P - L)$ $C \times (P - L)$ 467 portées	<i>Landrace Poland China</i> 250 portées
SMITH et Mc LAREN (1967)	<i>Duroc (D), Hampshire (H), Landrace (L)</i>	$H \times (L - D)$, $D \times (L - H)$, $L \times (H - D)$, $L \times (D - H)$ 59 portées	243 portées
SMITH et KING (1964)	<i>Large White, Landrace</i>	Backcross 1740 portées	16 635 portées
SKARMAN (1965)	<i>Yorkshire, Landrace</i>	croisement alternatif 228 portées	231 portées

riences de PANI *et al.* (1963) et CUNNINGHAM *et al.* (1967) qui comparent le poids individuel à la naissance de porcelets de même génotype, issus de truies pures ou de truies croisées, les différences observées ne sont pas statistiquement significatives mais tendent à mettre en évidence la meilleure croissance prénatale des descendants des truies croisées, compte tenu de la supériorité significative de ces dernières pour le nombre de porcelets nés. Les résultats de DIMOV et ZIVKOVA (1967) qui considèrent le poids des embryons au 36^e jour de la gestation, semblent montrer que l'effet d'hétérosis pour l'aptitude de la truie à satisfaire les besoins nutritionnels de sa portée s'exprime dès les premières semaines de la gestation.

d) La viabilité et la croissance des porcelets de la naissance au sevrage

Ces caractères sont étroitement liés au génotype du porcelet mais dépendent aussi du comportement marténel et de la production laitière de la truie.

U 9
 truies croisées (I) et de truies des races parentales (II)

(I) - (II) (100 = moyenne des races parentales)								
Taille de portée			Proportion d'animaux sevrés (%)	Poids individuel (kg)		Poids de portée (kg)		
nés (total)	nés vivants	sevrage		naissance	sevrage	naissance	21 j	sevrage
— 0,10 (98)	0,73 (109)	1,36 (124)		0,086 (107)	2,71 (121)	1,55 (116)		36,1 (150)
0,69 (108)	0,67 (108)	0,93 (115)			1,49 (110)			
	0,23 (103)	0,67 (110)						
2,40 (132)		2,70 (151)	10,0 (114)		3,42 (134)			54,4 (203)
0,95 (111)		1,35 (124)	7,6 (112)		1,44 (110)			
0,96 (109)	1,03 (111)	1,64 (122)		0,09 (106)	1,67 (110)	2,36 (116)		41,0 (136)
	0,52 (105)	0,63 (108)					4,0 (108)	12,9 (109)
0,82 (108)	0,92 (109)	0,79 (109)		— 0,03 (98)		0,82 (106)	4,91 (111)	

α. Hétérosis lié au génotype du porcelet

La mortalité entre la naissance et le sevrage est plus forte dans les portées les plus grandes à la naissance (WINTERS *et al.*, 1947; LODGE *et al.*, 1961). En dépit de leur taille initiale un peu plus élevée, les portées issues d'un croisement simple présentent une proportion d'animaux sevrés supérieure à celle des portées des populations parentales, comme le montrent les résultats expérimentaux rassemblés aux tableaux 3, 4 et 6. Dans le cas de croisements entre 2 lignées consanguines, cet avantage varie de 9 à plus de 30 p. 100, selon les études sans qu'il y ait une différence marquée entre les croisements intra-race (tableau 3) et les croisements entre races (tableau 4). L'étude de VERNON (1948), qui porte sur un total de 2887 portées, confirme ces résultats : elle met en évidence un avantage hautement significatif des portées provenant de croisements entre lignées consanguines pour la mortalité de 0 à 21 jours (27,5 p. 100 contre 39 p. 100). Selon HICKS (1968), la relation positive entre taux de mortalité et coefficient de consanguinité de la portée est due à l'augmentation de l'homozygotie pour des gènes récessifs défavorables et ne semble pas mettre en jeu une action de loci épistatiques; il montre d'autre part que l'effet

Effet d'hétérosis pour les performances d'élevage — Performances comparées des portées issues

Auteurs	Races étudiées	Portées issues de truies croisées (I)	Portées croisées issues de truies de race pure (II)
GAINES (1957)	<i>Duroc</i> (D) <i>Chester White</i> (C) <i>Landrace</i> (L) <i>Poland China</i> (P)	$D \times (P - L)$ $D \times (L - P)$ $C \times (P - L)$ $C \times (L - P)$ 467 portées	$P \times L, L \times P$ 245 portées
SMITH et Mc LAREN (1967)	<i>Duroc</i> (D) <i>Hampshire</i> (H) <i>Landrace</i> (L)	$H \times (L - D)$ $D \times (L - H)$ $L \times (H - D)$ $L \times (D - H)$ 59 portées	$H \times D$ $D \times H$ $L \times H$ $L \times D$ 146 portées
SMITH et KING (1964)	<i>Large White</i> (LW) <i>Landrace</i> (L)	$L \times (L - LW)$ $L \times (LW - L)$ $LW \times (L - LW)$ $LW \times (LW - L)$ 1740 portées	$L \times LW$ $LW \times L$ 3977 portées

de la consanguinité sur la viabilité est plus marqué chez les mâles, ce qu'on peut rapprocher de l'observation de COX (1960) selon laquelle l'effet d'hétérosis sur ce même caractère est 3 fois plus fort chez les mâles que chez les femelles. Les données du tableau 6 montrent que, le plus souvent, un effet d'hétérosis s'exprime pour la proportion d'animaux sevrés dans les croisements entre 2 races pures, le progrès apporté dépassant rarement 10 p. 100. La meilleure viabilité des animaux croisés est observée également dans d'autres études (Mc MEEKAN, 1936; FISHWICK, 1939; GONZALES CHAPEL et CABRERA, 1949; HORN, 1957; Mc DONALD *et al.*, 1963). SMITH *et al.* (1968) trouvent que la taille des portées *Hampshire* \times *Large White* au sevrage est supérieure de 14 p. 100 à celle des portées de race pure *Large White*, alors qu'il n'y a pas de différence entre les 2 types de portées pour le nombre de porcelets nés. Dans l'expérience de double saillie de LUSH *et al.* (1939), le taux de survie des porcelets *Poland China* \times *Duroc* et *Duroc* \times *Poland China* est supérieur de 15 p. 100 à celui des porcelets *Duroc* et *Poland China*. Les résultats d'autres expériences analogues (ROBERTS et CARROLL, 1939; STARKEY et GOBBEY, 1946) vont dans le même sens mais l'avantage des porcelets croisés n'y atteint pas la valeur trouvée par LUSH *et al.* (1939) et dans l'étude de ROBERTS et CARROLL (1939), il n'est pas statistiquement significatif. L'étude de KNOERTZER (1961) sur le croisement entre des verrats de *Piétrain* et des truies *Large White* met en évidence un meilleur taux de survie dans les portées F_1 , comparées aux portées des races parentales : cet avantage est de l'ordre de 8 p. 100 et les portées F_1 , de taille inférieure à la naissance, comptent au sevrage 0,4 porcelet de plus que les portées de race *Large White*. La meilleure viabilité des porcelets croisés n'est pas retrouvée par SCHMIDT (1964) qui compare des portées *Landrace allemand* et des portées *Piétrain* \times *Landrace allemand*. Chacune de ces 2 études porte sur un nombre réduit de portées.

Le croisement entre 2 lignées consanguines apporte une amélioration de la croissance du porcelet entre la naissance et le sevrage : les valeurs de l'hétérosis vont de 0 à 25 p. 100 et sont le plus souvent comprises entre 3 et 12 p. 100. Si on l'exprime en pourcentage, l'effet favo-

U 10

des croisées (I) et de truies des races parentales (II) et des portées provenant d'un croisement simple

(I) - (II) (100 = croisement simple)

Taille de portée			Proportion d'animaux sevrés (%)	Poids individuel (kg)		Poids de portée (kg)		
nés (total)	nés vivants	sevrage		naissance	sevrage	naissance	21 j	sevrage
0,90 (110)		0,95 (116)	3,5 (105)		0,34 (102)			
0,53 (105)	0,57 (106)	0,77 (109)		0,09 (106)	0,09 (101)	1,68 (111)		15,4 (110)
	0,32 (103)	0,25 (103)				1,49 (103)		— 0,59 (100)

table de ce type de croisement est moins marqué pour la croissance du porcelet que pour sa viabilité. Cette situation ne se retrouve pas aussi nettement dans les résultats de croisements entre races pures (tableau 6); on peut tenter d'expliquer cette différence en considérant que dans le premier groupe d'expériences, la nature consanguine du génotype maternel constitue une limite à l'expression totale de l'effet d'hétérosis sur le potentiel de croissance du porcelet. D'après les résultats des études rapportées au tableau 6 et d'un certain nombre d'autres études (CONSTANTINESCU *et al.*, 1935; KRONACHER et HUNSDORFER, 1936; MC MEEKAN, 1936; SHAW et MC EWAN, 1936; FISHWICK, 1939; KNOERTZER, 1961; JOUBERT, 1962; DUCKWORTH *et al.*, 1966; KOPYTOVA, 1968, SMITH *et al.*, 1968), le progrès apporté par le croisement entre 2 races pures est de l'ordre de 5 à 8 p. 100 pour le poids individuel au sevrage. La corrélation négative entre le poids moyen au sevrage et l'effectif des porcelets d'une portée est démontrée par plusieurs auteurs (SMITH et DONALD, 1939; WINTERS *et al.*, 1947; LODGE et MC DONALD, 1959; FREDEEN et PLANK, 1963; AUMAÎTRE *et al.*, 1966). La comparaison du poids au sevrage de porcelets purs et croisés élevés dans des portées provenant d'une double saillie permet d'évaluer l'effet d'hétérosis sans qu'intervienne l'influence possible de cette corrélation. Dans l'étude de ROBERTS et CARROLL (1939), l'avantage des animaux croisés pour le poids individuel au sevrage n'est pas significatif. Par contre, les valeurs obtenues par LUSH *et al.* (1939), WEAVER (1940), STARKEY et GODBEY (1946) avec les races *Duroc* et *Poland China* sont élevées (11 à 14 p. 100); on peut supposer qu'un effet de compétition lié à la plus grande vigueur des porcelets croisés (MC BRIDE *et al.*, 1965) explique en partie l'importance de cette supériorité par rapport à celle qui serait observée si les 2 types d'animaux étaient élevés dans des portées différentes.

β. Hétérosis lié au génotype de la mère.

L'effet maternel sur les performances des porcelets entre la naissance et le sevrage est largement mis en évidence chez le Porc. La technique des échanges de porcelets entre portées au

moment de la mise-bas (DONALD, 1939; COX et WILLHAM, 1962; AHLSCHEWEDE et ROBISON, 1969 a) permet d'analyser la nature de cet effet maternel et d'apprécier l'importance relative de ses 2 composantes : effet maternel prénatal et effet maternel postnatal. Selon AHLSCHEWEDE et ROBISON (1969 a), qui étudient la croissance du porcelet, la 1^{re} composante diminue jusqu'à l'âge de 2 semaines puis se stabilise et la 2^e composante atteint sa valeur maximum vers l'âge de 3 semaines puis reste stable. COX et WILLHAM (1962) trouvent que les influences prénatales (effets utérins et effets génétiques communs aux individus plein-frères) et les influences postnatales (effets de milieu communs aux individus élevés par une même truie) expliquent respectivement 6 et 20 p. 100 de la variance du poids individuel à 21 jours, 12 et 26 p. 100 de la variance du poids individuel à 42 jours; cette analyse porte seulement sur 33 portées et 192 porcelets. La composante post-natale correspond principalement aux qualités nourricières de la mère : instinct maternel et aptitude laitière. La mesure directe de la production laitière de la truie repose sur des techniques difficiles à mettre en œuvre (SALMON - LEGAGNEUR, 1958) et l'étude de l'hétérosis pour ce caractère n'est abordée que dans l'expérience de ALLEN *et al.* (1959 a). Mesurant la quantité de lait produite en 6 semaines de lactation, ils l'évaluent respectivement à 120,2 kg, 138,3 kg et 135,6 kg chez des truies consanguines *Poland China* et *Landrace* et chez des truies *Landrace* × *Poland China*; l'effet d'hétérosis est de 5 p. 100. Le pic de lactation est plus précoce chez les truies croisées et l'effet d'hétérosis est de 11 p. 100 pour la production laitière pendant les trois premières semaines de lactation. Cette étude semble donc montrer que l'aptitude laitière de la truie est affectée par l'hétérosis. Il faut noter qu'elle porte seulement sur un effectif de 31 truies et que d'autres facteurs de variation doivent être considérés dans l'interprétation des résultats : l'âge de la truie (SALMON-LEGAGNEUR, 1958) et l'effet stimulant de la taille de portée sur la production laitière (DSCHAPARIDSE, 1936; BERGE, 1949; LALEVIC, 1953). Les truies croisées ont 2 porcelets de plus à allaiter mais par ailleurs, leur âge moyen à la mise-bas est très inférieur à celui des truies pures (13 contre 23,3 mois), ce qui laisse penser que les valeurs données plus haut sont des sous-estimations de l'effet d'hétérosis sur la production laitière.

A défaut d'une mesure directe, le poids de portée représente un critère d'évaluation de l'aptitude laitière de la truie. BERGE et INDREBO (1953) trouvent une corrélation très étroite entre la production laitière de la mère et le gain moyen quotidien de la portée entre la naissance et l'âge de 3-4 semaines. SKJERVOLD et ODEGARD (1960) définissent la productivité de la truie par la taille et le poids de portée à 3 semaines. Ce poids de portée à 3 semaines est considéré par LEGAULT (1966) comme la meilleure mesure indirecte de la production laitière de la mère. Le poids de la portée au sevrage peut aussi en fournir une estimation : d'après les études de DONALD (1937), LODGE et Mc DONALD (1959), AUMAITRE et SALMON LEGAGNEUR (1961) l'aptitude laitière de la mère explique 20 à 60 p. 100 de la variance du poids de portée au sevrage.

Les résultats de CHAMBERS et WHATLEY (1951) (tableau 8) donnent une estimation de l'effet de la consanguinité de la mère sur le poids de la portée à 21 jours : — 1,8 kg pour une augmentation de 10 p. 100 du coefficient de consanguinité de la mère. Pour le poids de portée au sevrage, l'avantage des portées issues de truies non consanguines sur les portées issues de truies consanguines ($F = 0,2$ à $0,3$) peut être évaluée à environ 15 p. 100 dans le cas d'études réalisées intrarace (CHAMBERS et WHATLEY, 1951; CRAFT, 1953; DICKERSON *et al.*, 1954); dans le cas de croisements entre lignées consanguines de races différentes (tableau 8), il est compris entre 14 et 49 p. 100.

Les études de SMITH et KING (1964) (tableau 10) et de SKARMAN (1961, 1965) (tableaux 6 et 9) tendent à montrer que l'effet d'hétérosis sur l'aptitude laitière est relativement peu marqué dans le croisement entre les races *Large White* et *Landrace* : l'avantage des truies croisées sur les truies de race pure, allaitant des portées de génotypes analogues, est de l'ordre de 3 p. 100 pour le poids de portée à 21 jours. L'effet d'hétérosis sur l'aptitude laitière, observé dans d'autres croisements entre races (tableau 10) paraît être plus élevé (GAINES, 1957; SMITH et Mc LAREN, 1967).

Au tableau 11 figure la comparaison des qualités maternelles des truies provenant des croisements réciproques entre 2 races pures. SMITH et KING (1964) ne trouvent pas de différence sensible pour la proportion d'animaux sevrés et le poids à 21 jours entre les portées issues de truies *Large White* × *Landrace* et les portées issues de truies *Landrace* × *Large White*; les résultats de SKARMAN (1965) n'indiquent pas non plus de différence entre ces 2 groupes de truies pour le gain de poids de la portée entre la naissance et l'âge de 3 semaines. Bien que les différences

observées par GAINES (1957) et par PANI *et al.* (1963) pour la taille de portée au sevrage ne soient pas statistiquement significatives, leurs résultats tendent à montrer un avantage des truies *Landrace* × *Poland China* sur les truies *Poland China* × *Landrace* pour la viabilité de leurs descendants jusqu'au sevrage; PANI *et al.* (1963) trouvent une tendance ($P < 0,1$ pour le poids à 56 jours) à une croissance plus forte des porcelets élevés par les truies *Landrace* × *Poland China*.

TABLEAU II

Qualités maternelles comparées des truies provenant des croisements réciproques entre 2 races pures

Auteurs	Races (a)	Nombre total de portées	(I) — (II) (b)				
			Taille de portée		Poids de portée (kg)		
			nais- sance	se- vrage	nais- sance	21 jours	se- vrage
GAINES (1957) . . .	A = <i>Landrace</i> B = <i>Poland China</i>	466	0,05	— 0,39			
PANI <i>et al.</i> (1963) . . .	A = <i>Landrace</i> B = <i>Poland China</i>	60	— 0,10	— 0,80	— 0,68		— 19,8
SMITH et KING (1964)	A = <i>Large White</i> B = <i>Landrace</i>	1740	0,25	0,07		0,72	0,68
SHORT <i>et al.</i> (1963) .	A = <i>Duroc</i> B = <i>Yorkshire</i>	77	— 1,82 (c)				
SMITH et Mc LAREN (1967)	A = <i>Duroc</i> B = <i>Hampshire</i>	32	— 1,68	0,34	— 0,19		40,1

(a) La race pure notée A présente le meilleur niveau de prolificité dans l'étude considérée.

(b) (I) = portées de truies issues du croisement mâle race B × femelle race A.

(II) = portées de truies issues du croisement mâle race A × femelle race B.

(c) le caractère considéré ici est la taille de portée au 30^e jour de la gestation.

La variance génétique du nombre de tétines est liée principalement à l'action de gènes à effets additifs : la consanguinité et l'hétérosis n'ont pas d'influence sensible sur ce caractère (ALLEN *et al.* 1959 *b*; SKJERVOLD, 1963 *b*; WILLHAM et WHATLEY, 1963). EKTOV et SOLOVEI (1962) montrent qu'à tous les stades de la croissance, le développement des glandes mammaires est plus avancé chez les truies croisées.

L'effet d'hétérosis lié au génotype de la mère est généralement faible pour la proportion d'animaux sevrés (tableaux 8 et 10) mais la différence observée à la mise-bas entre la taille des portées provenant de truies pures et celle des portées provenant de truies croisées se maintient jusqu'au sevrage dans la plupart des expériences.

L'influence du croisement sur le comportement de la mère vis-à-vis de sa portée (fréquence des repas par exemple) ne semble pas avoir été étudiée.

3. — Conclusions sur l'effet d'hétérosis pour les performances d'élevage.

L'ensemble des résultats précédents démontre que les caractères de reproduction et d'élevage sont affectés sensiblement par le phénomène d'hétérosis.

— Aptitude à la reproduction

Le croisement améliore la précocité sexuelle des reproducteurs des deux sexes et sans doute la fertilité de la truie.

— Caractères de portée à la naissance

Les données expérimentales revues ici ne permettent pas de conclure à un avantage systématique des portées provenant du croisement entre 2 races ou lignées pour le nombre de porcelets nés : les conclusions varient dans une large mesure avec le matériel animal utilisé. Il se dégage néanmoins une tendance à une vigueur supérieure des fœtus croisés qui se traduit par une moindre mortalité pendant la gestation et au moment de la mise-bas. La plupart des études portant sur la prolificité comparée de truies pures et de truies croisées démontrent qu'un effet d'hétérosis s'exprime pour la composante maternelle de la taille de portée à la naissance; il semble s'exercer principalement à travers le taux d'ovulation.

L'hétérosis observé pour la croissance individuelle du fœtus est généralement peu marqué; l'avantage potentiel des porcelets croisés pour le poids à la naissance est mis en évidence dans les expériences de double saillie mais il s'exprime rarement à cause de la taille supérieure des portées croisées. Dans la très grande majorité des études, le poids de portée à la naissance, qui combine les facteurs nombre et poids individuel des porcelets, est amélioré sensiblement par le croisement.

— Taille de portée au sevrage

L'effet d'hétérosis sur le nombre de porcelets nés et sur leur viabilité après la naissance explique que, par rapport aux lignées consanguines parentales, le croisement simple apporte une augmentation sensible, généralement comprise entre 0,8 et 1,4 porcelet, de la taille de portée au sevrage; CRAFT (1953) considère que cette amélioration varie de 6 à 40 p. 100 selon les croisements étudiés. Faisant le bilan de plusieurs expériences de croisements entre 2 lignées consanguines réalisées aux Etats-Unis, le même auteur (CRAFT, 1958) évalue l'avantage des portées croisées pour le nombre de porcelets sevrés respectivement à 9 et 18 p. 100 dans le cas de croisements intra-race et entre races. Pour ce même caractère, l'amélioration apportée par le croisement à double étage entre lignées consanguines varie, selon les études, de 15 à 60 p. 100 par rapport à la moyenne parentale; la valeur rapportée par CRAFT (1958) est de 16 p. 100 dans le cas de croisements intra-race.

