

ESTIMATION DES COMPOSANTS DE LA VARIANCE PHÉNOTYPIQUE DANS UNE POPULATION CONSANGUINE

II. — APPLICATION

C. CHEVALET

*Laboratoire de Génétique cellulaire
Centre de Recherches de Toulouse, I. N. R. A.,
B.P. 12, 31320 Castanet-Tolosan*

RÉSUMÉ

Dans une lignée de lapins *Néo-zélandais*, de faible effectif génétique, trois caractères de croissance ont été analysés : le poids au sevrage à 28 jours, le poids à 77 jours, et le gain moyen quotidien de poids entre ces deux âges. Un plan hiérarchique d'accouplements a été réalisé de façon à concilier les impératifs de l'analyse statistique avec le nombre restreint de familles dans la population. Les groupes de mères accouplées à un même père appartiennent approximativement à trois classes : les mères y sont pleines sœurs, demi-sœurs, ou peu apparentées entre elles. Les coefficients de parenté entre pères et mères, sont en général faibles. Les conditions d'égalité entre coefficients d'identité ont ainsi pu être respectées, mais le déséquilibre des données recueillies est très important. La précision des estimations a dû être jugée d'après des expériences de simulation. En égard au nombre restreint de familles de pères (11), la précision est bonne, et très supérieure à celle obtenue par une décomposition des sommes de carrés : l'écart moyen en valeur absolue entre l'héritabilité estimée et l'héritabilité vraie du caractère simulé, additif ou non, est environ deux fois plus petit. Les programmes d'estimation sont fondés sur le principe du maximum de vraisemblance, et ont été adaptés aux cas de déséquilibre. Le modèle d'analyse comporte une correction pour l'effet du numéro de portée et pour un effet linéaire de l'effectif vivant dans la portée au sevrage ; il envisage l'existence d'une interaction de dominance, et d'une influence du génotype de la mère sur la performance du lapereau. Pour le poids au sevrage, on obtient une héritabilité de 20 p. 100 compatible avec les résultats usuels, une composante maternelle de la variance de 25 p. 100 ; 40 p. 100 de la variance est attribuée à la dominance, mais cette valeur élevée peut aussi être interprétée par l'introduction d'un effet aléatoire d'environnement commun aux animaux d'une même portée. Pour les deux autres caractères, il n'y a pas de composante significative attribuée à un effet de la mère, l'héritabilité estimée en admettant l'additivité du caractère est de 40 à 45 p. 100, valeur compatible avec les résultats usuels, mais elle est nettement plus petite si l'on admet l'existence d'une interaction de dominance, dont la composante atteindrait 12 p. 100 de la variance. Cependant, d'autres plans d'accouplements, permettant une analyse statistique de types hiérarchique et croisé, seraient nécessaires pour démontrer l'existence d'une telle interaction.

(¹) Ce travail fait partie d'une thèse de Doctorat ès Sciences naturelles, soutenue à l'Université de Paris-Sud (Orsay), le 6 mai 1975.

INTRODUCTION

Cette étude constitue une illustration et une discussion d'une méthodologie d'analyse génétique des caractères quantitatifs dans les populations consanguines. La démarche adoptée, qui s'appuie sur des résultats théoriques de GILLOIS (1964, 1966), a été présentée dans trois articles précédents où sont exposées : une méthode de calcul automatique des coefficients d'identité adaptée aux fichiers généalogiques (CHEVALET, 1971 *a*) ; une extension des résultats de GILLOIS au cas des corrélations entre individus appartenant à une même lignée (CHEVALET, 1971 *b*) ; et une étude des possibilités d'analyse statistique des performances en tenant compte des résultats génétiques précédents (CHEVALET, 1976). Dans cet article, nous présentons une application des travaux précédents à une lignée cunicole, qui permet de cerner les problèmes liés au calcul numérique et à l'évaluation de la précision statistique des estimations dans un contexte zootechnique particulier, et de définir des domaines d'utilisation de nos méthodes en Génétique appliquée.