L'ensemble des résultats d'expériences de croisements entre races met en évidence une supériorité générale des portées provenant de croisements simples sur les portées des races parentales pour la taille de la portée au sevrage (tableau 6) : le progrès apporté est le plus souvent compris entre 4 et 10 p. 100 et il est à attribuer essentiellement à la meilleure survie des porcelets F_1 entre la naissance et le sevrage. Les différents systèmes de croisements à double étage (backcross, croisement à 3 voies, croisement en rotation avec 2 races ou plus) donnent des portées dont la taille au sevrage dépasse la moyenne parentale par des marges allant de 7 à plus de 20 p. 100 (tableau 9). Avec les races *Large White* et *Landrace*, l'avantage apporté par le backcross est de l'ordre de 8 p. 100 pour ce caractère. L'effet global d'hétérosis observé avec d'autres races est supérieur à cette valeur et il représente souvent plus d'un porcelet supplémentaire sevré par portée. Les données du bilan de CRAFT (1958) correspondent à un progrès de 16 p. 100 pour la taille de portée au sevrage.

— Poids de portée au sevrage

Ce caractère résume assez bien l'ensemble des performances d'élevage. Le croisement à 3 voies a été étudié par plusieurs auteurs (WINTERS *et al.*, 1935; ROBISON, 1948; GAINES, 1957; PIETERSE et OOSTHUIZEN, 1960; SMITH et Mc LAREN, 1967) : dans ces expériences, le poids de

portée au sevrage est augmenté d'au moins 25 p. 100 par rapport aux races parentales choisies comme témoin. Pour ce même caractère, le croisement à double étage entre les races *Large White* et *Landrace* apporte une amélioration de 9 à 12 p. 100 (SMITH et KING, 1964; SKARMAN, 1965).

Dans la plupart des études, le progrès obtenu pour le poids de portée au sevrage est lié essentiellement au nombre plus grand d'animaux sevrés par portée.

B) L'effet d'hétérosis pour les caractères de production de viande

L'aptitude des animaux à transformer en viande l'aliment consommé et à donner à l'abattage la carcasse demandée par le marché conditionne la rentabilité de la période d'engraissement. La connaissance du gain de poids quotidien permet d'avoir une indication sur l'efficacité alimentaire car il existe une haute corrélation positive entre les deux caractères, surtout dans les conditions d'une alimentation rationnée (KING, 1963).

1. — Les performances d'engraissement.

Les premières expériences de croisement entre races, revues par LUSH *et al.* (1939), ont conduit à des résultats variables mais certaines d'entre elles (HAMMOND, 1922; CALLEN, 1931) mettent en évidence l'avantage des porcs croisés pour la vitesse de croissance et l'indice de consommation. Selon CRAFT (1953), la vitesse de croissance des porcs issus d'un croisement entre 2 lignées consanguines dépasse de 10 à 30 p. 100 la moyenne des lignées parentales. DICKERSON *et al.* (1954) en race *Poland China* et CHAMBERS et WHATLEY (1951) en race *Duroc* ne trouvent pas de différence significative entre croisements à 2 voies et croisements à 3 voies pour le poids moyen à 5 ou 6 mois. PANI *et al.* (1963) et CUNNINGHAM *et al.* (1967) n'observent pas de différence pour la croissance après sevrage entre porcs de même génotype selon qu'ils sont issus de mères consanguines ou de mères croisées. Les tableaux 12 et 13 regroupent donc les 2 types de croisements et donnent les valeurs de l'effet d'hétérosis pour les caractères d'engraissement dans des croisements entre lignées consanguines provenant d'une même race ou de races différentes. Ces valeurs ne dépassent pas 12 p. 100 pour la vitesse de croissance après le sevrage, à l'exception de celle trouvée par WINTERS *et al.* (1944); dans l'étude de CUNNINGHAM *et al.* (1967), le gain moyen quotidien est significativement inférieur à la moyenne parentale chez les porcs issus du croisement entre verrats *Hampshire* et truies *Duroc* × *Beltville n° 1*. Les conditions de mesure de ce caractère ne sont pas uniformes. En particulier, dans la plupart de ces études, l'âge du sevrage marque le début de la période de contrôle et les différences de poids au sevrage tendent à accroître les différences de gain moyen quotidien entre les 2 types d'animaux. Ainsi dans l'étude de DICKERSON *et al.* (1946), l'avantage des animaux croisés pour la vitesse de croissance mesurée entre l'âge de 84 jours et le poids de 100 kg est de 63 g (différence hautement significative) mais il n'est plus que de 14 g après correction des données pour le poids initial.

Le tableau 14 donne les estimations de l'hétérosis pour le gain moyen quotidien, obtenues dans 14 expériences de croisement entre races pures (sans consanguinité). Comme précédemment, la diversité des conditions de mesure du caractère (définition des limites de la période de contrôle, système d'alimentation) rend difficile les comparaisons entre ces résultats expérimentaux. La moyenne brute des valeurs de l'hétérosis est de 6 p. 100; il apparaît toutefois que le croisement entre les races *Yorkshire* et *Landrace* donne lieu à un effet d'hétérosis moins marqué que celui observé avec d'autres races : il ne dépasse pas 5 p. 100 dans les 4 études citées.

Les résultats de plusieurs autres études réalisées avec des races très diverses (SCHMIDT et WINZENBURGER, 1935; CONTESCU et WELLMANN, 1937; HEADLEY, 1940; GONZALEZ CHAPEL et CABRERA, 1949; COBB, 1958; ZEBROWSKI et KOSSAKOWSKI, 1959; RUDAKOV, 1964; PETRAKOVA, 1965; GEORGIEV et ANGELOV, 1967; KOPYTOVA, 1968; SMITH *et al.*, 1968; VANGELOV, 1968), mettent également en évidence une tendance générale à une croissance supérieure des porcs croisés après le sevrage, ces derniers dépassant souvent le niveau de la meilleure race parentale. Cependant, pour certains auteurs (HARING, 1949; GRUHN, 1956; HORN, 1957; EVANS *et al.*, 1960; SCHMIDT, 1962; KUDRJAWZEV *et al.*, 1964), les différences observées ne permettent pas de conclure à l'existence de l'hétérosis pour ce caractère. L'effet d'hétérosis sensible, observé par KNOERTZER (1961) dans le croisement *Piétrain* × *Large White*, est retrouvé dans d'autres

TABEAU 12
Effet d'hétérosis pour les performances d'engraissement (croisements entre lignées consanguines d'une même race)

Auteurs	Lignées consanguines (II)	croisements (I)	Période de contrôle		(I) — (II) (100 = moyenne des lignées parentales)				
			début	fin	gain moyen quotidien	Indice de consommation (kg aliment/kg gain)	Poids à 154 jours (kg)	Poids à 180 jours (kg)	Age à 90 kg (j)
WINTERS <i>et al.</i> (1944)	7 lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,35$) 33 portées	croisements entre 2 lignées 157 portées	56 j	90 kg	0,068 (111)			10,8 (111)	
DICKERSON <i>et al.</i> (1946)	11 lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,42$) 168 porcs	croisements entre 2 lignées 288 porcs				10,3 (121)			
CHAMBERS et WHATLEY (1951)	Lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,38$) 36 porcs	croisements entre 2 lignées 54 porcs	84 j	101 kg	0,063 (110)				
	Lignées <i>Duroc</i> ($F_m = 0,26$) 558 porcs	croisements entre 2 lignées 434 porcs						4,3 (107)	
ENGLAND et WINTERS (1953)	Lignées <i>Duroc</i> 208 porcs	croisements entre 2 lignées 196 porcs	sevrage	101 kg	0,014				
	Lignées <i>Poland China</i>	croisement simple, alternatif et rotatif 117 portées	56 j	90 kg	(110)				
DICKERSON <i>et al.</i> (1954)	14 lignées <i>Duroc</i> ($F_m = 0,25$) 298 portées	croisement entre 2 lignées 167 portées						3,8	
	17 lignées <i>Poland China</i> ($F_m = 0,40$) 240 portées	croisements entre 2 lignées 158 portées							4,9
KING (1967)	Lignées <i>Large White</i>	croisements entre 2 lignées							

expériences de croisement entre la race de *Piértrain* et les races *Large White* ou *Landrace* : la vitesse de croissance des porcs F_1 est proche de celle des porcs *Landrace* ou *Large White* (JONSSON, 1962; KIRSCH *et al.*, 1963; SCHMIDT, 1964; BADER, 1965; JAVORSKII, 1968).

La supériorité des animaux croisés est, en général, plus nette si l'on considère le poids individuel à un âge donné (140, 154 ou 180 jours) puisque ce caractère dépend de la vitesse de croissance avant et après le sevrage. BRADFORD *et al.* (1953) ne trouvent pas de différence significative pour le poids à 154 jours entre les descendants de truies de race pure et les descendants de truies croisées. La supériorité des porcs croisés sur la moyenne parentale est la même pour l'âge à 100 kg dans les croisements à 2 voies et dans les croisements à 3 voies réalisés par WINTERS *et al.* (1935) et par HAZEL (1963). Dans l'expérience de SKARMAN (1961, 1965), l'avantage sur les porcs témoins de race pure pour l'âge à 90 kg est légèrement plus marqué chez les porcs F_1 que chez les porcs provenant des générations suivantes du croisement alternatif entre les races *Yorkshire* et *Landrace*. Par contre, les résultats de SMITH et Mc LAREN (1967) avec les races *Hampshire*, *Duroc* et *Landrace* montrent que, pour le poids à 154 jours, l'effet d'hétérosis (exprimé en p. 100 de la moyenne parentale) est un peu plus fort dans les croisements à 3 voies que dans les croisements simples. Les différences observées entre les deux types de croisement dans ces deux dernières études restent faibles et il apparaît que pour le poids à 5 ou 6 mois, la supériorité des porcs croisés sur la moyenne des races parentales (proportionnellement à leur contribution au croisement) est du même ordre de grandeur dans un croisement simple et dans un croisement à double étage ou en rotation. Les données concernant ces différents systèmes de croisement sont regroupées dans le tableau 15 : en moyenne l'effet d'hétérosis pour le poids à 5 ou 6 mois est de 8 à 10 p. 100 et l'âge à l'abattage des porcs croisés est inférieur de 3 à 4 p. 100 à celui des porcs des races parentales.

Certaines études mettent en évidence une interaction entre le système d'alimentation et l'expression de l'hétérosis pour les caractères d'engraissement. Dans son expérience de croisement alternatif entre les races *Yorkshire* et *Landrace*, SKARMAN (1965) montre que pour l'âge à l'abattage et le gain moyen quotidien, l'avantage des porcs croisés, hautement significatif en alimentation contrôlée, est plus faible et non significatif quand les porcs sont alimentés à volonté; la même tendance est observée pour l'indice de consommation. TUCKER *et al.* (1952) arrivent à un résultat identique, ce qui tendrait à montrer que l'effet d'hétérosis sur la croissance et l'efficacité alimentaire s'exprime mieux si l'alimentation est rationnée; dans le même ordre d'idées, SIDOR et KUZINA (1964) observent que l'avantage des animaux croisés pour la croissance est d'autant plus net que le niveau nutritionnel de la ration est plus bas. Par contre GREGORY et DICKERSON (1952) et SMITH *et al.* (1968) ne signalent pas d'influence systématique du mode d'alimentation sur la manifestation de l'hétérosis pour les caractères d'engraissement.

Comme le montrent les données des tableaux 12, 13 et 16, l'indice de consommation est moins affecté par l'hétérosis que la vitesse de croissance et l'avantage des porcs croisés, quand il existe, dépasse très rarement 5 p. 100 pour l'efficacité alimentaire. Dans la plupart de ces études, l'indice de consommation est mesuré par le rapport kg d'aliment/kg de gain. WILLHAM et CRAFT (1939) trouvent un effet significatif de la consanguinité sur la digestibilité de la matière azotée et de l'extractif non azoté et SAVIC et AKOPJAN (1962) notent que le coefficient de digestibilité de la matière sèche est moins élevé chez les Porcs *Large White* et *Murom* que chez les porcs F_1 . Par contre l'étude de GREGORY et DICKERSON (1952) ne met en évidence aucun effet d'hétérosis sur la digestibilité des différents constituants de la ration.

L'effet du croisement sur l'appétit des animaux a été très peu étudié. DICKERSON *et al.* (1946) observent une plus forte consommation des porcs croisés et GREGORY et DICKERSON (1952) retrouvent la même tendance, non significative, pour la consommation alimentaire quotidienne par kg de poids vif.

2. — Les performances d'abattage.

Les caractères de conformation et de composition corporelle présentent des coefficients d'héritabilité moyens ou élevés — compris entre 0,30 et 0,65 d'après CRAFT (1958) — et l'action de gènes à effets additifs explique la plus grande part de leur variabilité génétique.

BRADFORD <i>et al.</i> (1958) b)	4 lignées <i>Chester White</i> 1 lignée <i>Yorkshire</i> 1 lignée <i>Chester White-Yorkshire</i> ($F_m = 0,34$) 27 portées	croisements entre 2 lignées					11,3 (123)	
LASLEY et TRIBBLE (1959)	1 lignée <i>Poland China</i> (P) 1 lignée <i>Landrace</i> (L) ($F_m = 0,27$) 717 porcs	$P \times L$, $L \times P$ 44 portées					7,0 (110)	
LASLEY (1963)	1 lignée <i>Duroc</i> (D) 1 lignée <i>Poland China</i> (P) 1 lignée <i>Landrace</i> (L) 900 porcs	$D \times (L - P)$ 483 porcs					(118)	
	1 lignée <i>Duroc</i> (D) 1 lignée <i>Beltsville</i> n° 1 (B) 1936 porcs	$D \times B$, $B \times D$ 1777 porcs	sevrage (18-20 kg)	abattage (95 kg)	0,041 (106)	(100)		
CUNNINGHAM <i>et al.</i> (1967)	1 lignée <i>Duroc</i> (D) 1 lignée <i>Beltsville</i> n° 1 (B) 1 lignée <i>Hampshire</i> (H) 3477 porcs	$H \times (D - B)$ 1807 porcs	sevrage (18-20 kg)	abattage (95 kg)	— 0,023 (97)	(102)		

TABLEAU 14

Effet d'hétérosis pour le gain moyen quotidien pendant l'engraissement. Croisements entre races pures

Auteurs	Races pures (I)	Croisements (II)	Période de contrôle		(I) - (II) (kg)	Hétérosis (100 = moyenne des races parentales)
			début	fin		
LUSH <i>et al.</i> (1939) . . .	Duroc (D), Poland China (P) 44 porcs	D × P, P × D (double saillie) 35 porcs	60 j	101 kg	0,041	106,5
ROBERTS et CAR- ROLL (1939) .	Duroc (D), Poland China (P) 55 porcs	D × P, P × D (double saillie) 43 porcs			0,041	105,5
WEAVER (1940)	Duroc (D), Poland China (P) 40 porcs	D × P, P × D (double saillie) 20 porcs	56 j	101 kg	0,077	114,5
WINTERS <i>et al.</i> (1935) . . .	Poland China (P) Duroc (D), Chester White (C), York- shire (Y) 353 porcs	P × D, D × P, C × D, D × C, Y × P, P × Y 229 porcs	56 j	100 kg	0,054	108
SHEPPERD et SE- VERSON (1933)	Yorkshire (Y), Chester White (C) 557 porcs	C × Y 235 porcs			—0,005	99,5
HUTTON et RUS- SELL (1939) .	Yorkshire (Y), Chester White (C) 371 porcs	C × Y, Y × C 476 porcs	70 j	85 kg	0,038	106,5
SHAW et Mc EWAN (1936)	Tamworth, Poland China, Yorkshire, Duroc, Berkshire 77 porcs	tous croisements réciproques 325 porcs			0,041	108
KRONACHER et HUNSDORFER (1936) . . .	Landschwein (L) Edelschwein (E) 848 porcs	L × E, E × L 81 porcs	77 j	182 j	0,051	109
CARROLL et RO- BERTS (1942)	Landrace (L) Yorkshire (Y) 17 656 porcs	L × Y, Y × L 768 porcs	20 kg	90 kg	0,009	101,5
FRASER et STO- THART (1947)	Landrace (L) Yorkshire (Y) 1234 porcs	Y × L, L × Y 224 porcs	18 kg	94 kg	0,011	102,5
BERGE (1949) .	Landrace (L) Yorkshire (Y) 2052 porcs	Y × L, L × Y 224 porcs	20 kg	90 kg	0,013	102
JESPERSEN et CLAUSEN (1950)	Landrace (L) Yorkshire (Y) 560 porcs	Y × L, L × Y 432 porcs	20 kg	90 kg	0,027	105
SKARMAN (1965)	Landrace (L) Yorkshire (Y) 1389 porcs	3 générations de croisement alter- natif 1454 porcs	56 j	90 kg	0,011	102
KNOERTZER (1961) . . .	Piértrain (P) Large White (LW) 516 porcs	P × LW 102 porcs	25 kg	100 kg	0,038	107

TABLEAU 15

Effet d'hétérosis pour les poids à âges fixes (croisements entre races pures)

Auteurs	Races pures (II)	Croisements (I)	(I) — (II) (100 = moyenne des races parentales)			
			Poids à 140 jours (kg)	Poids à 154 jours (kg)	Poids à 180 jours (kg)	âge à l'abatta- ge (jours)
WINTERS <i>et al.</i> (1935) . . .	<i>Poland China</i> , <i>Duroc</i> , <i>Yorkshire</i> <i>Chester White</i> 353 porcs	croisements à 2 et 3 voies, back- cross 495 porcs				— 18,6 (90)
KRONACHER <i>et</i> HUNSDORFER (1936)	<i>Landschwein (L)</i> <i>Edelschwein (E)</i> 370 porcs	$E \times L$, $L \times E$ 150 porcs				— 7,9 (96)
ROBISON (1948)	<i>Duroc</i> , <i>Poland</i> <i>China</i> , <i>Hamp-</i> <i>shire</i> 627 porcs	croisement en ro- tation entre les 3 races 707 porcs			5,4 (107)	
GAINES (1957)	<i>Landrace (L)</i> , <i>Pol-</i> <i>and China (P)</i> 1954 porcs	$L \times P$, $P \times L$ 1419 porcs		8,9 (113)		
LUSH <i>et al.</i> (1939) . . .	Plusieurs races pures 6037 porcs	divers croise- ments 4002 porcs			12,6 (116)	
BERGE (1949)	<i>Yorkshire</i> , <i>Land-</i> <i>race</i> 2052 porcs	croisements F_1 et backcross 372 porcs				— 4,7 (98)
SKARMAN (1961)	<i>Landrace (L)</i> <i>Yorkshire (Y)</i> 415 porcs	$L \times Y$, $Y \times L$ 453 porcs	3,3 (107)			
SKARMAN (1965)	<i>Landrace</i> , <i>Yorkshire</i> 1389 porcs	croisement alter- natif 1454 porcs	1,5 (103)			— 3,9 (98)
SMITH <i>et</i> Mc LAREN (1967)	<i>Hampshire</i> , <i>Du-</i> <i>roc</i> , <i>Landrace</i> , <i>Poland China</i> 1963 porcs	croisements à 2 et 3 voies 1950 porcs		7,9 (110)		
SEALE (1959)	<i>Lacombe (Lc)</i> <i>Yorkshire (Y)</i> 190 porcs	$Lc \times Y$, $Y \times Lc$ 221 porcs				— 6,4 (96)

La réponse de ces caractères à la consanguinité est étudiée par KING et ROBERTS (1959) dans 88 lignées de la race *Large White*; aucune sélection n'est appliquée sur les caractères de carcasse dans cette expérience. L'effet de la consanguinité, estimé par la régression intra-lignée du caractère sur le coefficient de consanguinité, est peu marqué, ce qui confirme les observations antérieures (FREDEEN, 1956); il est significatif pour un seul des 6 caractères étudiés (épaisseur du lard dorsal au niveau du dos) et tend à être favorable pour le rendement, la longueur de car-

TABLEAU 16

Effet d'hétérosis pour l'efficacité alimentaire (croisements entre races pures)

Valeur de l'hétérosis (en pour cent)	Auteurs, matériel animal
Plus de 6	SCHMIDT <i>et al.</i> (1934) : <i>Landrace allemand, Berkshire</i> (538 porcs) LUSH <i>et al.</i> (1939) : <i>Poland China, Duroc</i> (115 porcs) PETRAKOVA (1965) : <i>Landrace, Breilov</i> (39 porcs) KOPYTOVA (1968) : <i>Welsh, Mirgorod</i> (52 porcs).
de 4 à 6	HUTTON et RUSSELL (1939) : <i>Yorkshire, Chester White</i> (847 porcs). MAX-PLANCK INSTITUT, d'après LAUPRECHT (1957) : 5 races (575 porcs). KNOERTZER (1961) : <i>Piétrain, Large White</i> (618 porcs). RUDAKOV (1964) : <i>Large White, Breilov, Urzhum, Landrace</i> (1660 porcs).
de 2 à 4	SHAW et Mc EWAN (1936) : <i>Tamworth, Yorkshire, Poland China, Berkshire, Duroc</i> (402 porcs). ROBERTS et CARROLL (1939) : <i>Duroc, Poland China</i> (42 porcs). LUSH <i>et al.</i> (1939) : <i>Landrace, Poland China</i> (88 porcs). WINTERS <i>et al.</i> (1935) : <i>Poland China, Duroc, Chester White, Yorkshire</i> (848 porcs). BERGE (1949) : <i>Landrace, Yorkshire</i> (2276 porcs). JESPERSEN et CLAUSEN (1950) : <i>Landrace, Yorkshire</i> (992 porcs). KUDRJAWZEW <i>et al.</i> (1964) : <i>Landrace, Yorkshire</i> . JONSSON (1962) : <i>Piétrain, Landrace</i> . SCHMIDT (1962) : <i>Landrace hollandais, Landrace allemand</i> . EVANS <i>et al.</i> (1960) : <i>Large White, Essex, Welsh</i> .
moins de 2	SHEPPERD et SEVERSON (1933) : <i>Yorkshire, Chester White</i> (119 porcs). ROBERTS et CARROLL (1939) : <i>Duroc, Poland China</i> (56 porcs). WEAVER (1940) : <i>Duroc, Poland China</i> (60 porcs). CARROLL et ROBERTS (1942) : <i>Yorkshire, Landrace</i> (18424 porcs). FRASER et STOTHART (1947) : <i>Landrace, Yorkshire</i> (1458 porcs). JESPERSEN et CLAUSEN (1950) : <i>Landrace, Yorkshire</i> (300 porcs). SKARMAN (1965) : <i>Landrace, Yorkshire</i> (375 portées). GONZALEZ-CHAPEL et CABRERA (1949) : <i>Duroc, race locale de Porto Rico</i> (152 porcs). HORN (1957) : <i>Yorkshire, Mangalitza, Berkshire, Cornwall</i> . MILOVIC et SIMOVIC (1963) : <i>Large Black, Moravka</i> (39 porcs).

casse et les 3 mesures d'épaisseur du lard dorsal; les auteurs notent toutefois que les lignées les plus hautement consanguines présentent généralement la plus forte épaisseur de lard dorsal. Dans 6 lignées *Duroc* et *Yorkshire*, HETZER et HARVEY (1967) trouvent une tendance, significative en race *Duroc*, à une réduction de l'épaisseur du lard dorsal quand leur coefficient de consanguinité passe de 0 à des valeurs comprises entre 0,15 et 0,25.

Certains auteurs (HAMMOND et MURRAY, 1937; COBB, 1958; REDDY *et al.*, 1959; CUNNINGHAM *et al.*, 1967; GEORGIEV *et al.*, 1967) mettent en évidence un effet légèrement favorable du croisement (de l'ordre de 1 à 2 p. 100) pour la longueur de carcasse mais la grande majorité des études démontrent que ce caractère de conformation n'est pas affecté par l'hétérosis (DICKERSON *et al.*, 1946; FRASER et STOTHART, 1947; HETZER *et al.*, 1951; WHITEMAN *et al.*, 1951; GREGORY et DICKERSON, 1952; ZEBROWSKI et KOSSAKOWSKI, 1959; EVANS *et al.*, 1960; KNOERTZER, 1961; PETRAKOVA 1965; SKARMAN, 1965).

Des effets d'hétérosis significatifs sont observés dans plusieurs études pour les caractères de composition corporelle. Ainsi HETZER *et al.* (1951), dans une expérience de croisement entre lignées consanguines, montrent que l'épaisseur moyenne du lard dorsal et le pourcentage de morceaux gras des porcs croisés sont significativement supérieurs de 4 à 5 p. 100 à la moyenne parentale; les différences ne sont pas significatives pour les autres caractères de carcasse considérés. Comparant des animaux *Landrace* et *Poland China* et des animaux F_1 (au total 224 carcasses), REDDY *et al.* (1959) mettent en évidence un effet d'hétérosis défavorable compris entre 1,5 et 6,5 p. 100 pour les 3 mesures d'épaisseur du lard dorsal. Avec les races *Duroc* et *Yorkshire*, BERESKIN *et al.* (1968 a) trouvent que, par rapport à la moyenne parentale, les porcs F_1 présentent une plus forte épaisseur du lard dorsal et un poids de jambon plus faible; les différences sont statistiquement significatives. Cet effet d'hétérosis défavorable sur le dépôt de gras dorsal et sur l'adiposité de la carcasse est également mis en évidence par JONSSON (1962) et par KIRSCH *et al.* (1963) dans le croisement entre les races *Landrace* et de *Piértrain*. Par contre, l'étude de BLENDL (1965), qui porte sur la dissection de 310 demi-carcasses de porcs *Landrace*, *Piértrain* et F_1 , ne montre aucune différence sensible entre les porcs F_1 et la moyenne des porcs de race pure pour l'importance relative des tissus musculaires, adipeux et osseux dans la carcasse; avec les races *Large White* et de *Piértrain*, KNOERTZER (1961) trouve que l'épaisseur du lard dorsal des animaux F_1 est légèrement supérieure (+ 2,5 p. 100) à la moyenne parentale mais n'observe pas d'expression notable d'hétérosis pour les pourcentages de morceaux nobles et de morceaux gras. CUNNINGHAM *et al.* (1967) montrent que les porcs croisés tendent à présenter un avantage sur la moyenne parentale pour l'épaisseur du lard dorsal : cet avantage est très proche du seuil de signification de 5 p. 100 dans l'un des croisements étudiés; la même étude met en évidence un effet d'hétérosis significatif sur la surface de la noix de côtelette : cet effet est favorable dans le croisement *Duroc* \times *Beltville n° 1* mais défavorable dans le croisement entre des mâles *Hampshire* et des femelles *Duroc* \times *Beltville n° 1*. Un effet d'hétérosis favorable sur le développement musculaire (poids du muscle L. dorsi) est observé par SUMPTION *et al.* (1959 a). SMITH et Mc LAREN (1967), mesurant l'épaisseur moyenne du lard dorsal sur l'animal vivant au poids de 90 kg, trouvent que ce caractère chez les animaux F_1 reflète en général la moyenne des races parentales; un effet d'hétérosis favorable de l'ordre de 8 p. 100 est observé dans 2 des 7 croisements étudiés; cette étude porte sur 2300 porcs environ. Les conclusions de GREGORY et DICKERSON (1952) varient avec le croisement étudié et le mode d'alimentation utilisé; les différences observées pour les mesures de développement musculaire et d'adiposité sont rarement significatives dans les conditions d'une alimentation à volonté; le croisement entre verrats *Duroc* et truies *Poland China* ou *Hampshire* tend à présenter un effet d'hétérosis favorable sur la qualité de carcasse. SKARMAN (1965), réalisant un croisement alternatif avec les races *Yorkshire* et *Landrace* et analysant les résultats de découpe de plus de 2500 carcasses, trouve que les différences entre porcs purs et porcs croisés ne sont pas significatives pour la très grande majorité des caractères étudiés : les quelques différences significatives ne dépassent pas 2 p. 100 en valeur relative et sont en faveur de l'un ou de l'autre groupe génétique suivant les cas; l'auteur note cependant que s'ils sont nourris à volonté, les porcs croisés ont tendance à donner à l'abattage une carcasse de meilleure qualité. TUCKER *et al.* (1952) montrent au contraire que la valeur légèrement supérieure des carcasses de porcs croisés s'exprime surtout en alimentation rationnée.

DICKERSON *et al.* (1946) ne trouvent aucune différence significative pour les caractères de composition corporelle entre porcs consanguins et non consanguins de la race *Poland China*. Une conclusion identique est formulée par WHITEMAN *et al.* (1951) en race *Duroc* et par KING (1967) en race *Large White*. Plusieurs autres études (FRASER et STOTHART, 1947; LAUPRECHT, 1957; EVANS *et al.*, 1960; BIELINSKA, 1963; HAZEL, 1963; HMUROVIC, 1965) montrent également que ces caractères ne sont pas affectés sensiblement par l'hétérosis.

L'influence du croisement sur les critères de qualité de viande a été peu étudiée jusqu'à présent. Dans l'expérience de croisement *Piértrain* \times *Large White*, conduite par KNOERTZER (1961), le rendement de la transformation du type « Jambon de Paris » et en particulier le rendement technologique (perte de poids à la cuisson du jambon paré et désossé) sont inférieurs à la moyenne parentale chez les porcs F_1 . Avec les races *Landrace* et de *Piértrain*, KIRSCH *et al.* (1963) ne trouvent pas d'effet d'hétérosis sur la qualité de la viande et d'après JONSSON (1962), la couleur de la viande est intermédiaire chez les animaux croisés, ce qu'observe également SKARMAN (1965) avec les races *Yorkshire* et *Landrace*.

3. — *Conclusions.*

Il apparaît donc que l'hétérosis affecte la vitesse de croissance après sevrage et, dans une moindre mesure, l'efficacité alimentaire des animaux à l'engraissement; les porcs provenant de croisements égalent souvent et dépassent parfois le niveau de la meilleure race parentale pour l'âge à l'abattage. Un petit nombre de résultats semblent montrer que l'effet d'hétérosis sur les performances d'engraissement est plus marqué en alimentation rationnée; des études complémentaires concernant l'interaction hétérosis \times mode d'alimentation et l'effet du croisement sur l'appétit des animaux mériteraient d'être conduites pour préciser cet aspect.

L'ensemble des études consacrées à la qualité de carcasse ne permet pas de conclure à l'existence d'un effet d'hétérosis « dirigé » pour les caractères de composition corporelle, liés au rapport muscle/gras dans la carcasse : ils se situent chez les animaux croisés à un niveau proche de la moyenne des races parentales. On peut seulement noter qu'un effet d'hétérosis défavorable s'exprime dans certaines expériences pour l'adiposité de la carcasse, sans que cette tendance puisse être tenue pour générale.

C) *Conclusions : l'effet d'hétérosis pour la productivité du porc*

Les résultats expérimentaux rapportés dans cette revue démontrent clairement que le croisement amène un accroissement sensible de la productivité du Porc. L'hétérosis est plus ou moins marqué selon qu'on considère telle ou telle composante de la productivité : il est plus élevé pour les caractères de reproduction que pour les performances d'engraissement et son influence est à peu près nulle pour les caractères de conformation et de composition corporelle. Cette situation est liée aux différences de nature de la variation génétique de ces caractères. Comme le remarque FREDEEN (1967), les caractères de reproduction ont toujours été soumis à une sélection naturelle intense et constante et leur variance génétique est due principalement à des effets non-additifs; à l'inverse, la sélection pour les caractères de carcasse, commencée seulement depuis quelques décennies, a été peu intense et de directions variables. Les valeurs de l'hétérosis estimées d'après les résultats de croisements entre races pures (sans consanguinité préalable) sont les plus utiles du point de vue zootechnique. Bien que ces estimations varient dans une large mesure selon les races servant au croisement, on peut proposer des valeurs moyennes des avantages apportés par le croisement pour les principaux caractères d'importance économique (tableau 17); les chiffres relatifs au croisement à 3 voies reposent sur un nombre de données relativement faible car peu d'expériences de croisement à 3 voies ont été réalisées à ce jour. Dans l'ensemble, les valeurs moyennes indiquées au tableau 17 sont supérieures pour le croisement simple à celles données par DICKERSON (1952) mais elles sont généralement inférieures pour les 2 types de croisement aux valeurs citées par HAZEL (1963) et par LASLEY (1963), notamment pour la taille de portée au sevrage.

Un certain nombre d'auteurs tentent de définir et d'estimer un effet d'hétérosis pour la productivité globale du Porc. WINTERS (1954), analysant les données de son expérience antérieure (WINTERS *et al.*, 1935) et accordant une importance appropriée à 4 caractères (nombre de porcelets nés vivants, taux de mortalité, vitesse de croissance, indice de consommation), arrive aux valeurs suivantes pour l'avantage global du croisement sur l'élevage en race pure : 6,3 p. 100 pour le croisement à 2 voies, 7,5 p. 100 pour le backcross et 11,7 p. 100 pour le croisement à 3 voies. FREDEEN (1957) propose comme mesure de mérite global le poids de la portée à un âge donné puisqu'il combine les facteurs prolificité, viabilité et croissance; WINTERS (1952) considère qu'une telle mesure conduit à une surestimation de la supériorité des porcs croisés. HAZEL (1963), retenant comme critère de productivité le poids de viande produit par portée à l'âge de 154 jours, trouve que l'avantage des portées croisées sur la moyenne des races parentales est de 22 p. 100 dans un croisement à 2 voies et de 41 p. 100 dans un croisement à 3 voies. D'après les résultats d'un certain nombre d'études revues ici (WINTERS *et al.*, 1935; LUSH *et al.*, 1939; ROBISON, 1948; GAINES, 1957; SKARMAN, 1965; SMITH et Mc LAREN, 1967), l'avantage du croisement pour le poids de portée à 6 mois peut être évalué à 15-18 p. 100 pour le croisement entre 2 races et à 25-28 p. 100 pour le croisement entre des truies croisées et des verrats d'une 3^e race, la base de comparaison étant la moyenne des races pures parentales calculée proportionnellement à leur contribution au génotype des porcs croisés.

TABLEAU 17

Hétérosis pour les caractères d'importance économique chez le Porc : valeurs moyennes observées dans des expériences de croisement entre races pures (sans consanguinité préalable).

Variables	Type d'accouplement		
	Race pure	croisement simple	croisement à 3 voies
	Mère : Race pure	Race pure	issue de croisement
Produit :	Race pure	issu de croisement	issu de croisement
— PERFORMANCES DE LA MÈRE			
1. Nombre de porcelets nés vivants	100	102	108
2. Proportion de porcelets sevrés . . .	100	106	108
3. Nombre de porcelets sevrés	100	108	116
4. Poids de la portée à la naissance	100	104	110
5. Poids de la portée au sevrage	100	115	125
— PERFORMANCES DU PRODUIT			
6. Poids individuel au sevrage	100	106	107
7. Gain moyen quotidien après sevrage	100	106	106
8. Poids individuel à 154 jours	100	110	110
9. Efficacité alimentaire	100	103	103
10. Proportion de morceaux maigres dans la carcasse	100	100	100

TROISIÈME PARTIE : LES CROISEMENTS CHEZ LE PORC

Comme le note FREDEEN (1957), le recours au croisement peut correspondre à la recherche de deux objectifs principaux :

— 1. La production d'animaux commerciaux. Le croisement entre les races aujourd'hui disponibles apporte plusieurs avantages; d'autres possibilités sont offertes pour la constitution et la sélection préalables des populations destinées au croisement.

— 2. L'introduction de gènes nouveaux dans une population et plus généralement la création de nouveaux matériels génétiques.

1. — Avantages des croisements entre races pures en production commerciale

A. — Combinaison des aptitudes complémentaires des races pures.

Ce premier aspect, qui se rattache à l'existence de l'effet maternel et à l'inégalité de la contribution des deux parents à la productivité de la portée, est étudiée notamment par MoAV (1966 a et b) en termes de rentabilité de la production de viande de porc. Une expression approchée du profit est $B = a - by - \frac{c}{x}$ où y est l'indice de consommation des porcs à l'engrais, x le

nombre de porcs abattus par truie et par an et a, b, c , des constantes économiques. L'interprétation graphique de cette fonction permet de construire des courbes d'égal profit dans le plan (x, y) et chaque type de reproduction (races pures, croisements réciproques) peut être défini par un point du plan. En supposant que dans un croisement à 2 voies, la capacité de reproduction dépend seulement de la race maternelle et en faisant l'hypothèse d'une additivité stricte des effets génétiques pour la performance d'engraissement y , MOAV (1966 *b*) montre graphiquement que le croisement F_1 approprié assure une meilleure rentabilité que l'une et l'autre races parentales.

Indépendamment de tout effet d'hétérosis, l'emploi du croisement en production commerciale permet donc d'exploiter les différences d'effet maternel entre les races et, d'une façon plus générale, de combiner leurs aptitudes complémentaires.

B. — *Le phénomène d'hétérosis.*

Comme le montrent les résultats expérimentaux revus dans la 2^e partie et résumés dans le tableau 17, les différents systèmes de croisement entre races pures permettent, à des degrés divers, de tirer parti du phénomène d'hétérosis. Le croisement entre 2 races (croisement industriel) amène une amélioration sensible de la viabilité et de la vitesse de croissance des animaux.

L'utilisation de truies croisées pour la reproduction apporte un progrès supplémentaire pour les performances de la portée à la naissance et au sevrage. Ces truies croisées peuvent être accouplées à des verrats de l'une des races parentales mais le croisement à 3 voies est le système le plus efficace puisqu'il permet de bénéficier au maximum de l'hétérosis, à la fois au niveau du génotype de la mère (prolificité, qualités nourricières) et au niveau du génotype des descendants (vigueur, performances d'engraissement).

Le croisement en rotation avec 3 races ou plus est, en quelque sorte, une extension du croisement à 3 voies. CARMON *et al.* (1956) définissent une méthode de prédiction de la valeur des différents croisements en rotation entre plusieurs races.

COMSTOCK (1960) propose une variante intermédiaire entre le croisement à 3 voies et le croisement en rotation à 3 races : 2 races sont utilisées dans un programme de croisement alternatif pour la production de truies croisées, elles-mêmes accouplées aux verrats d'une 3^e race pour la production des animaux commerciaux.

L'utilisation de verrats croisés n'apporte pas de progrès supplémentaire au niveau des performances de leurs descendants et selon REMPEL *et al.* (1960), les verrats croisés engendrent des porcs dont la performance est comparable à la moyenne des porcs issus de verrats des races pures dont le génotype des verrats croisés est constitué.

C. — *Effet du croisement sur les variances phénotypiques.*

Plusieurs études sur animaux de laboratoire — voir FALCONER (1960) — montrent que les populations hautement consanguines présentent une variabilité phénotypique plus élevée que les populations F_1 issues de leur croisement. ROBERTSON et REEVE (1952) suggèrent que la plus grande diversité allélique des hybrides et par là leur plus grande « richesse biochimique » leur permet de mieux ajuster leurs mécanismes physiologiques aux conditions du milieu. LERNER (1954) donne à cette propriété des génotypes hétérozygotes le nom d'« homéostasie de développement ». MATHER (1953) considère pour sa part que la stabilité réduite des individus homozygotes est seulement une manifestation particulière de la dépression de consanguinité.

Un nombre relativement restreint d'études sont consacrées à ce problème chez le Porc. Dans une expérience de croisement en rotation entre lignées consanguines, ENGLAND et WINTERS (1953) mettent en évidence une homogénéité accrue des porcs croisés pour les 3 caractères étudiés : poids au sevrage, poids à 154 jours, gain moyen quotidien de 56 à 154 jours; la différence la plus nette est observée pour ce dernier caractère. Les données de SMITH et KING (1964) tendent à montrer que pour la taille et le poids à 3 et à 8 semaines, les portées de race pure présentent une variabilité plus grande que les portées provenant de croisements. Dans son expérience de croisement alternatif entre les races *Yorkshire* et *Landrace*, SKARMAN (1965) montre que la variabilité est significativement plus faible après le croisement pour la taille de portée

à tous les âges. La variation entre portées pour le poids moyen des animaux est supérieure dans les races pures sans que cette tendance soit statistiquement significative. La variation intra-portée du poids individuel est par contre significativement plus grande à la naissance et à 3 semaines dans les portées croisées, ce que l'auteur attribue à l'augmentation du nombre de porcelets par portée en croisement. La variabilité du poids de portée est plus grande chez les portées pures, la différence étant significative à 0,21 et 56 jours. Pour le poids à l'abattage, la variation intra-portée est significativement plus forte dans les portées croisées si les porcs sont nourris à volonté alors qu'on observe la situation inverse en alimentation rationnée, où l'expression de l'hétérosis est la plus marquée. Aucune tendance générale ne se dégage pour l'effet du croisement sur la variation des performances d'abattage.

Il apparaît donc que l'hétérozygotie apportée par le croisement augmente le plus souvent l'homogénéité phénotypique des animaux et leur stabilité vis-à-vis des variations du milieu.

II. — *La création de lignées consanguines chez le Porc*

A la suite des premières expériences de WRIGHT (1922) chez le Cobaye et des résultats encourageants obtenus chez le Maïs par croisement entre lignées hautement consanguines, l'étude expérimentale de l'application de cette technique à l'espèce porcine a été entreprise aux Etats-Unis (WINTERS, 1952; CRAFT, 1953). Une étude similaire est conduite depuis 1950 en Grande-Bretagne (DONALD, 1955; KING, 1967).

A. — *Analyse des résultats expérimentaux*

Les données rapportées plus haut montrent que le croisement entre lignées consanguines donne lieu à l'expression de forts effets d'hétérosis : ces effets atteignent des valeurs de l'ordre de 50 p. 100 dans certaines études et pour certains caractères. Dans une large mesure, l'augmentation de vigueur obtenue par le croisement correspond à la perte de vigueur consécutive à la consanguinité comme le montre FALCONER (1960). Utile pour l'étude du phénomène d'hétérosis et du déterminisme génétique des caractères, la comparaison entre les porcs de lignées consanguines et les porcs issus du croisement entre ces lignées offre peu d'intérêt du point de vue zootechnique.