Le matériel animal considéré dans cette étude est une lignée de lapins, de race *Néo-zélandaise*, entretenue à l'élevage expérimental de Toulouse-Auzeville (I.N.R.A.). Cette lignée est issue d'un nombre restreint d'ancêtres ; le calcul des coefficients de parenté montre qu'il existe peu de familles entre lesquelles les individus sont non-apparentés ou peu apparentés. Une analyse de variance exige donc une structuration du plan d'accouplements et la mise au point des programmes de calcul d'estimation, conformément à la théorie exposée précédemment (CHEVALET, 1976), et tout en conservant la structure hiérarchique des accouplements. Les conditions concernent à la fois la structure des parentés dans le groupe analysé, et un certain équilibre des données. Seule la première condition a pu être respectée, approximativement. Le déséquilibre des données recueillies a nécessité une adaptation des programmes de calcul, et la réalisation de simulations afin d'avoir quelque indication sur la précision des estimations dans ce cas. La comparaison avec une analyse de variance usuelle a pu être faite en même temps.

I. — MATÉRIEL ANIMAL

A. — *Origines et conditions d'élevage*

Les reproducteurs sont issus de la lignée de lapins *Néo-zélandais* du *Laboratoire de Méthodologie génétique* (I.N.R.A.), entretenue dans le cadre d'un programme d'amélioration du Lapin de chair. Depuis son implantation à l'I.N.R.A., cette lignée a été multipliée sans sélection à partir d'une quinzaine d'animaux fondateurs dans chaque sexe. Le rythme de reproduction du troupeau est annuel, l'âge des mères à la première mise bas varie de 200 à 300 jours, les mères et leurs portées sont élevées en cages individuelles jusqu'au sevrage. Après le sevrage à 28 jours les lapereaux sont élevés en cages collectives où sont réunis des animaux contemporains issus de mères et de pères différents. L'alimentation est donnée exclusivement sous forme de granulés. Dans la présente expérience les dates de mise bas s'échelonnent de juin 1972 à mars 1973. Les bâtiments d'élevage sont climatisés en hiver et soumis à une période d'éclaircissement constante tout au long de l'année.

B. — *Caractères analysés*

Les caractères de croissance analysés sont : le poids individuel du Lapereau au sevrage à 28 jours (Pl 28), le poids individuel du Lapereau à 77 jours (Pl 77), et le gain moyen pondéral pendant cette période d'engraissement (GMQ). Outre les effets attribués au génotype de l'individu, de nombreux paramètres contribuent à la variabilité de ces caractères. Dans une analyse portant sur trois races (*Argenté de champagne, Fauve de Bourgogne, Grand Russe*), ROUVIER (1970) obtient une composante mère de la variance 15 fois plus grande que la composante père pour le poids vif à 84 jours, et envisage plusieurs explications. L'existence d'un effet maternel, cytoplasmique ou d'environnement, a été mis en évidence par VENGE (1953) avant l'âge de 56 jours. L'influence de la taille de la portée à la naissance sur le poids individuel, d'après JOHANSSON et VENGE (1953), est maximale à 21 jours, puis elle décroît ensuite pour représenter 23,4 p. 100 de la variance à 56 jours, 19 p. 100 à 84 jours (ROUVIER, 1970), et 11 p. 100 à 117 jours. Le numéro de portée, ou parité, représente une autre source de variation : pour les poids à 21 et à 56 jours, ROUVIER, POUJARDIEU et VRILLON (1973) observent un maximum en troisième et quatrième portées et un minimum en première portée. Des interactions de dominance ou d'épistasie, peuvent également renforcer la composante mère dans une analyse de variance : YAO et EATON (1954) trouvent un effet d'hétérosis significatif pour le poids d'abattage à 180 jours de *Néo-zélandais* blancs, issus du croisement de deux lignées consanguines. BELHARZ (1950) signale un effet du sexe sur le poids individuel à 28 jours : les valeurs observées des composantes père et mère, calculées séparément dans chaque sexe, suggèrent l'existence d'une hérédité liée au sexe. CANTIER *et al.* (1969), dans une étude de l'allométrie de croissance chez le Lapin, mettent en évidence un dimorphisme sexuel à partir de la dixième semaine seulement : jusqu'à dix semaines les moyennes et variances du poids vif sont identiques dans les deux sexes, entre dix et quinze semaines les moyennes demeurent identiques mais la variance est plus faible chez les mâles, les moyennes se différencient après quinze semaines. L'année, et le mois dans l'année, enfin ont des effets significatifs, tout au moins dans les élevages ou la photopériode n'est pas contrôlée (ROUVIER, POUJARDIEU, et VRILLON, 1973). L'âge et le poids de la mère peuvent également être considérés.