Pour apprécier l'intérêt de programmes de croisement entre lignées consanguines, il est nécessaire de comparer la productivité des porcs produits par cette technique et celle des porcs produits par les méthodes classiques (élevage en race pure, croisements entre races sans consanguinité préalable). Encore convient-il de remarquer avec FREDERN (1956) que les porcs issus du croisement entre lignées consanguines représentent toujours plusieurs générations de sélection intense dans les lignées parentales alors que les porcs de contrôle ne sont généralement pas soumis à une pression de sélection aussi forte. La plupart de ces comparaisons sont faites intra-race : les porcs provenant du croisement entre 2 ou 3 lignées d'une même race sont comparés aux porcs de cette race pure reproduite sans phase de consanguinité. Pour les performances de reproduction (nombre de porcelets nés, taille et poids de portée au sevrage), le croisement entre 2 lignées consanguines ne permet pas de dépasser le niveau observé dans le groupe témoin et lui est souvent inférieur (ROBISON, 1944; CHAMBERS et WHATLEY, 1951; CRAFT, 1953; KING, 1967). Les résultats obtenus par croisement entre 3 lignées consanguines (mères croisées) sont variables. Regroupant les données de plusieurs stations américaines (2745 portées), CRAFT (1958) trouve que les portées provenant du croisement intra-race entre 3 lignées consanguines sont inférieures aux portées « classiques » de cette race : — 0,59 et — 0,27 pour le nombre de porcelets respectivement à la naissance et au sevrage. GARWOOD (1956) ne trouve pas de différence significative entre les 2 types de portées en race *Duroc*. Par contre d'autres études (ROBISON, 1944; CHAMBERS et WHATLEY, 1951; KING, 1967) mènent à la conclusion opposée; deux de ces études concernent un nombre réduit de portées mais l'expérience de KING (1967) porte sur 579 portées : elle met en évidence un avantage sensible des truies issues du croisement entre 2 lignées *Large White* sur les truies témoins de la race *Large White* : $0,49 \pm 0,29$ et $0,64 \pm 0,25$ pour la taille de portée à la naissance et au sevrage. Pour la vitesse de croissance les animaux provenant du croisement entre lignées consanguines dépassent les animaux de contrôle dans

plusieurs expériences réalisées en race *Duroc* (CHAMBERS et WHATLEY, 1951; WHATLEY *et al.*, 1951; CRAFT, 1953) mais leur sont inférieurs dans l'étude de KING (1967). WHITEMAN *et al.* (1951) ne trouvent pas de différences appréciables entre les 2 types d'animaux pour la qualité de carcasse.

Très peu d'études concernent la comparaison des résultats obtenus dans un programme de croisement entre lignées consanguines et dans un programme de croisement entre races pures sans consanguinité préalable. WARWICK et WILEY (1950) trouvent que les porcs issus du croisement entre les verrats d'une lignée *Chester White* et les truies d'une lignée *Landrace-Duroc* sont plus lourds à 56 et 154 jours que les porcs *Duroc*, *Chester White*, *Duroc* × *Chester White* et *Poland China* × *Chester White*. SIERK et WINTERS (1951) comparent les performances des porcs provenant des combinaisons les plus intéressantes d'un programme de croisement entre lignées *Poland China*, *Minnesota n° 1* et *n° 2* et celles des porcs de race pure ou de porcs provenant de croisements entre ces races pures : la supériorité des premiers est de 19 p. 100, 20 p. 100 et 6 p. 100 respectivement pour le poids au sevrage, la vitesse de croissance et l'efficacité alimentaire; la portée pratique de ce résultat est limitée par le fait que la base de comparaison est la moyenne de performances d'animaux non contemporains et élevés dans les conditions de milieu très diverses de plusieurs autres stations. KING (1967) trouve que les qualités maternelles de truies *Large White* × *Wessex* sont supérieures — + 10 p. 100 pour le nombre de porcelets sevrés — si elles proviennent du croisement entre des lignées consanguines de ces 2 races; ce résultat porte sur 123 portées.

B. — Difficultés d'application

Ces dernières études semblent donc montrer que les programmes de croisement entre lignées consanguines se révèlent supérieurs aux autres méthodes dans certaines des combinaisons réalisées. Cette seule constatation pourrait justifier la mise en œuvre de tels programmes : il importe toutefois de voir à quelles difficultés pratiques se heurte leur application chez le Porc. Elles sont de 2 ordres ;

a) La création de lignées consanguines est une opération dont la réussite est aléatoire

CRAFT (1953) rapporte qu'aux Etats-Unis, un grand nombre de lignées en cours de création ont dû être éliminées au bout d'un ou deux ans. La même observation est faite en Grande-Bretagne (DONALD, 1955; KING, 1967) : sur 146 lignées consanguines au départ, 18 seulement ont survécu à un coefficient de consanguinité supérieur à 0,4 après 3 générations d'accouplements frère × sœur. Les principales causes d'extinction de ces lignées sont la stérilité et la faible prolificité des femelles, la moindre viabilité des porcelets et l'apparition d'individus anormaux (ROBISON, 1944; DONALD, 1955). Dans les premières expériences de consanguinité conduites aux Etats-Unis, les plans d'accouplement appliqués étaient, en général, très rigides et, si un petit nombre de lignées ont pu être développées et maintenues sans perte sensible de productivité, la plupart d'entre elles ont subi un net déclin de performances — voir CRAFT (1953) —. Certains résultats ultérieurs, obtenus avec l'emploi de plans d'accouplement plus flexibles, ont montré qu'il était possible de maintenir par sélection le niveau de productivité de la population initiale (BAKER et REINMILLER, 1942; WINTERS *et al.*, 1943 b; KRIDER *et al.*, 1946; REMPEL et WINTERS, 1952; FINE et WINTERS, 1952 et 1953). Cette constatation amène WINTERS (1954) et SUMPTION (1963) à recommander l'utilisation de systèmes flexibles de consanguinité et elle rejoint l'opinion exprimée par LUSH *et al.* (1948) : dans la mesure où la dépression de consanguinité est due principalement à la fréquence accrue d'individus homozygotes pour des allèles récessifs défavorables, la sélection peut l'atténuer si le taux d'augmentation annuel du coefficient de consanguinité reste peu élevé. Cependant l'étude la plus complète sur l'efficacité de la sélection pendant la création de lignées consanguines conduit DICKERSON *et al.* (1954) à une conclusion opposée : la sélection est impuissante à empêcher la réduction de la taille de portée à 0,21, 56 jours et du poids individuel à 0,21, 56 et 154 jours. La même opinion est exprimée par DONALD (1955) et par BRADFORD *et al.* (1958 a). FREDEN (1956) considère qu'aucune des mé-

thodes utilisées pour évaluer l'efficacité de la sélection dans les lignées consanguines (COMSTOCK et WINTERS, 1944; DICKERSON *et al.*, 1954) n'est entièrement satisfaisante mais que cette limitation ne remet pas en cause la conclusion générale de ces expériences : la productivité des animaux dans les lignées survivantes subit une baisse plus ou moins marquée et les performances d'élevage sont les plus touchées, ce qui diminue d'autant le taux de reproduction et l'intensité de sélection compatibles avec le maintien de ces lignées. BRADFORD *et al.* (1958 c) estiment qu'un taux intense de consanguinité dans un grand nombre de lignées de faible effectif, sans préoccupation de sélection intralignée, est susceptible de donner les résultats les plus intéressants; ce système a été retenu en Grande-Bretagne (KING, 1967).

b) *Une deuxième difficulté concerne l'utilisation des lignées disponibles dans le programme de croisement*

WINTERS *et al.* (1944), ENGLAND et WINTERS (1953) notent que les lignées les plus productives donnent les meilleurs résultats en croisement. DINKEL (1955), considérant le poids à 154 jours de 4.940 porcs provenant de 12 lignées consanguines *Poland China* et des croisements F_1 entre ces lignées trouve une corrélation de 0,57 entre la performance d'une lignée et la moyenne des croisements F_1 comprenant cette lignée. Par contre HETZER (1961) pense que le niveau de productivité d'une lignée consanguine n'apporte qu'une information limitée sur son intérêt en croisement. Plusieurs auteurs, analysant les résultats de croisements diallèles entre lignées consanguines, estiment l'aptitude générale à la combinaison, l'aptitude spécifique à la combinaison et l'aptitude maternelle de ces lignées. Dans l'étude de BRADFORD *et al.* (1958 c), aucun de ces effets n'est une source significative de variation entre les différents croisements pour le poids au sevrage et à 5 mois. HENDERSON (1949) montre que les effets [d'aptitude spécifique au croisement expliquent la plus grande partie des différences observées entre croisements pour la taille et le poids de portée à 0,21, 56 et 154 jours. Dans les études de MAGEE et HAZEL (1959) et de HETZER *et al.* (1961), les différences d'aptitude générale à la combinaison entre lignées sont significatives pour les caractères de croissance. Dans ces 4 études, les différences d'aptitude maternelle ne contribuent pas significativement à la variation entre croisements. HETZER (1961) conclut que les lignées consanguines diffèrent à la fois par leur aptitude générale et par leur aptitude spécifique à la combinaison : la détection des lignées à haute valeur générale en croisement et des groupes de lignées à haute valeur spécifique en croisement nécessite donc la réalisation de croisements-tests et la probabilité de trouver des combinaisons très supérieures à la moyenne est d'autant plus forte que le nombre de lignées testées en croisement est plus élevé.

C. — *Conclusions.*

Un petit nombre de résultats expérimentaux tendent à démontrer que la création de lignées hautement consanguines en vue de croisements ultérieurs peut se révéler intéressante chez le Porc. Il paraît cependant difficile d'affirmer que la fréquence des combinaisons nettement supérieures à la moyenne est suffisamment forte et leur avantage sur les méthodes classiques suffisamment marqué pour compenser le coût du développement d'un grand nombre de lignées, du contrôle de la valeur en croisement des lignées survivantes et du maintien des meilleures lignées. Sur la base des résultats encourageants obtenus en Grande-Bretagne, KING (1967) estime que cette technique doit pouvoir être compétitive avec les méthodes classiques. D'autres auteurs (SANG, 1956; BOWMAN, 1959, HETZER, 1961) pensent au contraire que l'intérêt de son application à l'espèce porcine n'est pas évident dans les conditions actuelles.

III. — *Croisement et sélection des populations parentales*

DICKERSON *et al.* (1954) considèrent que l'efficacité de la sélection est limitée par l'influence de corrélations génétiques défavorables entre les composantes de la productivité et par l'existence d'effets génétiques non additifs. Le recours au croisement est susceptible d'apporter des solutions à ces deux problèmes d'une part par la sélection de souches spécialisées, d'autre part par la sélection pour l'aptitude au croisement.

A. — *La sélection de souches spécialisées.*

Cet aspect se rattache à la recherche de populations à aptitudes complémentaires et son étude théorique est abordée notamment par SMITH (1964). Il calcule le progrès génétique attendu dans deux systèmes : (a) sélection d'une lignée unique pour la productivité globale (performances de reproduction, d'engraissement et d'abattage), (b) croisement de 2 lignées spécialisées « mâle » et « femelle », la lignée « femelle » étant sélectionnée pour le nombre de descendants et la lignée « mâle » pour la vitesse de croissance et la qualité de carcasse. La même intensité de sélection est appliquée dans les 3 lignées et l'hétérosis n'est pas inclus dans le modèle (F_1 = moyenne parentale). La comparaison des progrès attendus pour différentes valeurs des paramètres génétiques et économiques montre que le système (b) n'est jamais inférieur et peut être très supérieur au système (a). Il apparaît qu'une amélioration sensible est apportée au système (b) si l'index de sélection de la lignée « femelle » tient compte des performances d'engraissement et d'abattage. L'application de ce modèle aux conditions de la production porcine conduit SMITH (1964) à la conclusion suivante : l'avantage du système (b) n'est sensible que dans la mesure où la corrélation génétique entre les performances de reproduction (nombre de descendants par truie) et les performances d'engraissement (efficacité alimentaire) est défavorable. Par une approche différente, MOAY et HILL (1966) arrivent à peu près aux mêmes conclusions.

Les estimations expérimentales des corrélations génétiques entre les performances d'élevage et les performances de production de viande restent encore peu nombreuses et imprécises. Dans l'étude de REUTZEL et SUMPTION (1968), les valeurs des covariances génétiques entre l'âge à la puberté et la vitesse de croissance des truies semblent indiquer que les gènes responsables d'une forte vitesse de croissance ont un effet défavorable sur la précocité sexuelle; ce résultat est à rapprocher de l'observation de PHILLIPS et ZELLER (1943) et WARWICK *et al.* (1951) selon laquelle les lignées à croissance plus rapide ont tendance à atteindre la maturité sexuelle à un âge plus avancé. VOGT *et al.* (1963) estiment la corrélation génétique entre le gain moyen quotidien après sevrage et la taille de portée : la valeur trouvée qui n'est pas significativement différente de 0, suggère que ces 2 caractères sont génétiquement indépendants mais l'erreur attachée à cette estimation reste importante; les résultats de COCKERHAM (1952) vont dans le même sens. L'expérience de HETZER et MILLER (1968) montre que la sélection, montante et descendante, sur l'épaisseur du lard dorsal à 80 kg dans des lignées *Duroc* et *Yorkshire* n'a pas d'effet indirect sur les qualités maternelles des truies. Par contre DICKERSON (1947) et DICKERSON et GRIMES (1947) mettent en évidence un antagonisme génétique entre l'aptitude laitière de la truie et les qualités d'engraissement (vitesse de croissance et efficacité alimentaire). Analysant les données de poids au sevrage et de poids à 5 mois dans des croisements réciproques entre lignées consanguines, BRADFORD *et al.* (1958 c) trouvent une corrélation négative entre la composante « effet génétique additif » et la composante « effet maternel » d'une même lignée : selon les auteurs, ce résultat, qui peut être particulier aux lignées étudiées, suggère que les mêmes gènes qui influencent directement la vitesse de croissance exercent un effet maternel de sens opposé sur ce caractère. Un résultat identique est retrouvé par MAGEE et HAZEL (1959) : le caractère étudié est le poids à 154 jours et la corrélation entre l'aptitude générale à la combinaison et l'aptitude maternelle générale de 12 lignées consanguines *Poland China* utilisées dans des croisements à 3 voies est de — 0,38; cependant MAGEE et HAZEL (1959) estiment que l'interprétation génétique avancée par BRADFORD *et al.* (1958 c) est erronée. Les résultats de AHLSCHEWE et ROBISON (1969 b) suggèrent également l'existence d'antagonismes marqués pour le poids à 0,56 et 140 jours entre l'effet génétique direct et l'effet maternel génétique dans 2 populations *Duroc* et *Yorkshire*. A propos de l'analyse de l'évolution des performances de la race *Landrace danois* depuis 40 ans, FREDEEN (1967) note que la sélection pour la vitesse de croissance après sevrage et l'indice de consommation a amené un progrès sensible de ces deux caractères mais que, le poids au sevrage ayant diminué, l'âge à l'abattage est resté pratiquement inchangé; plusieurs raisons peuvent être invoquées pour expliquer cette situation : il est possible que la sélection pour les qualités d'engraissement ait eu un effet défavorable sur les facteurs responsables de la croissance entre la naissance et le sevrage. Il convient cependant de remarquer que la valeur de la corrélation génétique entre poids au sevrage et croissance après sevrage, trouvée dans d'autres études, est nulle ou positive (HAZEL *et al.*, 1943; DICKERSON et GRIMES, 1947; COCKERHAM, 1952; CRAIG *et al.*, 1956; VOGT *et al.*, 1963; WARD *et al.*, 1964; STANISLAW *et al.*, 1967; OLLIVIER, 1969).

Des études mettent en évidence l'existence possible de certains antagonismes génétiques pour les caractères d'engraissement et de composition corporelle. DICKERSON (1947) trouve une corrélation génétique positive entre la vitesse de croissance et l'adiposité de la carcasse; ce résultat n'a toutefois pas été retrouvé dans d'autres études où la liaison génétique entre ces 2 caractères est, selon les cas, non significative ou légèrement favorable (BLUNN et BAKER, 1947; FREDDEEN et JONSSON, 1957; SMITH *et al.*, 1962; WARD *et al.*, 1964; SMITH et ROSS, 1965; STOCKHAUSEN et BOYLAN, 1966; STANISLAW *et al.*, 1967). Selon HAZEL (1963) et KING (1963), la sélection pour une forte vitesse de croissance tend à amener une diminution du rendement de la carcasse en morceaux maigres. Alors que la corrélation génétique entre longueur de carcasse et épaisseur du lard dorsal est favorable (FREDDEEN et JONSSON, 1957; LOCNISAR, 1960; ARGANOSA *et al.*, 1969), plusieurs auteurs (ENFIELD et WHATLEY, 1961; KING, 1963; SMITH *et al.*, 1962; ARGANOSA *et al.*, 1969) mettent en évidence une corrélation génétique négative entre la longueur de carcasse et le développement musculaire (poids du jambon ou surface de la noix de côtelette); cependant ARGANOSA *et al.* (1969) montrent que longueur de carcasse et pourcentage de morceaux maigres sont génétiquement indépendants. Les estimations obtenues par JENSEN *et al.* (1967) indiquent que la sélection pour un rapport tissu musculaire/tissu adipeux plus élevé dans la carcasse aurait un effet défavorable sur la structure et la couleur du muscle et amènerait une baisse des qualités organoleptiques de la viande; ces résultats ne sont pas retrouvés par ARGANOSA *et al.* (1969).

L'erreur attachée aux estimations de corrélations génétiques est trop grande et le nombre d'expériences de sélection avec analyse des effets indirects est encore trop restreint pour qu'il soit possible de tirer des conclusions définitives sur la nature des associations génétiques entre les différents caractères de production. Les résultats précédents suggèrent cependant l'existence d'un certain nombre d'antagonismes génétiques susceptibles de limiter l'efficacité d'une sélection intra-population sur l'ensemble des caractères d'importance économique. L'information aujourd'hui disponible sur les liaisons génétiques entre performances de reproduction et performances de production de viande est incertaine. La sélection pour une forte vitesse de croissance tend à retarder l'apparition de la maturité sexuelle et semble avoir un effet défavorable sur les facteurs responsables de l'effet maternel sur la croissance; il n'est pas démontré que la corrélation génétique entre taille de portée et qualités d'engraissement soit négative mais il est également peu probable qu'elle soit favorable. L'application expérimentale des modèles de SMITH (1964) et de MOAV et HILL (1966) permettrait de contrôler la validité de leurs conclusions théoriques et l'intérêt éventuel de la sélection de souches spécialisées.

B. — La sélection pour l'aptitude au croisement.

COMSTOCK (1960) constate que l'amélioration de l'espèce porcine dépend de deux facteurs : le progrès génétique réalisé dans les races pures elles-mêmes et la part de ce progrès qui se retrouve chez les animaux provenant du croisement entre ces races. Etant donné 2 populations A et B, 2 méthodes générales de sélection s'offrent à nous pour amener un changement de la moyenne d'un caractère quantitatif chez les individus $A \times B$.

— la première méthode (sélection intra-population) exploite la variance génétique additive dans les 2 populations qui sont améliorées indépendamment l'une de l'autre; la sélection des parents est basée sur leur propre valeur phénotypique ou sur les valeurs phénotypiques d'individus apparentés provenant d'accouplements réalisés intra-population.

— la deuxième méthode (sélection pour l'aptitude au croisement) utilise la variance génétique additive et la variance génétique non-additive; le critère de sélection des parents dans chacune des 2 populations est la performance d'individus apparentés obtenus par des accouplements entre-populations. Dans la sélection récurrente et réciproque proposée par COMSTOCK *et al.* (1949), les individus de 2 populations sont accouplés réciproquement pour détecter ceux qui donnent les meilleurs résultats en croisement et qui sont retenus pour produire la génération suivante. La sélection récurrente mise au point par HULL (1945) chez le Maïs est une autre variante : chaque lignée est sélectionnée par croisement avec une lignée-test, les individus donnant la meilleure descendance croisée étant choisis pour reproduire la lignée. Les avantages théoriques de ces méthodes sont discutés notamment par COMSTOCK *et al.* (1949), HULL (1952) et DICKERSON (1952). Les méthodes de sélection sur l'aptitude spécifique au croisement sont supérieures

à la sélection sur l'aptitude générale au croisement (emploi d'au moins 2 lignées-tests) aux loci où s'expriment des effets de superdominance; la sélection récurrente et réciproque est supérieure à la sélection récurrente de HULL (1945) dans le cas d'une dominance incomplète.