L'importance de ces différents effets conduit en général à estimer l'héritabilité à partir de la composante père de la variance. Sur un échantillon restreint de 160 mâles élevés en cages individuelles après un sevrage à 42 jours, ROUVIER (1970) obtient une valeur de 0,13 pour le poids individuel à 84 jours. Avec un élevage en cages collectives après le sevrage les valeurs obtenues sont généralement plus élevées : l'ensemble des analyses réalisées dans l'élevage expérimental d'Auzeville indiquent des héritabilités de 0,30 ; 0,50 et 0,55 environ pour les trois caractères Pl 28 Pl 77 et GMQ, respectivement. Pour des caractères voisins, ROUVIER, POUJARDIEU et VRILLON (1973) donnent les corrélations phénotypiques suivantes calculées à partir des poids moyens des lapereaux d'une portée :

$$r(\text{Pl } 21, \text{Pl } 56) = 0,55$$

$$r(\text{Pl } 56, \text{GMQ}) = 0,93$$

$$r(\text{GMQ}, \text{Pl } 21) = 0,20$$

d'après des résultats collectés dans six élevages *Néo-zélandais* pendant quatre années.

II. — MÉTHODE STATISTIQUE

A. — *Choix du modèle génétique*

Pour rendre compte des effets éventuels d'environnement maternel et de dominance, on a construit le modèle statistique à partir du modèle génétique suivant de décomposition du phénotype P_I d'un individu I :

$$P_I = \mu + Z_I + M_{MI} + E_I,$$

où :

Z_I est la variable aléatoire génotypique de l'individu I,

M_{MI} est l'effet aléatoire de l'environnement maternel, et est considéré comme une fonction du génotype de la mère MI de l'individu I,

E_I est l'effet général de l'environnement sur l'individu I,

μ représente la somme des effets qui sont supposés ne pas dépendre des génotypes individuel et maternel, mais seulement de caractéristiques mesurables (parité, effectif de la portée, âge de la mère, etc.) : ils sont considérés comme effets fixes. Dans ce paramètre est inclu l'effet éventuel de la consanguinité.

Dans le cas général ce modèle conduit à une formule de la covariance entre deux individus qui comprend 16 termes, sans tenir compte de l'épistasie (GILLOIS, 1964, 1966 b). Cependant, les probabilités des situations d'identité entre deux individus où 3 gènes au moins sont identiques sont faibles dans la population étudiée, au plus égales à 0,05 et le plus souvent nulles. On est donc amené à ne pas tenir compte des composantes correspondantes dans les formules de covariance (CHEVALET, 1971 b, 1976). En se restreignant de plus à un effet maternel génotypique additif, les formules de variances et covariances *a priori*, deviennent :

$$\text{VAR}(P_I) = (1 + f_I) \text{VAR}_P(Y) + (1 - f_I) \text{VAR}_P(D) \\ + (1 + f_{MI}) \text{VAR}(M) + (1 + f_{MI} - 2f_I) \text{COV}(YM) + \text{VAR}(E).$$

$$\text{COV}(P_I P_J) = 2\varphi_{IJ} \text{VAR}_P(Y) + (\delta_9 + \delta_{12}) \text{VAR}_P(D) \\ + 2\varphi_{MI, MJ} \text{VAR}(M) + 2(\varphi_{I, MJ} + \varphi_{J, MI}) \text{COV}(YM).$$

Enfin dans le cas particulier de la population étudiée, il apparaît qu'il faut renoncer à estimer séparément le terme d'interaction $\text{COV}(YM)$ entre les effets génétiques additifs directs et d'environnement maternel : le coefficient de cette composante s'écrit aussi, en désignant par PI et PJ les pères des individus I et J :

$$2(\varphi_{I, MJ} + \varphi_{I, MI}) = \varphi_{PI, MJ} + 2\varphi_{MI, MJ} + \varphi_{PJ, MI} = 4\varphi_{IJ} + \varphi_{MI, MJ} - \varphi_{PI, PJ}.$$

Par conséquent, dans les expressions des variances intra-mère et intra-père le coefficient de $\text{COV}(YM)$ est fonction linéaire des coefficients de $\text{VAR}_P(Y)$ et de $\text{VAR}(M)$, le coefficient $\varphi_{PI, PJ}$ disparaissant par différence. Seul le déséquilibre des données et l'analyse de la variabilité entre pères donneraient accès à cette composante. La même relation linéaire entre coefficients se retrouve d'ailleurs dans l'analyse de la variabilité entre pères car, sauf pour un couple de pères le coefficient $\varphi_{PI, PJ}$ est nul. Les tentatives réalisées ont d'ailleurs montré que la prise en compte de cette composante provoquait une grande instabilité numérique du calcul d'estimation. Une structuration spéciale des accouplements devrait être envisagée pour appréhender cette composante.