L'application des méthodes de sélection pour l'aptitude au croisement a d'abord été entreprise chez les espèces de laboratoire (ROBERTS, 1965; FALCONER, 1967). Selon BOWMAN (1959), ces méthodes devraient se révéler intéressantes dans deux situations : sélection de caractères étroitement liés à la valeur sélective et dont la variance génétique est essentiellement non-additive et sélection de caractères ayant fait l'objet d'une sélection intra-population et ayant atteint un plateau. Les résultats obtenus ultérieurement chez la Souris par BOWMAN (1962) et par NEWMAN (1960) s'opposent à cette opinion. Dans l'expérience de sélection récurrente sur les mâles, conduite par BOWMAN (1962) pour améliorer la taille de portée, chaque mâle est jugé sur la prolificité moyenne d'un groupe de ses filles, provenant d'accouplements entre ce mâle et des femelles d'une lignée-test : une légère augmentation de la taille de portée est observée mais elle n'est pas supérieure à la réponse attendue dans l'hypothèse où toute la variance génétique serait additive. NEWMAN (1960) utilise, dans un programme de sélection récurrente et réciproque pour le poids corporel, 2 lignées de Souris ayant atteint un plateau de sélection pour ce caractère : aucun progrès n'est observé au bout de 5 cycles de sélection. D'autres expériences réalisées chez la Souris pour augmenter le poids corporel par sélection récurrente (HANSSON et LINDKVIST, 1962; COMSTOCK *et al.*, 1963) ont elles aussi donné des résultats décevants. VINSON *et al.* (1969), à partir d'estimations des paramètres génétiques de 7 caractères dans deux populations de Souris génétiquement distinctes et dans les populations F_1 , calculent l'efficacité attendue de trois méthodes de sélection pour améliorer la performance en F_1 ; ils démontrent que la sélection récurrente et réciproque est supérieure à la sélection massale pour un seul caractère (la taille de portée à la naissance) et qu'elle lui est très inférieure pour les caractères de croissance après sevrage. FALCONER (1967) estime que si les résultats obtenus chez la Souris sont peu encourageants, la sélection récurrente et réciproque a donné des résultats plus intéressants chez la Drosophile (BELL *et al.*, 1955; KOJIMA et KELLEHER, 1963).

Les premières études réalisées chez le Porc ont surtout eu pour but de mettre en évidence l'existence éventuelle d'effets de superdominance pour certains caractères et de calculer les efficacités espérées de la sélection pour l'aptitude au croisement et de la sélection intra-population après estimation des paramètres génétiques nécessaires au calcul. BOWMAN (1960) propose d'estimer la covariance génétique entre la performance moyenne des descendants croisés d'un mâle et la performance moyenne de leurs demi-frères paternels de race pure: il démontre, sous certaines hypothèses génétiques, qu'une valeur négative de cette covariance peut être obtenue seulement en présence de superdominance, bien que des valeurs positives ou nulles n'impliquent pas nécessairement l'absence de cette forme d'action génique. La plupart des études consacrées jusqu'ici à l'estimation de ce paramètre concernent les performances d'engraissement et d'abatage. Dans l'étude de ROBISON *et al.* (1964), les corrélations génétiques entre demi-frères purs et croisés sont positives pour le poids et l'épaisseur du lard dorsal à l'âge de 140 jours; ces estimations proviennent d'un nombre réduit de données; les résultats d'une étude ultérieure et plus complète (76 verrats *Duroc* et *Yorkshire*, 8039 descendants) suggèrent au contraire l'influence d'effets génétiques non additifs sur le poids à 5 mois et amènent LOUCA et ROBISON (1967) à conclure que la sélection en race pure est relativement peu efficace pour améliorer la vitesse de croissance des animaux croisés. Analysant les performances de la descendance pure et croisée de 56 verrats, ENFIELD et REMPEL (1962) estiment la composante « père » de la covariance entre demi-frères purs et croisés à $-2,42 \pm 3,67$, $0,004 \pm 0,0018$, $0,0005 \pm 0,0007$ respectivement pour le poids au sevrage, la croissance après sevrage et l'épaisseur du lard dorsal. STANISLAW *et al.* (1967), dont l'étude porte sur 99 verrats et 6686 animaux; arrivent à des estimations semblables pour les deux derniers caractères mais la valeur obtenue pour le poids au sevrage est positive; comparant les efficacités attendues de la sélection récurrente et réciproque et de la sélection massale pour ces trois caractères, ils trouvent que le progrès apporté dans la population croisée par la sélection massale est supérieur pour le poids à 56 jours et l'épaisseur du lard dorsal mais inférieur pour le gain moyen quotidien après sevrage à celui obtenu par la sélection récurrente et réciproque. STANDAL (1968) considère 10 caractères (poids individuel à 0 et 21 jours, gain moyen quotidien, âge à 90 kg et 6 caractères de carcasse) chez les descendants purs et croisés de 39 verrats *Landrace* et *Yorkshire* et calcule les coefficients de corrélation génétique

entre les moyennes des descendance pure et croisée : 9 de ces coefficients ne sont pas significativement différents de 1; l'auteur estime que pour l'amélioration de la vitesse de croissance et de la qualité de carcasse des animaux croisés, la sélection récurrente et réciproque présente peu d'intérêt pratique tant que la variance génétique additive reste importante et que la corrélation génétique entre demi-frères purs et croisés est voisine de 1. ROACHE et MOXLEY (1964) arrivent à des résultats et des conclusions identiques avec les mêmes races.

La faible héritabilité des caractères de reproduction et leur réponse marquée à l'hétérosis suggèrent que la variance génétique de ces caractères est liée essentiellement à des effets non-additifs et que les méthodes de sélection pour l'aptitude au croisement peuvent présenter un intérêt pour leur amélioration. L'information aujourd'hui disponible à ce sujet est encore fragmentaire. Dans l'étude de LOUCA et ROBSON (1967), les valeurs des composantes de la variance de la taille de portée à 0,56 et 154 jours indiquent, selon les auteurs, que la sélection pour l'aptitude spécifique au croisement est la méthode susceptible de donner les meilleurs résultats. WILSON *et al.* (1962) montrent que les régressions des performances de reproduction (taille et poids de portée à 0 et 56 jours) des filles de race pure d'un verrat sur les performances des filles croisées du même verrat tendent à être négatives; toutefois les valeurs trouvées ne sont pas significativement différentes de 0 et, en moyenne, les 45 verrats étudiés sont représentés seulement par 6 filles. Analysant les résultats de croisements entre lignées consanguines, HENDERSON (1949) montre que les différences d'aptitude spécifique à la combinaison expliquent 5 à 15 p. 100 de la variation observée entre croisements pour les caractères de reproduction. Par contre, HETZER *et al.* (1961) rapportent que les effets spécifiques ne sont pas une source significative de variation pour ces mêmes caractères.

Considérant un index de 4 caractères (taille de portée, gain moyen quotidien après sevrage, indice de consommation, lard dorsal), WONG *et al.* (1969) calculent les efficacités attendues de la sélection intra-population et de la sélection sur l'aptitude spécifique au croisement pour l'amélioration du croisement à 3 voies entre des verrats *Minnesota n° 2* et des truies *Minnesota n° 3* × *Minnesota n° 1*; ils concluent que la sélection en race pure est la plus efficace pour améliorer l'index et que les corrélations entre demi-frères purs et croisés sont positives.

La sélection pour l'aptitude au croisement n'a encore fait l'objet que d'un très petit nombre d'applications expérimentales chez le Porc. Dans l'étude de HETZER (1961) et KREHBIEL *et al.* (1967), un programme de sélection récurrente et réciproque sur la taille et le poids de portée à 0,21, 56 jours est appliqué pendant 5 générations à une lignée *Montana n° 1* et à une lignée *Yorkshire*, tandis qu'une lignée-témoin *Montana n° 1* est soumise à une sélection intra-population. Alors qu'aucun progrès significatif n'est observé dans la lignée-témoin pour les six caractères étudiés, le programme de sélection récurrente et réciproque amène un progrès significatif de la performance en croisement de la lignée *Montana n° 1* pour le poids de portée au sevrage et de la lignée *Yorkshire* pour le nombre de porcelets nés et le poids de portée au sevrage. L'expérience de sélection pour l'aptitude au croisement entreprise par LASLEY *et al.* (1955) met en jeu 3 lignées : 2 lignées *Landrace* et *Poland China* pour la production de truies croisées et 1 lignée *Duroc* pour la production de verrats à accoupler aux truies *Landrace* × *Poland China*; les résultats obtenus après 3 générations de sélection ne mettent pas en évidence une augmentation de la taille des portées issues du croisement à 3 voies mais la sélection récurrente et réciproque des lignées *Poland China* et *Landrace* semble apporter une amélioration de la viabilité des porcs F_1 (LASLEY et TRIBBLE, 1959). Un programme de sélection récurrente et réciproque de 2 lignées *Duroc* et *Beltsville n° 1* est actuellement en cours de réalisation (OMTVEDT, 1969) : dans chaque lignée parentale, les reproducteurs des 2 sexes sont choisis sur la base des qualités maternelles (nombre de porcelets mis-bas et poids de portée à 3 semaines) de leurs demi-sœurs croisées.

Les mérites de la sélection récurrente et réciproque pour l'utilisation maximum de l'hétérosis et l'amélioration d'un croisement donné sont encore très controversés. BOWMAN (1959) et KING (1963) expriment leur scepticisme à son égard, au vu des résultats obtenus chez les animaux de laboratoire. HETZER (1961) estime que la sélection récurrente et réciproque présente un intérêt dans la mesure où le nombre d'animaux contrôlés est assez grand pour permettre d'atteindre des différentielles de sélection comparables à celles couramment pratiquées. COMSTOCK (1960) pense que cette méthode apporte de réelles possibilités de progrès dans l'amélioration génétique du Porc. A l'heure actuelle, il existe très peu d'évaluations expérimentales du rapport d'efficacité de la sélection récurrente et réciproque et de la sélection classique en race

pure. Les premières estimations de l'efficacité attendue de cette méthode semblent indiquer qu'elle présente peu d'intérêt, par rapport à la sélection massale, pour l'amélioration des performances d'engraissement. Il est possible qu'elle se révèle plus intéressante pour l'amélioration des performances d'élevage : des études complémentaires sont nécessaires pour confirmer éventuellement cette possibilité.

IV. — Croisement et création de races

Le rôle du croisement dans la création de nouveaux matériels génétiques est discuté notamment par WINTERS (1954), COMSTOCK (1960), SUMPTION *et al.* (1959 *b*, 1961), FREDEEN (1963), SUMPTION (1963). Deux voies s'ouvrent pour obtenir des souches de bonne valeur pour le croisement : la sélection des races pures existantes ou la constitution de nouvelles souches à partir d'une population initiale issue de croisement entre races.

Selon FREDEEN (1963), le principal argument justifiant le choix de la deuxième voie est que le croisement permet de combiner en une même population les caractères désirables de deux ou plusieurs races complémentaires et génétiquement différentes. Les observations sur l'hétérosis et les premières analyses géniques démontrent l'existence de différences raciales dans la nature et la fréquence des gènes. Si ces différences concernent surtout le contenu génique, l'amélioration des populations fermées existantes ne permet pas d'atteindre le niveau maximum de productivité : la seule voie d'approche est la création et la sélection de nouvelles populations obtenues par croisement entre plusieurs races (COMSTOCK, 1960; FREDEEN, 1963). Si les races diffèrent seulement par leurs fréquences géniques, la sélection à l'intérieur de ces races peut à terme les amener au niveau désiré mais la sélection d'une fondation croisée reste une alternative possible : elle peut permettre d'atteindre plus rapidement l'objectif visé (FREDEEN, 1963).

SUMPTION *et al.* (1961) soulignent le rôle important du facteur taille de population dans la création de nouvelles races. Une grande taille de population offre plusieurs avantages. Elle permet de limiter l'augmentation du coefficient de consanguinité et, au moins dans les premières générations de multiplication, de réduire la perte de gènes favorables à fréquence peu élevée, par dérive génétique — voir LUSH (1946) —. D'autre part, des études (ROBERTSON, 1955; SPRAGUE, 1955) indiquent que la probabilité de créer des combinaisons nouvelles de gènes, dont certaines peuvent avoir un effet favorable sur le progrès obtenu par sélection, est augmentée si la population est grande et si son coefficient de consanguinité reste faible.

On pourrait penser que l'origine hétérogène d'une population synthétique donne naissance à une variabilité phénotypique supérieure à celle de populations moins hétérozygotes : la variance phénotypique des caractères d'importance économique ne semble pas être augmentée dans les populations synthétiques (SUMPTION *et al.*, 1961).

L'objectif poursuivi est de créer un niveau élevé de variabilité génétique initiale dans la nouvelle population et de sélectionner les gènes les plus favorables apportés par chaque race. L'analyse des variances génétiques dans la lignée *Minnesota n° 3*, fondée à partir de 16 animaux représentant 12 races établies de longue date, montre que la valeur de l'héritabilité pour la vitesse de croissance est proche des estimations obtenues dans les races pures (REMPEL et EL ISSAWI, 1959) mais que la taille de portée a , dans cette population, une héritabilité un peu supérieure aux valeurs habituelles (SUMPTION *et al.*, 1961). Une situation identique est observée par STOCKHAUSEN et BOYLAN (1966) dans une nouvelle population créée à partir de croisements entre 7 races. Ces résultats tendent à montrer que les populations synthétiques présentent une variance génétique additive accrue pour la taille de portée; ce fait demanderait à être confirmé par d'autres études.

De nouvelles races de porcs ont été créées dans plusieurs pays à partir de 1930. Aux Etats-Unis, devant l'évolution des besoins du marché, plusieurs stations de recherche ont entrepris la création de lignées nouvelles à partir d'un très petit nombre d'animaux de fondation appartenant à différentes races américaines et étrangères (en particulier *Landrace danois*). Un certain nombre d'entre elles sont aujourd'hui officiellement reconnues en tant que races mais leur importance numérique reste faible. L'origine, l'histoire et les caractéristiques de ces lignées sont décrites par plusieurs auteurs (WINTERS *et al.*, 1943 *a*; ROUBICEK *et al.*, 1951; FEVRIER et VIELLART, 1952; GREEN, 1955; MILLER *et al.*, 1957; FOWLER et ENSMINGER, 1959 *b*; SUMPTION *et al.*, 1961). Selon SUMPTION *et al.* (1959), la technique de reproduction utilisée dans la lignée *Minne-*

sota n° 3 — accouplements libres par réunion de 9 à 12 verrats et de 50 à 75 truies en un même lot de reproduction — présente plusieurs avantages en dehors de son intérêt pratique pour la gestion du troupeau : elle réalise les conditions d'une sélection naturelle des verrats les plus vigoureux, l'agressivité sexuelle du mâle étant supposée liée à la fertilité dans les 2 sexes, et par ailleurs, le fait qu'une truie donne naissance dans la même portée aux descendants de plusieurs verrats augmente la diversité des combinaisons génétique produites en une génération et disponibles pour la sélection. RITCHIE (1952) rapporte la création récente de plusieurs races porcines en U.R.S.S. Au Canada, la création de la race *Lacombe*, à partir d'une population initiale composée d'animaux *Landrace*, *Berkshire* et *Chester White*, a été entreprise en 1948 en vue de fournir une race destinée au croisement avec la race *Yorkshire*; cette race, reconnue en 1957, présente des qualités d'engraissement supérieures à celles des porcs *Yorkshire* et *Landrace* (FREDEEN et STOTHART, 1965). Une lignée mâle spécialisée est en cours de création en Grande-Bretagne (KING, 1967; KING et SMITH, 1968); la population initiale provient d'un croisement à 4 voies et la méthode de sélection retenue rend possible à chaque génération l'« immigration » d'animaux extérieurs à la lignée et d'origines diverses; la sélection sur l'épaisseur du lard dorsal a amené une réduction de 12 mm dans les 5 premières générations.

A la lumière de ces premiers résultats, il est difficile de juger si la création de nouvelles souches synthétiques apporte des possibilités d'amélioration génétique du Porc que n'offrent pas les races pures existantes; nos connaissances sur la nature des différences génétiques entre races sont trop réduites pour qu'une orientation définitive puisse être aujourd'hui retenue. L'absence de lignées-témoin des races pures établies, soumises à une même pression de sélection, empêche de voir si l'efficacité de la sélection est réellement supérieure dans les populations issues de croisements et la nature de l'influence des recombinaisons génétiques sur le progrès apporté par sélection est encore très mal connue.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Il apparaît évident que la productivité de l'espèce porcine a augmenté sensiblement depuis quarante ans (CRAFT, 1958; KING, 1963); il reste à savoir dans quelle mesure le progrès génétique a contribué à l'amélioration générale des performances. On peut se demander s'il y a eu dans le passé une pression de sélection effective sur les caractères d'importance économique; il est probable que l'inadaptation des structures actuelles de l'amélioration génétique du Porc est un facteur qui limite l'efficacité réelle des plans rationnels de sélection en race pure, mis en œuvre plus ou moins récemment dans différents pays.

Selon COMSTOCK (1960), l'intensification de la sélection des races pures doit être l'une des actions préalables à la généralisation des croisements chez le Porc. Elle est la seule voie d'amélioration, à court et à moyen terme, des caractères de conformation et de composition corporelle, non affectés par l'hétérosis. La croissance après sevrage et, à un moindre degré, l'efficacité alimentaire des porcs à l'engrais sont améliorées par le croisement; cependant la sélection intrapopulation (sélection massale par exemple) est susceptible d'apporter un progrès génétique notable pour ces caractères et, dans la situation présente, elle demeure une voie privilégiée de leur amélioration; les premiers résultats obtenus chez le Porc suggèrent que la sélection sur l'aptitude au croisement ne lui est pas supérieure dans ce domaine. Pour les caractères de reproduction, la sélection sur la variance génétique additive est d'efficacité limitée, sinon nulle; l'ensemble des données expérimentales présentées ici démontre que ces caractères sont affectés de façon sensible par l'hétérosis. La recherche d'une « hétérozygotie contrôlée » (DONALD, 1955) est la voie la plus sûre de l'amélioration des qualités maternelles des truies et de la vigueur des porcelets; selon FREDEEN (1967), les modèles classiques de croisement permettent d'atteindre rapidement des objectifs raisonnables pour ces caractères sans qu'il soit nécessaire de recourir à des méthodes plus complexes. Il n'empêche que le problème de leur amélioration ultérieure reste posé. La sélection sur l'aptitude spécifique à la combinaison est une orientation possible; les estimations de l'efficacité attendue de cette méthode ne démontrent pas clairement sa validité théorique chez les espèces animales mais elle a reçu à ce jour un nombre d'applications expérimentales encore trop limité pour que ses possibilités réelles puissent être jugées.

Si l'on considère la situation actuelle de la sélection du Porc en France, à savoir la prééminence presque exclusive des accouplements réalisés en race pure, il ne semble pas contestable que l'on doit s'engager résolument sur la voie des croisements. A court terme, les options en présence ne portent pas tant sur le choix d'un modèle général de croisement que sur la définition du ou des croisements susceptibles de donner les résultats les plus intéressants avec les races disponibles. Il est clair que le croisement à 3 voies entre des truies croisées et des verrats d'une 3^e race est le plan de croisement le plus approprié au niveau de l'exploitation de l'hétérosis, le croisement en rotation restant une alternative possible quoiqu'il ne permette pas de tirer parti au mieux des aptitudes spécifiques des races entrant dans la rotation et qu'il rende difficile la mise en œuvre éventuelle d'un programme de sélection sur l'aptitude à la combinaison. Il reste à définir le rôle de chaque race dans ce plan de croisement, en recherchant la meilleure combinaison de leurs aptitudes propres et l'utilisation maximum du phénomène d'hétérosis dont l'expression peut varier dans une large mesure selon le croisement considéré; les modalités d'une telle prospection sont discutées en particulier par DICKERSON (1969) et sa réalisation est matériellement possible dans la mesure où le nombre de races disponibles est limité comme c'est le cas en France et où un choix préliminaire peut être fait parmi toutes les combinaisons possibles.

A plus long terme, le problème se pose de savoir si de nouveaux matériels génétiques devront être substitués aux races pures aujourd'hui existantes. Il ne semble pas que la création de lignées hautement consanguines s'impose de façon évidente dans un avenir rapproché; ce point de vue s'appuie d'ailleurs sur des considérations plus économiques que purement génétiques car un petit nombre de résultats intéressants ont été obtenus par cette méthode. Il est probable que, dans le futur, les races actuelles évolueront dans le sens d'une « spécialisation » de certaines souches en vue de leur utilisation spécifique dans les programmes de croisement. La constitution de souches synthétiques peut présenter un intérêt, en particulier dans la recherche de « lignées mâles » à faible indice de consommation et à haute qualité de carcasse.

D'un point de vue général, les différences génétiques entre races sont une source précieuse de progrès génétique. Le maintien de la variabilité génétique de la population porcine du monde entier, sous forme de « réservoirs de gènes », est un impératif majeur comme le souligne SUMPTION (1963). Des races qui sont aujourd'hui en voie de disparition du fait de leur manque de productivité peuvent devenir demain un matériel intéressant pour la recherche de tel ou tel objectif. L'intérêt de ces « réservoirs de gènes » tient aux possibilités d'évolution des buts et des conditions de la production porcine. Ainsi dans l'hypothèse de la mise au point de techniques d'allaitement artificiel des porcelets, les races du Sud-Est asiatique caractérisées par leur maturité sexuelle précoce, la haute prolificité et les faibles besoins d'entretien des truies (PHILLIPS et HSU, 1944; PHILLIPS, 1949) peuvent se révéler très utiles (KING, 1963).

L'amélioration génétique future de l'espèce porcine est liée à la recherche des meilleures formes d'utilisation de sa diversité génétique considérable.

Reçu pour publication en janvier 1970.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier tout particulièrement B. VISSAC pour ses nombreuses suggestions lors de la rédaction, ainsi que C. LEGAULT et L. OLLIVIER qui ont bien voulu lire et corriger le texte de cette revue.

SUMMARY

HETEROSIS AND CROSSBREEDING IN SWINE

A review has been made of the literature concerning the use of crossbreeding in swine. Among other things, crossbreeding enables to take advantage of the phenomenon of hybrid vigor. The genetic basis of heterosis is yet far from being clearly understood. The principal explanations which have been put forward are reviewed briefly; it must be concluded that heterosis involves several mechanisms resulting in heterozygosis at both the genic and chromosomal level.

The results obtained in a number of experiments of crossbreeding with swine are mentioned and discussed. For any given trait, the genetic structure of the parental populations greatly

influences the expression of heterosis : data from crosses between inbred lines and crosses between outbred populations are tabulated separately but in some cases ascription to either situation is arbitrary enough. Even though heterosis effect rather increases with the genetical diversity of parental lines, the amount of heterosis displayed by a particular cross cannot be predicted accurately before this cross is tested. Although the various breeds behave in different ways when crossed, average values of heterosis referring to the economically important characters have been estimated from results of breed crosses (without any preliminary inbreeding); for this estimation, heterosis effect is defined as the deviation in performance of crossbred pigs from the mean performance of parental breeds. Heterosis is greatest for the qualities which show the largest inbreeding depression, namely mothering characteristics, livability and, to a lesser extent, growth rate. Average heterosis effect is 2, 8, 15 % in single crosses and 8, 16, 25 % in three-breed crosses (crossbred sows) respectively for number of live pigs at birth, litter size and weight at weaning. These numbers illustrate a definite advantage with respect to higher survival and growth rate until weaning of crossbred pigs as compared to purebreds and make evident the increased productivity of crossbred dams, in connection with the heterosis effect upon ovulation rate and pre- and post-natal maternal component of reproductive performance. Moreover crossbred sows are found to be slightly superior in sexual maturity to purebreds. Most of the reports show crossbred pigs to excel purebreds for daily weight gain and feed efficiency during the fattening period : average heterosis effect has been estimated to 6 and 3 % respectively. Comparative results from crossbreds and purebreds usually indicate no heterotic response in carcass length, backfat thickness and proportion of lean cuts; available data are few as to the effect of crossbreeding on meat quality traits. Litter weight at 154 or 180 days is a possible measure of total productivity in swine : average heterosis effect is about 15-18 % in two-breed crosses and 25-28 % in crosses between crossbred sows and boars from a third breed.

It appears that in addition to its favorable effect on means, greater heterozygosity resulting from crossbreeding somewhat increases phenotypic uniformity of pigs. Also crossbreeding offers opportunity for combining the different qualities of breeds : appropriate crosses can be superior in total performance to any available breed even in the hypothesis of non-occurrence of heterosis. The various advantages clearly motivate a general recommendation of crossing breeds for the production of pig meat. Three-way cross is the most efficient plan since it leads to utilize hybrid vigor in both dam and commercial offspring. Rotational crossing including at least three breeds is an alternative method to exploit heterosis. So it is now required to find by adequate testing the best breed combinations with the genetic material available in France. Although some attempts to develop highly inbred lines and cross them have been successful in swine, this practice is unlikely to extend, at least in the near future, because of the difficulties which arise from inbreeding and the complexity of the problem of picking up the best nicking lines. The effectiveness of intra-population selection procedures is limited by the influence of unfavourable genetic correlations between the components of productivity and by the existence of non-additive genetic effects. Theoretically these obstacles can be partly avoided by the development of specialised lines and by selection for combining ability. Limited evidence suggests that genetic antagonisms may exist between some of the traits for which improvement is sought; though no report to date shows such antagonism to exist between reproductive performance and efficiency of lean meat production, it might be interesting to emphasize selection for capacity of reproduction in some breeds and selection for efficiency and quality of meat production in other breeds used as sire lines. A few investigations have been conducted to evaluate the advantages of selection plans especially designed to produce populations of good specific combining ability. The results on this point are not in agreement and experimental evidence currently is rather inadequate to reach any firm conclusion on the relative effectiveness of such procedures; however the data collected so far seem to indicate reciprocal recurrent selection not to be definitely superior to mass selection for improvement of growth rate. It may be anticipated that selection for combining ability is of special interest to increase reproductive performance but the extent to which this is true needs to be determined. The development of lines from crossbred foundations as a way of combining the good traits of several breeds in a single population has been achieved in various countries; as compared to old pure breeds, the superiority of these new lines or breeds, if any, does not seem to be large. Nevertheless the production of synthetic populations selected for economy of gain and carcass quality may be a suitable way of supplying crossbreeding programs with specialised sire lines.

Evidence available thoroughly demonstrates genetic diversity among breeds to be a valuable resource in swine improvement. However further information is needed so that the actual merit of the alternative methods designed to maximize the utilisation of these breed differences can be evaluated adequately.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AHLSCHWEDE W.T., ROBISON O.W., 1969 a. Maternal influences on preweaning growth of pigs. *J. Anim. Sci.*, **28**, 130 (Abstr.).
- AHLSCHWEDE W.T., ROBISON O.W., 1969 b. Estimates of direct genetic and maternal genetic effects in swine. *J. Anim. Sci.*, **29**, 104 (Abstr.).
- ALLEN A.D., LASLEY J.F., TRIBBLE L.F., 1959 a. Milk production and related performance factors in sows. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (712).

- ALLEN A.D., TRIBBLE L.F., LASLEY J.F., 1959 *b*. Inheritance of nipple number in swine and the relationship to performance. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (694).
- ANDRESEN E., 1964. The inheritance of the blood factors. Ia et Ib in pigs of the Duroc and Hampshire breeds. *Vox Sang.*, **9**, 617-621 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **34**, 1394).
- ANDREWS F.N., WARWICK E.J., 1949. Comparative testicular development of some inbred, purebred, crossbred and linecross boars. *J. Anim. Sci.*, **8**, 603 (Abstr.).
- ARGANOSA V.G., OMTVEDT I.T., WALTERS L.E., 1969. Phenotypic and genotypic parameters of some carcass traits in swine. *J. Anim. Sci.*, **28**, 168-174.
- AUMAITRE A., LEGAULT C., SALMON-LEGAGNEUR E., 1966. Aspects biométriques de la croissance pondérale du porcelet. I. — Influence du sexe, de l'année de naissance, du numéro et de la taille de la portée. *Annales Zootech.*, **15**, 313-331.
- AUMAITRE A., SALMON-LEGAGNEUR E., 1961. Influence de l'alimentation complémentaire sur la croissance du porcelet avant le sevrage. *Annales Zootech.*, **10**, 127-140.
- BADER J., 1965. Das Pietrainschwein, seine Leistungen und seine Bedeutung für die Kreuzungszucht (Gebrauchskreuzung). *Schr.Reihe Max-Planck-Inst Tierzucht*, (23) (in *Anim. Breed. Abstr.*, **34**, 1354).
- BAKER L.N., 1968. Serum protein variation in Duroc and Hampshire pigs. *Vox Sang.*, **15**, 154-158 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **37**, 667).
- BAKER L.N., CHAPMAN A.B., GRUMMER R.H., CASIDA L.E., 1958. Some factors affecting litter size and fetal weight in purebred and reciprocal-cross matings of Chester White and Poland China swine. *J. Anim. Sci.*, **17**, 612-621.
- BAKER M.L., REINMILLER C.F., 1942. A study of certain trends in inbred lines of swine. *J. Anim. Sci.*, **1**, 69 (Abstr.).
- BEATTY R.A., 1960. The birth weight of rabbits born after heterospermic insemination. *Genet. Res.*, **1**, 39-49.
- BEATTY R.A., 1961. Genetics of mammalian gametes. *Anim. Breed. Abstr.*, **29**, 243-256.
- BELL A.E., MOORE C.H., WARREN D.C., 1955. The evaluation of new methods for the improvement of quantitative characteristics. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, **20**, 197-211.
- BERESKIN B., SHELBY C.E., HAZEL L.N., 1968 *a*. Carcass traits in purebred and crossbred swine. *J. Anim. Sci.*, **27**, 1755 (Abstr.).
- BERESKIN B. *et al.*, 1968 *b*. Inbreeding and swine productivity traits. *J. Anim. Sci.*, **27**, 339-350.
- BERGE S., 1949. *Svineavl*, 444 p., Grondahl et Sons Forlag, Oslo.
- BERGE S., INDREBO T., 1953. Milk production by sows. *Meld. Norg. LandbrHogsk.*, **33**, 389-423.
- BIELINSKA K., 1963. Valeur d'abattage des porcs obtenus par croisement entre des verrats Landrace Suédois et des truies de la race Polonoise à oreilles tombantes (Polonais). *Roczn. Naukroln.*, **B**, **82**, 35-46 (in *Anim. Abstr.*, **32**, 1206).
- BLENDL H.M., 1965. Ergebnisse der Vollzerlegung in der Fleisch Leistung. *Sprüfung beim Schwein. Bayer. landw. Jb.*, **42**, 941-955 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **34**, 2224).
- BLUNN C.T., BAKER M.L., 1947. The relation between average daily gain and some carcass measurements. *J. Anim. Sci.*, **6**, 424-431.
- BOGART R., MASON R.W., NICHOLSON H., KRUEGER H., 1958. Genetic aspects of fertility in mice. *Int. J. Fertil.*, **3**, 86-104 (in *Biol. Abstr.*, **33**, 20391).
- BONSMA F.N., JOUBERT D.M., 1951. Factors influencing the cost of production of baconers and porkers. *Bull. Dep. Agric. S. Afr.* (322).
- BOWMAN J.C., 1959. Selection for heterosis. *Anim. Breed. Abstr.*, **27**, 261-273.
- BOWMAN J.C., 1960. Recurrent selection. I. — The detection of overdominance. *Heredity*, **14**, 197-206.
- BOWMAN J.C., 1962. Recurrent selection. II. — An experimental study with mice and *Drosophila*. *Genet. Res.*, **3**, 333-351.
- BRADFORD G.E., CHAPMAN A.B., GRUMMER R.H., 1953. Performance of hogs of different breeds and from straightbred and crossbred dams on Wisconsin farms. *J. Anim. Sci.*, **12**, 582-590.
- BRADFORD G.E., CHAPMAN A.B., GRUMMER R.H., 1958 *a*. Effects of inbreeding, selection, linecrossing and topcrossing in swine. I. — Inbreeding and selection. *J. Anim. Sci.*, **17**, 426-440.
- BRADFORD G.E., CHAPMAN A.B., GRUMMER R.H., 1958 *b*. Effects of inbreeding, selection, linecrossing and topcrossing in swine. II. — Linecrossing and topcrossing. *J. Anim. Sci.*, **17**, 441-455.
- BRADFORD G.E., CHAPMAN A.B., GRUMMER R.H., 1958 *c*. Effects of inbreeding, selection, linecrossing and topcrossing in swine. III. — Predicting combining ability and general conclusions. *J. Anim. Sci.*, **17**, 456-467.
- BRADFORD G.E., TORELL D.T., SPURLOCK G.M., WEIR W.C., 1963. Performance and variability of offspring of crossbred and purebred rams. *J. Anim. Sci.*, **22**, 617-623.
- BRIEGER F.G., 1950. The genetic basis of heterosis in maize. *Genetics*, **35**, 420-445.
- BRILES W.E., 1956. The relationship between B blood group genotypes and adult performance in two White Leghorn inbred lines. *Poult. Sci.*, **35**, 1134-1135 (Abstr.).
- BRILES W.E., ALLEN C.P., MILLEN T.W., 1957. The B blood group system of chickens. I. — Heterozygosity in closed populations. *Genetics*, **42**, 631-648.

- BRUCE A.B., 1910. The mendelian theory of heredity and the augmentation of vigor. *Science*, **32**, 627-628.
- CALLSEN, 1931. Vergleichende Schweinemastversuche mit verschiedenen Rassen und Kreuzungen. *Z. Schweinezucht*, **38**, 464-469 (in *Biol. Abstr.*, **8**, 4257).
- CARMON J.L., STEWART H.A., COCKERHAM C.C., COMSTOCK R.E., 1956. Prediction equations for rotational crossbreeding. *J. Anim. Sci.*, **15**, 930-936.
- CARROLL W.E., ROBERTS E., 1942. Crossbreeding in swine. Does it offer an effective method for the improvement of market hogs? *Bull. Ill. agric. Exp. Sta.*, (489).
- CHAMBERS D., WAHTLEY J.A. (Jr), 1951. Heterosis in crosses of inbred lines of Duroc swine. *J. Anim. Sci.*, **10**, 505-515.
- COBB E.H., 1958. Comparative performance of purebred and crossbred swine on Pennsylvania farms. *Diss. Abstr.*, **18**, 1918 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **27**, 208).
- COCKERHAM C.C., 1952. Genetic covariation among characteristics of swine. *J. Anim. Sci.*, **11**, 738 (Abstr.).
- COMSTOCK R.E., 1960. Problems and evidence in swine breeding. *J. Anim. Sci.*, **19**, 75-83.
- COMSTOCK R.E., ROBINSON H.F., HARVEY P.H., 1949. A breeding procedure designed to make maximum use of both general and specific combining ability. *Agron. Jour.*, **41**, 360-367.
- COMSTOCK R.E., SINGH M., ENFIELD F.D., 1963. Selection for growth in mice : crossbred performance. *J. Anim. Sci.*, **22**, 1109 (Abstr.).
- COMSTOCK R.E., WINTERS L.M., 1944. A comparison of the effects of inbreeding and selection on performance in swine. *J. Anim. Sci.*, **3**, 380-389.
- CONSTANTINESCU G.K., MOLDOVEANO G., WELLMANN M., 1935. Recherches sur la croissance des porcelets de la naissance à l'âge de 2 mois (Roum.). *Anal. Inst. natn. Zootech.*, **3**, 1-86 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **4**, 320-321).
- CONTESCU D., WELLMANN M., 1937. Versuche über die Frühmast bei Schwein der Large White, Lincoln und Mangalitzia Rasse sowie über F1 - Kreuzungen der Large White × Mangalitzia und Lincoln × Mangalitzia. *Z. Tierzücht. ZüchtBiol.*, **37**, 21-36 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **5**, 162).
- COX D.F., 1960. The relation between sex and survival in swine. *J. Hered.*, **51**, 284-288.
- COX D.F., LEGATES J.E., COCKERHAM C.C., 1959. Maternal influence on body weight. *J. Anim. Sci.* **18**, 519-527.
- COX D.F., WILLHAM R.L., 1962. Systematic fostering experiments in swine. *J. Anim. Sci.*, **21**, 366-368.
- CRAFT W.A., 1953. Results of swine breeding research. *Circ. U. S. Dep. Agric.*, (916).
- CRAFT W.A., 1958. Fifty years of progress in swine breeding. *J. Anim. Sci.*, **17**, 960-980.
- CRAIG J.V., NORTON H.W., TERILL S.W., 1956. A genetic study of weight at five ages in Hampshire swine. *J. Anim. Sci.*, **15**, 242-256.
- CRESS C.E., 1966. Heterosis of the hybrid related to gene frequency differences between two populations. *Genetics*, **53**, 269-274.
- CROW J.F., 1948. Alternative hypotheses of hybrid vigor. *Genetics*, **33**, 477-487.
- CROW J.F., 1952. Dominance and overdominance; in *Heterosis*, 282-297, J.W. GOWEN, Ed., Ames, Iowa.
- CUNNINGHAM P.J., OMTVEDT I.T., WHATLEY J.A. (Jr), 1967. Comparison of lines and linecrosses for economically important traits in swine. *Okla. agric. Exp. Sta. MP*, **79**, 5-10.
- DEMARLY Y., 1963. Génétique des tétraploïdes et amélioration des plantes. *Annls Amél. Pl.*, **13**, 307-400.
- DICKERSON G.E., 1947. Composition of hog carcasses as influenced by heritable differences in rate and economy of gain. *Res. Bull. Iowa agric. Exp. Sta.*, (354).
- DICKERSON G.E., 1952. Inbred lines for heterosis tests?; in : *Heterosis*, 330-351, J.W. GOWEN, Ed., Ames, Iowa.
- DICKERSON G.E., 1969. Experimental approaches in utilizing breed resources. *Anim. Breed. Abstr.*, **37**, 191-202.
- DICKERSON G.E., BLUNN C.T., CHAPMAN A.B., KOTTMAN R.N., KRIDER J.L., WARWICK E.J., WHATLEY J.A. (Jr), 1954. Evaluation of selection in developing inbred lines of swine. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (551).
- DICKERSON G.E., GRIMES J.C., 1947. Effectiveness of selection for efficiency of gain in Duroc Swine. *J. Anim. Sci.*, **6**, 265-287.
- DICKERSON G.E., LUSH J.L., CULBERTSON C.C., 1946. Hybrid vigor in single crosses between inbred lines of Poland China swine. *J. Anim. Sci.*, **5**, 16-24.
- DIMOV J., ZIVKOVA I., 1967. Premiers stades du développement embryonnaire chez les truies Landrace × Large White Bulgare (Bulgare). *Zhivot. Nauk.*, **4**, 25-35 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **36**, 597).
- DINKEL C.A., 1955. Predicting performance of single and multiple crosses from performance of inbred lines of swine. *Iowa St. Coll. J. Sci.*, **29**, 403-404 (Abstr.).
- DOBZHANSKY TH., 1952. Nature and origin of heterosis; in : *Heterosis*, 218-223, J.W. GOWEN, Ed., Ames, Iowa.

- DONALD H.P., 1937. The milk consumption and growth of suckling pigs. *Emp. J. exp. Agric.*, **5**, 349-368.
- DONALD H.P., 1939. The relative importance of sow and litter during the growth of suckling pigs. A comparison of fostered with normally reared pigs. *Emp. J. exp. Agric.*, **7**, 32-41.
- DONALD H.P., 1955. Controlled heterozygosity in livestock *Proc. R. Soc., B*, **144**, 192-203.
- DSCHAPARIDSE D., 1936. Beitrag zur Vererbung beim Schwein in der ersten Kreuzung. *Z. Tierzücht. ZüchtBiol.*, **34**, 335-347.
- DUCKWORTH J.E. et al., 1966. First report on trials with the Pietrain breed at Wye College. *Anim. Prod.*, **8**, 356 (Abstr.).
- DURHAM R.M., CHAPMAN A.B., GRUMMER R.H., 1952. Inbred versus non-inbred boars used in two-sire herds on Wisconsin farms. *J. Anim. Sci.*, **11**, 134-155.
- DYCK G.W., 1968. Ovulation rate of pigs. *Proc. Can. Soc. Anim. Prod.*, 1968, 71.
- EAST E.M., 1936. Heterosis. *Genetics*, **21**, 375-397.
- EKTOV V.A., SOLOVEI M.J., 1962. Développement de la glande mammaire pendant la croissance chez des porcs purs et croisés (Russe). (*Izv. Timirjazev. sel'-khoz. Akad.*, 1962 (5), 216-228 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **31**, 2214).
- ENFIELD F.D., REMPEL W.E., 1962. Covariance of sire effects in purebred and crossbred populations of swine. *J. Anim. Sci.*, **21**, 971 (Abstr.).
- ENFIELD F.D., WHATLEY J.A. (Jr), 1961. Heritability of carcass length, carcass backfat thickness and loin lean area in swine. *J. Anim. Sci.*, **20**, 631-634.
- ENGLAND D.C., WINTERS L.M., 1953. The effects of genetic diversity and performance of inbred lines per se on hybrid vigor in swine. *J. Anim. Sci.*, **12**, 836-847.
- EVANS W.M.R., VALE T.W., OWERS A.C., PROUD J.R., 1960. The value of crossbreeding for pork and bacon production. *Expl. Husb.*, 1960 (5), 77-85.
- FALCONER D.S., 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*, 247-291, Oliver and Boyd, Edinburgh, London.
- FALCONER D.S., 1967. The relevance of experiments with laboratory animals to the genetic improvement of farm livestock; in : *9th International Congress of Animal Production*, 1966, Edinburgh; report of proceedings and invited papers, 235-242, Oliver and Boyd, Edinburgh, London.
- FEVRIER R., VIEILLART, 1952. Les nouvelles races porcines américaines. *Annls Zootech.*, **1**, 185-198.
- FINE N.C., WINTERS L.M., 1952. Selection for fertility in two inbred lines of swine. *J. Anim. Sci.*, **11**, 301-312.
- FINE N.C., WINTERS L.M., 1953. Selection for an increase in growth rate and market score in two inbred lines of swine. *J. Anim. Sci.*, **12**, 251-262.
- FISHER R.A., 1949. *The theory of inbreeding*, 120 p., Oliver and Boyd, Edinburgh.
- FISHWICK V.C., 1939. Crossbreeding with pigs. *J. Minist. Agric.*, **46**, 583-587.
- FOOTE W.C., WALDORF D.P., CHAPMAN A.B., SELF H.L., GRUMMER R.H., CASIDA L.E., 1956. Age at puberty of gilts produced by different systems of mating. *J. Anim. Sci.*, **15**, 959-969.
- FOWLER S.H., ENSMINGER M.E., 1959. The Palouse breed of swine. *Bull. Wash. agric. Exp. Sta.*, (604).
- FRANKS E., FECHHEIMER N.S., COHEN C., 1962. An examination of heterosis in crosses of certain inbred strains of mice. *Ohio J. Sci.*, **62**, 178-184 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **31**, 3075).
- FRASER F.B., STOTHART J.G., 1947. Testing Swedish Landrace swine in Canada. *Can. Dep. Agric. Publ.*, 801.
- FREDEEN H.T., 1956. Inbreeding and swine improvement. *Anim. Breed. Abstr.*, **24**, 317-326.
- FREDEEN H.T., 1957. Crossbreeding and swine production. *Anim. Breed. Abstr.*, **25**, 339-347.
- FREDEEN H.T., 1963. Developing new breeds. *Proc. Can. Soc. Anim. Prod.*, 1963, 91-96.
- FREDEEN H.T., 1967. Where should we be going in animal breeding research? *Anim. Breed. Abstr.*, **35**, 23-31.
- FREDEEN H.T., JONSSON P., 1967. Genic variance and covariance in Danish Landrace swine as evaluated under a system of individual feeding of progeny test groups. *Z. Tierzücht. ZüchtBiol.*, **70**, 348-363.
- FREDEEN H.T., PLANK R.N., 1963. Litter size and pre- and post-weaning performance in swine. *Can. Anim. Sci.*, **43**, 135-142.
- FREDEEN H.T., STOTHART J.G., 1964. Inferences on breed structure of the Canadian Yorkshire based on analysis of registrations. *Proc. Can. Soc. Anim. Prod.*, 1964, 97-99.
- FREDEEN H.T., STOTHART J.G., 1965. *La race Lacombe*. Ministère de l'Agriculture du Canada, Publ. 1095.
- GAINES J.A., 1957. *Differences in litter size and growth rate among purebred and crossbred swine*. Unpublished Ph. D. Thesis, 97 p., Iowa State College. Library, Ames, Iowa.
- GARWOOD V.A., 1956. A comparison of inbred lines, two-line crosses, three-line crosses, rotational line-crosses and outbreds within the Duroc breed of swine. *Diss. Abstr.*, **16**, 1757 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **26**, 306).
- GEORGIEV I., ANGELOV I., 1967. Caractéristiques de production et de carcasse dans différents croisements entre les races Large White Bulgare, Berkshire et Landrace Suédois (Bulgare). Nauchni Trud. vissh sel'skostop. *Inst. Georgi Dimitrov Zootekh. Fak.*, **17**, 53-61 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **37**, 1630).

- GEORGIEV I., ANGELOV I., BENKOV B., 1967. Les caractères de carcasse de porcs croisés issus de truies Large White Bulgare et de verrats Landrace (Bulgare). *Zhivot. Nauk.*, **4**, 3-7 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **36**, 2783).
- GONZALEZ CHAPEL A., CABRERA J.I., 1949. Crossbreeding for swine production in Puerto Rico. *J. Agric. Univ. P. Rico*, **33** (4), 119-155.
- GREEN W.W., 1955. Development of the Maryland n° 1 breed of swine. *Bull. Md. agric. Exp. Sta.*, (A-79).
- GREGORY K.E., DICKERSON G.E., 1952. Influence of heterosis and plane of nutrition on rate and economy of gains, digestion and composition of carcass of pigs. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (493).
- GRUHN R., 1956. Der Heterosis effekt in der Tierzucht. *Tierzüchter*, **8**, 288-290.
- HAFEZ E.S.E., 1963. Symposium on growth : physio-genetics of prenatal and postnatal growth. *J. Anim. Sci.*, **22**, 779-791.
- HALDANE J.B.S., 1937. The effect of variation on fitness. *Am. Nat.*, **71**, 337-349.
- HALDANE J.B.S., 1954. *The biochemistry of genetics*, 114 p., George Allen and Unwin Ltd., Londres.
- HAMMOND J., 1922. On the relative growth and development of various breeds and crosses of pigs. *J. agric. Sci.*, **12**, 387-423.
- HAMMOND J., MURRAY G.N., 1937. The body proportions of different breeds of bacon pigs. *J. agric. Sci.*, **27**, 394-431.
- HANCOCK J.L., 1962. Fertilization in farm animals. *Anim. Breed. Abstr.*, **30**, 285-310.
- HANSSON A., BELIC M., 1967. Effect of inbreeding on some characters in swine (suédois). *LantbrHögsk. Meddn*, Ser. A, **7**, 14p.
- HANSSON A., LINDKVIST G., 1962. Selection for general and specific combining ability with regard to body weight in mice. *LantbrHögsk. Annlr*, **28**, 215-233.
- HARING F., 1949. Mast-und Schlachteigenschaften und ihre Beziehungen zum Typ verschiedener Schweinerassen und deren Kreuzungen. *Kühh-Arch.*, **62**, 76-215.
- HARVEY W.R., 1960. Least squares analysis of data with unequal subclass numbers. *U.S.D.A., ARS* 20-8.
- HAUSER E.R., DICKERSON G.E., MAYER D.T., 1952. Reproductive development and performance of inbred and crossbred boars. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (503).
- HAZEL L.N., 1963. Discusant's paper to topic 3 (Influence of breeding on production efficiency (D) pigs). Efficiency of animal production. *World Conf. Anim. Prod.* (Rome, 1963), **2**, 189-198.
- HAZEL L.N., ANDERSON A.L., 1949. Comparisons of inbred, crossline and outbred boars in Iowa farms; in *Report on Agricultural Research*, 1949, **144**, Iowa St. Coll., Ames, Iowa.
- HAZEL L.N., BAKER M.L., REINMILLER C.F., 1943. Genetic and environmental correlations between the growth rates of pigs at different ages. *J. Anim. Sci.*, **2**, 118-128.
- HEADLEY F.B., 1940. Purebred and crossbred pigs. Comparison of rate of growth and economy of gain. *Bull. Nev. Agric. Exp. Sta.* (153).
- HENDERSON C.R., 1949. Estimation of general, specific and maternal combining abilities in crosses among inbred lines of swine. *J. Anim. Sci.*, **8**, 606 (Abstr.).
- HENDERSON C.R., 1952. Specific and general combining ability; in : *Heterosis*, 352-370, J.W. GOWEN, Ed., Ames Iowa.
- HETZER H.O., 1961. Uses of heterosis in livestock production; in : *SchrReihe Max-Planck-Inst. Tierzucht*, Spec. Vol. 1961, 273-298.
- HETZER H.O., COMSTOCK R.E., ZELLER J.H., HINER R.L., HARVEY W.R., 1961. Combining abilities in crosses among six inbred lines of swine. *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, (1237).
- HETZER H.O., HANKINS O.G., ZELLER J.H., 1951. Performance of crosses between six inbred lines of swine. *Circ. U.S. Dep. Agric.*, (893).
- HETZER H.O., HARVEY W.R., 1967. Selection for high and low fatness in swine. *J. Anim. Sci.*, **26**, 1244-1251.
- HETZER H.O., LAMBERT W.V., ZELLER J.H., 1940. Influence of inbreeding and other factors on litter size in Chester White swine. *Circ.*, U.S. Dep. Agric., (570).
- HETZER H.O., MILLER R.H., 1968. Influence of selection for high and low fatness on reproductive performance in swine. *J. Anim. Sci.*, **27**, 1756 (Abstr.).
- HICKS B.J., 1968. Genetic load and mortality in partially inbred populations of swine. *Diss. Abstr.*, B, **28**, 3943-B à 3944-B (in *Anim. Breed. Abstr.*, **36**, 3846).
- HIMUROVIC A.I., 1965. Augmentation de la productivité et de la production de viande des porcs par le croisement commercial en Russie (Russe). *Zhivotnoovodstvo*, **27**, 32-36 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **34**, 1362).
- HORN A., 1957. Croisement commercial entre des races porcines à viande et à lard avec une référence spéciale pour certaines caractéristiques biologiques (Hongrois). *Acta. agron. hung.*, **7**, 243-255 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **27**, 343).
- HULL F.H., 1945. Recurrent selection for specific combining ability in corn. *J. Anim. Soc. Agron.*, **37**, 134-145.
- HULL F.H., 1952. Recurrent selection and overdominance; in : *Heterosis*, 451-473, J.W. GOWEN, Ed., Ames, Iowa.

- HUTTON R.E., RUSSELL E.Z., 1939. Production of hogs suitable for Wiltshire sides. *Circ. U.S. Dep. Agric.* (532).
- JAVORSKII V.S., 1968. Augmentation de la production de viande chez le Porc (Russe). *Svinovodstvo*, **22**, 37-38 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **37**, 1636).
- JENSEN P., CRAIG H.B., ROBISON O.W., 1967. Phenotypic and genetic associations among carcass traits of swine. *J. Anim. Sci.*, **28**, 1252-1260.
- JESPERSEN J., CLAUSEN H., 1950. *Svineavl og Svinehold*, 275 p., Auflage Kandrup und Wunsch., Copenhagen.
- JINKS J.L., 1955. A survey of the genetical basis of heterosis in a variety of diallel crosses. *Heredity*, **9**, 223-238.
- JONES D.F., 1917. Dominance of linked factors as a means of accounting for heterosis. *Genetics*, **2**, 466-479.
- JONES D.F., 1952. Plasmagenes and chromogenes in heterosis; in : *Heterosis*, 224-235, J.W. GOWEN, Ed., Ames, Iowa.
- JONSSON P., 1962. Expériences avec les porcs de Piétrain (Danois); in : *Forsog med swin*, 273-283, *Forsogslab-Arb.*, Copenhagen.
- JOUBERT D.M., 1962. The maternal effects on size at birth and weaning in Landrace-Native pig crosses. *Anim. Prod.*, **4**, 117-121.
- KEEBLE F., PELLEW C., 1910. The mode of inheritance of stature and of time of flowering in peas (*Pisum Sativum*). *J. Genet.*, **1**, 47-56.
- KING J.W.B., 1963. Discussant's paper to topic 3. (Influence of breeding on production efficiency (D) pigs). Efficiency of animal production. *World Conf. Anim. Prod.* (Rome, 1963), **2**, 199-208.
- KING J.W.B., 1967. Pig breeding research; in: *9th International Congress of Animal Production*, 1966, Edinburgh; report of proceedings and invited papers, 235-242, Oliver and Boyd, Edinburgh et Londres.
- KING J.W.B., ROBERTS R.C., 1959. The effect of inbreeding on carcass traits in the bacon pig. *Anim. Prod.*, **1**, 123-127.
- KING J.W.B., SMITH C., 1968. Development of a pig sire line by selection, with immigration. *Anim. Prod.*, **10**, 245 (Abstr.).
- KING J.W.B., YOUNG G.B., 1957. Maternal influences on litter size in pigs. *J. agric. Sci.*, **48**, 457-463.
- KIRSCH W., FENDER M., RABOLD K., FEWSON D., SCHOEN P., 1963. Vergleichende Zucht-, Mast- und Ausschlichtungsversuche mit veredelten Landschweinen, Piétrain-Schweinen und F1-Kreuzungstieren. *Zuchtingkunde*, **35**, 254-264.
- KNOERTZER E., 1961. Le croisement porcin Piétrain × Large White. *Bull. tech. Ingrs. servs. agric.*, (165).
- KOH F.K., 1958. Crossbreeding swine for pork production in Taiwan. *Taiwan Sugar*, **5**, 15-20 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **27**, 1422).
- KOJIMA K., KELLEHER T.M., 1963. A comparison of purebred and crossbred selection schemes with two populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, **48**, 57-72.
- KOPYTOVA E.P., 1968. Croisement commercial entre les races Welsh et Mirgorod (Russe). *Svinovodstvo*, **22**, 31-32 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **36**, 3808).
- KOVALENKO V.P., 1966. Recherches génétiques sur les groupes sanguins du Porc (Russe). *Tsitol. Genet. respub. mezkved. Sb.*, 1966, 136-145 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **35**, 3838).
- KREBIEL E.V., HETZER H.O., FLOWER A.E., HARVEY W.R., SWIGER L.A., 1967. Selection for specific combining ability in swine : litter size and weight. *J. Anim. Sci.*, **26**, 1465 (Abstr.).
- KRIDER J.L., FAIRBANKS B.W., CARROLL W.E., ROBERTS E., 1946. Effectiveness of selecting for rapid and for slow growth rate in Hampshire swine. *J. Anim. Sci.*, **5**, 3-15.
- KRITSJANSSON F.K., 1964. Transferrin types and reproductive performance in the pig. *J. Reprod. Fert.*, **8**, 311-318.
- KRONACHER C., HUNSDÖRFER R., 1936. Züchtungsbiologische Beobachtungen und die Ergebnisse fünfjähriger Leistungsprüfungen an der Schweinherde des Versuchs- und Forschungsgutes Koppehof. *Z. Tierzucht. Zuchtbiol.*, **34**, 277-325 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **4**, 324).
- KUDRJAWZEW P.N., KOSINER A.B., LEBEDJEW, J.W. 1964. Die Gebrauchs- und Wechselkreuzung zwischen der grossen weissen Rasse, den fettwüchsigen Rassen und der schwedischen Landrasse. *Arch. Tierz.*, **7**, 87-113, 119-133 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **33**, 501).
- LALEVIC D., 1953. La production laitière des truies de la race Moravka (Vougosl.). *Arch. Poljopr. Nauke*, **6**, 123-136 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **22**, 341).
- LAMBERT W.V., 1940. Terminology to describe the progeny from various systems of breeding. *Proc. Am. soc. Anim. Prod.*, 33rd Annual Meeting, 378.
- LASLEY J.F., 1963. *Genetics of livestock improvement*, 198-208, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.
- LASLEY J.F., TRIBBLE L.F., 1959. Heterosis and selection for heterosis in swine. *Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (733), 10-12.
- LASLEY J.F., WEAVER L.A., TRIBBLE L.F., 1955. Methods of selection and building for swine improvement. *Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (664), 25-28.

- LAUPRECHT E., 1957. Über das Verhalten der Nachkommen aus Paarungen verschiedener Rassen des Schweines. Ein Beitrag zur Heterosisfrage. *Z. Tierzücht. ZuchtBiol.*, **70**, 57-76.
- LEGAULT C., 1966. Sevrage et sélection : signification des performances des porcelets et orientation en fonction des techniques modernes d'élevage. *Bull. tech. Inf. Ingrs. Servs. agric.*, (209).
- LERNER I.M., 1954. *Genetic homeostasis*, 134 p., Oliver and Boyd, Edinburgh.
- LINTS F.A., 1963. Théories de l'hétérosis et relations karyocytoplasmiques. *Acta biotheor.*, Ser. A., **16**, 1-26 (in *Plant Breed Abstr.*, **34**, 5077).
- LOCNISKAR F., 1960. Untersuchungen über die Erblichkeitsanteile und genetischen Korrelationen eing Mast und Schlachtmerkmale beim Schwein. *SchrReihe Max-Planck-Inst. Tierzucht.*, (9).
- LODGE G.A., Mc DONALD I., 1959. The relative influence of birth weight, milk consumption and supplementary food consumption upon the growth rate of suckling piglets. *Anim. Prod.*, **1**, 139-144.
- LODGE G.A., Mc DONALD I., Mc PHERSON R.M., 1961. Further observations on the relative influence of birth weight and creep-feed consumption on the 3 and 8 week weights of sucking pigs. *Anim. Prod.*, **3**, 264-267.
- LOUCA A., ROBISON O.W., 1967. Components of variance and covariance in purebred and crossbred swine. *J. Anim. Sci.*, **26**, 267-273.
- LUSH J.L., 1946. Chance as a cause of changes in gene frequency within pure breeds of livestock. *Am. Nat.*, **80**, 318-342.
- LUSH J.L., ANDERSON A.L., 1939. A genetic history of Poland China swine. I. Early breed history : the « Hot Blood » is the « Big Type ». *J. Hered.*, **30**, 149-156.
- LUSH J.L., CULBERTSON C.C., CRAFT W.A., SHEARER P.S., HAZEL L.N., 1948. History of swine breeding research at the Iowa Station; in : *Report on Agricultural Research*, 1948, 17-32, Iowa St. Coll., Ames, Iowa.
- LUSH J.L., HETZER H.O., CULBERTSON C.C., 1934. Factors affecting birth weight of swine. *Genetics*, **19**, 329-343.
- LUSH J.L., SHEARER P.S., CULBERTSON C.C., 1939. Crossbreeding hogs for pork production. *Bull. Iowa agric. Exp. Sta.*, (380).
- Mc BRIDE G., JAMES J.W., WYETH G.S., 1965. Social behavior of domestic animals. VII. Variation in weaning weight in pigs. *Anim. Prod.*, **7**, 67-74.
- Mc DONALD M.A., HOLNESS D.E., MOXLEY J.E., 1963. Some factors influencing the losses of pigs prior to weaning. *Canad. J. Comp. Med.*, **27**, 237-240.
- Mc MEEKAN C.P., 1936. Critical study of important factors in successful pig keeping. *N.Z. J. Agric.* **52**, 278-289 (in *Anim. Breed. abstr.*, **4**, 321).
- MAGEE W.T., HAZEL L.N., 1959. General and specific combining ability for 154-day weight among three-line crosses in swine. *J. Anim. Sci.*, **18**, 790-795.
- MASON I.L., 1966. Hybrid vigor in beef cattle. *Anim. Breed. Abstr.*, **34**, 453-473.
- MATHER K., 1942. The balance of polygenic combinations. *J. Genet.*, **43**, 309-336.
- MATHER K., 1953. Genetical control of stability in development. *Heredity*, **7**, 297-336.
- MATHER K., 1955. The genetical basis of heterosis. *Proc. R. Soc.*, B, **144**, 143-150.
- MENZIES-KITCHIN A.W., 1937. Fertility, mortality and growth rate in pigs. *J. agric. Sci.*, **27**, 611-625.
- MILLER C.O., QUESENBERY J.R., ZELLER J.H., FOWLER A.E., WILSON F.S., 1957. The Montana n° 1 hog. *Bull. Mont. agric. Exp. Sta.*, (528).
- MILOVIC M., SIMOVIC B., 1963. Qualités d'engraissement des porcs Moravka et Large Black et expression de l'hétérosis en croisement (Yougos L). *Zborn. Rad. pol'opriv. Fak. Univ. Beogr.*, **11** (356).
- MOAV R., 1966. 9 Specialised sire and dam lines. I. Economic value of crossbreds. *Anim. Prod.*, **8**, 193-202.
- MOAV R., 1966. 6 Specialised sire and dam lines. II. The choice of the most profitable parental combination when component traits are genetically additive. *Anim. Prod.*, **8**, 203-211.
- MOAV R., HILL W.G., 1966. Specialised sire and dam lines. IV. Selection within lines. *Anim. Prod.*, **8**, 375-390.
- MORE O'FERRALL G.J., HETZER H.O., GAINES J.A., 1968. Heterosis in preweaning traits of swine. *J. Anim. Sci.*, **27**, 17-21.
- MORTON J.R., GILMOUR D.G., Mc DERMID E.M., OGDEN A.L., 1965. Association of blood groups and protein polymorphism with embryonic mortality in the chicken. *Genetics*, **51**, 97-107.
- MUSSON A.L., 1946. The influence of the boar on litter size. *J. Anim. Sci.*, **5**, 418 (Abstr.).
- NEWMAN J.A., 1960. *Reciprocal recurrent selection for body weight in the mouse*. Ph. D. Thesis, Univ., Edinburgh (cité par ROBERTS, 1965).
- OLLIVIER L., 1969. Paramètres génétiques du Porc LargeWhite français. *Journées de la Recherche Porcine en France*, 20-21 février 1969, 7-12.
- OLLIVIER L., LEGAULT C., 1967. L'influence directe du verrat sur la taille et le poids des portées obtenues par insémination artificielle. *Annls Zootech.*, **16**, 247-254.
- OMTVEDT I.T., 1969. Selection for specific combining ability in swine. *Okla. agric. Exp. Sta. MP-82*, 101-102.

- PANI S.N., 1968. Maternal influence in animals ; a review. *Wild. Rev. Anim. Prod.*, **19-20**, 88-99.
- PANI S.N., DAY B.N., TRIBBLE L.F., LASLEY J.F., 1963. Maternal influence in swine as reflected by differences in reciprocal crosses. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (830).
- PARSONS P.A., BODMER W.F., 1961. The evolution of overdominance : natural selection and heterozygote advantage. *Nature*, **19**, 7-12.
- PETRAKOVA R.N., 1965. Résultats de croisements réciproques entre des porcs de différents types (Russe) *Sb. Nauch. Trud. pushkin. nauchno-issled. Lab. Razv.sel.'-Khoz. Zhivot.*, **11**, 143-149. (in *Anim. Breed. Abstr.*, **35**, 534).
- PHILLIPS R.W., 1949. Breeding livestock adapted to unfavorable environments, 114-132, *FAO Agricultural Studies*, (1), Washington, U.S.A.
- PHILLIPS R.W., HSU T.Y., 1944. Chinese swine and their performance compared with modern and crosses between Chinese and modern breeds. *J. Hered.*, **35**, 365-379.
- PHILLIPS R.W., ZELLER J.H., 1943. Sexual development in small and large types of swine. *Anat. Rec.*, **85**, 387-400.
- PIETERSE P.J.S., OOSTHUIZEN S.A., 1960. Results of triangular crossing of pigs. *Fmg. S. Afr.*, **35** (12), 29 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **28**, 1449).
- RASMUSEN B.A., 1964. Gene interaction and the A.O. blood-group system in pigs - *Genetics*, **50**, 191-198.
- RASMUSEN B.A., 1965. Linkage between the loci for C and J blood groups in pigs. *Vox Sang.*, **10**, 239-241.
- RATHNASABAPATHY V., LASLEY J.F., MAYER D.T., 1956. Genetic and environmental factors affecting litter size in swine. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (615).
- REDDY V.B., LASLEY J.F., MAYER D.T., 1958. Genetic aspects of reproduction in swine. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (666).
- REDDY V.B., LASLEY J.F., TRIBBLE L.F., 1959. Heritabilities and heterosis of some economic traits in swine. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (689).
- REMPEL W.E., EL ISSAWI H.F., 1959. Heritability of growth in a line of swine developed from a crossbred foundation. *J. Anim. Sci.*, **18**, 1468 (Abstr.).
- REMPEL W.E., ENFIELD F., COMSTOCK R.E., 1960. A comparison of performance of crossbred pigs sired by inbred and hybrid boars. *J. Anim. Sci.*, **19**, 1225 (Abstr.).
- REMPEL W.E., WINTERS L.M., 1952. A study of selection for factors of performance in inbred lines of Poland China swine. *J. Anim. Sci.*, **11**, 742-743 (Abstr.).
- RENDEL J., 1967. Studies of blood groups and protein variants as a means of revealing similarities and differences between animal populations. *Anim. Breed. Abstr.*, **35**, 371-383.
- REUTZEL L.F., SUMPTION L.J., 1968. Genetic and phenotypic relationships involving age at puberty and growth rate of gilts. *J. Anim. Sci.*, **27**, 27-30.
- RIO P.R., 1958. Genetic interpretation of heterosis and maternal effects in reproduction and growth of swine. *Diss. Abstr.*, **18**, 371 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **27**, 918).
- RITCHIE G.R., 1952. Recent trends in animal breeding research in the U.S.S.R. *Anim. Breed. Abstr.*, **20**, 109-119.
- ROACHE K.L., MOXLEY J.E., 1964. Sire by mating system interactions in swine. *Proc. Can. Soc. Anim. Prod.*, 1964, 99-100.
- ROBERTS E., CARROLL W.F., 1939. A study of hybrid vigor in a cross between Poland China and Duroc Jersey swine. *J. Agric. Res.*, **59**, 847-854.
- ROBERTS R.C., 1965. Some contributions of the laboratory mouse to animal breeding research. *Anim. Breed. Abstr.*, **33**, 339-353, 515-525.
- ROBERTSON F.W., 1955. Selection response and the properties of genetic variation. *Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, **20**, 166-177.
- ROBERTSON F.W., REEVE E.C.R., 1952. Heterozygosity, environmental variation and heterosis. *Nature*, **170**, 296.
- ROBERTSON G.L., CASIDA L.E., GRUMMER R.H., CHAPMAN A.B., 1951. Some feeding and management factors affecting age at puberty and related phenomena in Chester White and Poland China gilts. *J. Anim. Sci.*, **10**, 841-866.
- ROBINSON H.F., COMSTOCK R.E., KHALIL A., HARVEY P.H., 1956. Dominance versus over-dominance in heterosis : evidence from crosses between open pollinated varieties of maize. *Am. Nat.*, **90**, 127-131.
- ROBISON O.W., LOUCA A., LEGATES J.E., 1964. Purebred and crossbred performance of paternal half sibs of swine. *J. Anim. Sci.*, **28**, 853 (Abstr.).
- ROBISON W.L., 1944. Crossing inbred lines of swine within a breed. *J. Anim. Sci.*, **3**, 454-455 (Abstr.).
- ROBISON W.L., 1948. Crossbreeding for the production of market hogs. *Bull. Ohio agric. Exp. Sta.*, (675).
- ROUBICEK C.B., WINTERS L.M., KISER O.M. 1951. A genealogy study of the Minnesota n° 2 hog. *Tech. Bull. Minn. agric. Exp. Sta.*, (193).
- RUDAKOV A.I., 1964. Evaluation des porcs de 4 races et des porcs croisés par des essais d'engraissement (Russe). *Zhivotnovodstvo*, **26**, 57-61 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **22**, 3155).

- SALMON-LÉGAGNEUR E., 1958. Observations sur la production laitière des truies. *Annls Zootech.*, **7**, 143-162.
- SANG J.H., 1956. Hybrid vigour and animal production. *Anim. Breed. Abstr.*, **24**, 1-6.
- SAVIC I.A., AKOJAN N.S., 1962. Caractères du métabolisme chez les porcs purs et croisés (Russe). *Izv. Timirjazev. Sel.-Khoz. Akad.*, 1962 (2), 87-93 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **31**, 469).
- SCHMIDT J., LAUPRECHT E., WINZENBURGER W., 1934. Beiträge zur Vererbung der Mastleistungen des Schweines. II. Nährstoffautnutzung und Mastdauer in der ersten Kreuzungsgeneration. *Züchtungskunde*, **9**, 201-206.
- SCHMIDT J., WINZENBURGER W., 1935. Über die Gebrauchskreuzung des Berkshireschweines mit veredelten Landschweinen. *Z. Schweinez.*, **42**, 803-807 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **5**, 41).
- SCHMIDT L., 1962. Erfahrungen mit Holländerschweinen. *Tierzüchter*, **14**, 774-776.
- SCHMIDT L., 1964. Kreuzungsversuche mit Pietrain und veredelten Landschweinen. *Bayer. landw. Jb.*, **41**, 905-919.
- SCHNELL F.W., 1961. Heterosis and inbreeding effects; in: *SchrReihe Max-Planck.- Inst. Tierzucht., Spec. Vol. 1961*, 252-272.
- SCHULER J.F., 1954. Natural mutations in inbred lines of maize and their heterotic effect. I. Comparison of parent, mutant and their F₁ hybrid in a highly inbred background. *Genetics*, **39**, 908-922.
- SCHULER J.F., SPRAGUE G.F., 1956. Natural mutations in inbred lines of maize and their heterotic effect. II. Comparison of mother line vs mutant when outcrossed to unrelated inbred. *Genetics*, **41**, 281-291.
- SEALE M.E., 1959. What is possible through crossbreeding in swine? *Proc. Can. Soc. Anim. Prod.*, 1959, N15-N22.
- SHAW A.M., Mc EWAN J.W., 1936. A study of certain breeding practices in pig production. *Sci. Agr.*, **16**, 322-330.
- SHEARER P.S., EVVARD J.M., CULBERTSON C.C., 1926. Crossbreds versus purebreds in producing market hogs. *Iowa agric. Exp. Sta.*, Leaflet 20.
- SHEPPERD J.H., SEVERSON A., 1933. Wiltshire sides: factors which influence production and quality. *Bull. N. Dak. agric. Exp. Sta.*, (263).
- SHORT R.E., ZIMMERMAN D.R., SUMPTION L.J., 1963. Heterotic influence on reproductive performance in swine. *J. Anim. Sci.*, **22**, 868 (Abstr.).
- SHULL G.H., 1948. What is « heterosis »? *Genetics*, **33**, 439-446.
- SHULL G.H., 1952. Beginnings of the heterosis concept; in: *Heterosis*, 14-18, J.W. GOWEN, Ed., Ames, Iowa.
- SHULTZ F.T., BRILES W.E., 1953. The adaptive value of blood group genes in chickens. *Genetics*, **38**, 34-50.
- SIDOR V., KUZINA Z., 1964. Productivité des porcs des races Large White et Tacheté et des porcs croisés (tchèque). *Sborn uysokoj Sk. Pol'nohospod. Nitre, Agron. Fak. [Prevadzk.- ekon. Fak.]*, **8**, 7-17 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **33**, 2593).
- SIERK C.F., WINTERS L.M., 1951. A study of heterosis in swine. *J. Anim. Sci.*, **10**, 104-111.
- SILER R., NEDELOVA S., 1966. Preliminary results on maternal influence in the pig; in: *9th International Congress of Animal Production*, 1966, Edinburgh; *Scient. Progr. Abstr.*, 52-53, Oliver and Boyd, Edinburgh et Londres.
- SKARMAN S., 1961. Heterosis in crossbreeding experiments with pigs. *Z. Tierzücht. ZüchtBiol.*, **75**, 215-220.
- SKARMAN S., 1965. Crossbreeding experiment with swine. *LantbrHögsk. Annlr*, **31**, 3-92.
- SKJERVOLD H., 1963 a. To what extent do boar affect the litter size. *Meld. Norg. LandbrHogsk.*, **42**, 11 p.
- SKJERVOLD H., 1963 b. Inheritance of teat number in swine and the relationship to performance. *Acta Agric. scand.*, **13**, 323-333.
- SKJERVOLD H., ODEGARD A.K., 1960. Estimation of sow yield. *Meld. Norg. LandbrHogsk*, **39**, 16 p.
- SMITH A.D.B., DONALD H.P., 1939. Analysis of post-weaning growth in pigs. *J. agric. Sci.*, **29**, 274-294.
- SMITH C., 1964. The use of specialised sire and dam lines in selection for meat production. *Animal Prod.*, **6**, 337-344.
- SMITH C., JENSEN E.L., BAKER L.N., COX D.F., 1968. Quantitative studies on blood group and serum protein systems in pigs. I. Segregation ratios and gene frequencies. *J. Anim. Sci.*, **27**, 848-855.
- SMITH C., KING J.W.B., 1964. Crossbreeding and litter production in British pigs. *Anim. Prod.*, **6**, 265-272.
- SMITH C., KING J.W.B., GILBERT N., 1962. Genetics parameters of British Large White bacon pigs. *Anim. Prod.*, **4**, 128-143.
- SMITH C., ROSS G.J.S., 1965. Genetic parameters of British Landrace bacon pigs. *Anim. Prod.*, **7**, 231-301.
- SMITH H.J., Mc LAREN J.B., 1967. Performance of breeds and breed crosses of swine. *Bull. Tenn. agric. Exp. Sta.*, (434).

- SMITH W.C., BARKES J.N., TONKS H.M., 1968. Crossbreeding studies with Hampshire boars. *Anim. Prod.*, **10**, 244-245 (Abstr.).
- SPRAGUE G.F., 1955. Problems in the estimation and utilization of genetic variability. *Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol.*, **20**, 87-92.
- SPRAGUE G.F., TATUM L.A., 1942. General vs. specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.*, **34**, 923-932.
- SQUIERS C.D., DICKERSON G.E., MAYER D.T., 1952. Influence of inbreeding, age and growth rate of sows on sexual maturity, rate of ovulation, fertilization and embryonic survival. *Res. Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (494).
- STANDAL N., 1968. Studies on breeding and selection schemes in pigs. I. Selection on performance of purebred versus crossbred progeny. *Acta Agric. scand.*, **18**, 222-232.
- STANISLAW C.M., OMTVEDT I.T., WILLHAM R.L., WHATLEY J.A. (Jr), 1967. A study of some genetic parameters in purebred and crossbred population of swine. *J. Anim. Sci.*, **26**, 16-20.
- STARKEY L.V., GODBEY E.G., 1946. Purebred versus crossbred pigs. *A. Rep. S. Car. agric. Exp. Sta.*, 57-79.
- STOCKHAUSEN C.W.F., BOYLAN W.J., 1966. Heritability and genetic correlation estimates in a new breed of swine. *Can. Anim. Sci.*, **46**, 211-216.
- SUMPTION L.J., 1961. Multiple sire mating in swine; evidence of natural selection for mating efficiency. *J. agric. Sci.*, **56**, 31-37.
- SUMPTION L.J., 1963. Methods of maintaining gene pools. *Proc. Can. Soc. Anim. Prod.*, 1963, 96-105.
- SUMPTION L.J., DEBOWER R.C., KASSON C.W., ADAMS C.H., 1959 a. Some factors influencing physical components of swine carcasses. *J. Anim. Sci.*, **18**, 1469 (Abstr.).
- SUMPTION L.J., REMPEL W.E., WINTERS L.M., 1959 b. Multiple sire mating in swine. I. General considerations. *J. Hered.*, **50**, 293-298.
- SUMPTION L.J., REMPEL W.E., WINTERS L.M., 1961. The evolution of a new breed of swine: the Minnesota n° 3. *J. Hered.*, **52**, 265-274.
- THIBAUT C., DAUZIER L., 1960. « Fertilisines » et fécondation in vitro de l'œuf de lapine. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, **250**, 1358-1359.
- TIKHONOV V.N., 1968. The effects of immunogenetic factors on fertility in animal crossbreeding. *VII^e Congr. Reprod. Insém. Artif.* (Paris, 1968), 567-570.
- TIKHONOV V.N., KOVALENKO V.P., 1965. Études sur les groupes sanguins chez le Porc (Russe). *Svino-vodstvo*, **19**, 32-34 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **34**, 2271).
- TOTEV S.D., 1957. Fertilité des truies et développement des porcelets jusqu'à 28 jours (Bulg.). *Izv. Inst. Zhivot.*, **8**, 245-284 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **26**, 302).
- TUCKER H.F., DICKERSON G.E., LASLEY J.F., 1952. Crossbreeding effects on growth, digestion, feed utilization and carcass composition in swine under full and equalized feeding, with and without antibiotic. *J. Anim. Sci.*, **11**, 745 (Abstr.).
- TURMAN E.J., NOFFSINGER T.L., WILEY J.R., 1955. Study swine breeding methods. *A. Rep. Purdue agric. Exp. Sta.*, **68**, 27.
- URBAN W.E. (Jr.), SHELBY C.E., CHAPMAN A.B., WHATLEY J.A., (Jr), GARWOOD V.A., 1966. Genetic and environmental aspects of litter size in swine. *J. Anim. Sci.*, **25**, 1148-1153.
- VALDEYRON G., 1961. *Génétique et amélioration des plantes*, 113-131, J.B. Baillièrre et fils, Paris.
- VANGELOV K., ZELEV A., 1968. Étude de l'effet du croisement commercial entre des truies Large White et des verrats Landrace (Bulg.). *Zhivot. Nauk.*, **5**, 57-70 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **37**, 644).
- VASILEV C., 1965. Croisement commercial entre des truies Large White Bulgare et des verrats Landrace (Bulg.). *Zhivot. Nauk.*, **2**, 643-649 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **34**, 1377).
- VERNON E.H., 1948. Sex ratios among inbred, non-inbred and linecross pigs. *J. Anim. Sci.*, **7**, 516-517 (Abstr.).
- VINSON W.E., EISEN E.J., ROBISON O.W., 1969. Predicted response to selection for crossbred performance in mice. *J. Anim. Sci.*, **28**, 725-733.
- VOGT D.W., COMSTOCK R.E., REMPEL W.E., 1963. Genetic correlations between some economically important traits in swine. *J. Anim. Sci.*, **22**, 214-217.
- WALDORF D.P., FOOTE W.C., SELF H.L., CHAPMAN A.B., CASIDA L.E., 1957. Factors affecting fetal pig weight late in gestation. *J. Anim. Sci.*, **16**, 976-985.
- WALLACE B., 1963. Genetic diversity, genetic uniformity and heterosis. *Can. J. Genet. Cytol.*, **5**, 239-235.
- WARD H.K., REMPEL W.E., ENFIELD F.D., 1964. Genetic relationship of weaning weight with post-weaning growth in swine. *J. Anim. Sci.*, **23**, 651-655.
- WARNICK A.C., WIGGINS E.L., CASIDA L.E., GRUMMER R.H., CHAPMAN A.B., 1951. Variation in puberty phenomena in inbred gilts. *J. Anim. Sci.*, **10**, 479-493.
- WARWICK E.J., WILEY J.R., 1950. Progress in inbred lines of swine and their use in crosses. *Bull. Purdue agric. Exp. Sta.*, (552).
- WEARDEN S., 1964. Alternative analyses of the diallel cross. *Heredity*, **19**, 669-680.

- WEAVER L.A., 1940. Crossbreeding of swine. *Bull. Mo. agric. Exp. Sta.*, (413), 15-16.
- WHALEY W.G., 1944. Heterosis. *Bot. Rev.*, **10**, 461-498.
- WHATLEY J.A. (Jr), HILLIER J.C., WHITEMAN J.V., CHAMBERS D., 1951. The performance of inbred lines of hogs in crosses. *Okla. agric. Exp. Sta. MP - 22*, 16-20.
- WHITEMAN J.V., HILLIER J.C., WHATLEY J.A., (Jr). 1951. Carcass studies on hogs of different breeding. *J. Anim. Sci.*, **10**, 638-646.
- WIGGINS E.L., WARNICK A.C., GRUMMER R.H., CASIDA L.E., CHAPMAN A.B., 1951. Variation in puberty phenomena in inbred boars. *J. Anim. Sci.*, **10**, 494-504.
- WILLHAM O.S., CRAFT W.A., 1939. An experimental study of inbreeding and outbreeding swine. *Tech Bull. Okla. agric. Exp. Sta.*, (7).
- WILLHAM R.L., WHATLEY J.A. (Jr), 1963. Genetic variation in nipple number in swine. *Z. Tierzücht. ZüchtBiol.*, **78**, 350-363.
- WILLIAMS W., 1959. Heterosis and the genetics of complex characters. *Nature*, **184**, 527-530.
- WILSON S.P., WHATLEY J.A. (Jr), WHITEMAN J.V., MORRISON R.D., 1962. Influence of sire and line of breeding on sow productivity. *J. Anim. Sci.*, **21**, 119-122.
- WINTERS L.M., 1952. Rotational crossbreeding and heterosis, 371-377; in : *Heterosis*, J.W. GOWEN, Ed., Ames, Iowa.
- WINTERS L.M., 1954. *Animal breeding*, 420 p., 5^e édition, John Wiley and Sons, New York.
- WINTERS L.M., COMSTOCK R.E., DAILEY D.L., 1943 a. The development of an inbred line of swine (Minnesota n° 1) from a crossbred foundation. *J. Anim. Sci.*, **3**, 129-137.
- WINTERS L.M., COMSTOCK R.E., HODGSON R.E., KISER O.M., JORDAN P.S., DAILEY D.L., 1943 b. Experiments with inbreeding swine and sheep. *Bull. Minn. agric. Exp. Sta.*, (364).
- WINTERS L.M., CUMMINGS J.N., STEWART H.A., 1947. A study of factors affecting survival from birth to weaning and total weaning weight of the litter in swine. *J. Anim. Sci.*, **6**, 288-296.
- WINTERS L.M., JORDAN P.S., HODGSON R.E., KISER O.M., GREEN W.W., 1944. Preliminary report on crossing of inbred lines of swine. *J. Anim. Sci.*, **3**, 371-379.
- WINTERS L.M., KISER O.M., JORDAN P.S., PETERS W.H., 1935. A six years' study of crossbreeding swine. *Bull. Minn. agric. Exp. Sta.*, (320).
- WONG W.C., BOYLAN W.J., REMPEL W.E., 1969. Genetic covariation between purebred and crossbred swine. *J. Anim. Sci.*, **29**, 113 (Abstr.).
- WRIGHT S., 1922. The effects of inbreeding and crossbreeding on guinea pigs. III. Crosses between highly inbred families. *Tech. Bull. U.S. Dep. Agric.*, (1121).
- ZEBROWSKI Z., KOSSAKOWSKI J., 1959. Effet du croisement entre les races Large White et Pulawska sur la vitesse de croissance et la qualité de carcasse (Polonais). *Roczn. Naukroln.*, B, **74**, 19-63 (in *Anim. Breed. Abstr.*, **28**, 803).
- ZIMMERMAN D.R., SPIES H.G., RIGOR E.M., SELF H.L., CASIDA L.E., 1960. Effect of restricted feeding, crossbreeding and season of birth on age at puberty in swine. *J. Anim. Sci.*, **19**, 687-694.