B. — Mise en place du plan expérimental

Le schéma réalisé est un schéma hiérarchique modifié selon des principes énoncés par ailleurs (CHEVALET, 1976). Après avoir calculé les coefficients de parenté entre tous les individus susceptibles d'être pris comme reproducteurs les familles ont été constituées de façon à respecter les conditions d'égalité des coefficients de parenté ; on distingue principalement trois types de familles de mères : familles de pleines-sœurs, familles de demi-sœurs, familles de mères peu apparentées entre elles. Les pères ont été choisis de façon à éviter la consanguinité chez les produits, mais les liens de parenté entre un père et les mères accouplées à un autre père n'ont pas pu être évités ; les corrélations entre moyennes de pères ne sont ni nulles, ni toutes égales à une même valeur. Les autres coefficients d'identité intervenant dans les formules de covariance ont été alors calculés pour les individus mis en reproduction, et on a introduit dans le modèle statistique les valeurs moyennes de ces coefficients quand les conditions d'égalité n'étaient pas rigoureusement respectées (CHEVALET, 1971 a).

En général on a observé des variations d'environ 10 p. 100 en valeur relative des coefficients exacts par rapport à la valeur moyenne adoptée. L'analyse statistique a été réalisée d'après les expressions suivantes des variances et covariances ; P_{ijk} désignant le phénotype du k -e descendant de la j -e mère accouplée au i -e père :

$$\text{VAR}(P_{ijk}) = \theta_1 + (1 + f_i)\theta_2 + (1 - f_i)\theta_3 + \theta_4 \\ \text{COV}(P_{ijk} P_{ijk'}) = 2\varphi'_i \theta_2 + \delta'_i \theta_3 + 2\psi'_i \theta_4 \\ \text{COV}(P_{ijk} P_{i'jk'}) = 2\varphi''_i \theta_2 + \delta''_i \theta_3 + 2\psi''_i \theta_4 \\ \text{COV}(P_{ijk} P_{i'j'k'}) = 2\varphi_{ii'} \theta_2 + \delta_{ii'} \theta_3 + 2\psi_{ii'} \theta_4$$

Les paramètres θ_1 , θ_2 , θ_3 et θ_4 représentent les composantes génétiques suivantes : $\text{VAR}(E)$, $\text{VAR}_P(Y)$, $\text{VAR}_P(D)$ et la somme $\text{VAR}(M) + \text{COV}(YM)$; f_i est le coefficient de consanguinité moyen des produits du père (i) ; φ'_i , δ'_i et ψ'_i sont les quantités φ_{ij} , $\delta_9 + \delta_{12}$, et $\varphi_{MI, MJ}$ moyennes relatives aux couples (IJ) de pleins-frères issus du père (i) ; φ''_i , δ''_i et ψ''_i sont les mêmes quantités

relatives aux demi-frères de même père (i) ; les quantités analogues $\varphi_{ii'}$, $\delta_{ii'}$ et $\psi_{ii'}$ sont relatives aux couples de deux individus dont l'un est fils du père (i) et l'autre du père (i').

Pour exprimer les composantes de la constante μ du modèle génétique, on a d'abord réalisé une analyse sommaire des performances pour dégager les facteurs de variations essentiels : parité, effectif des lapereaux dans la portée, sexe, etc. Seules les conclusions les plus évidentes ont été retenues dans la suite, pour définir quels effets fixes on devait introduire dans le calcul d'estimation des composantes de la variance. Cette analyse a consisté à écrire, pour un facteur de variation tel que la parité NP, le modèle :

$$P_{NP,k} = \mu_{NP} + e_{NP,k}$$

où μ_{NP} est une constante et les $e_{NP,k}$ une famille d'aléatoires indépendantes et équidistribuées : les effets sont estimés par minimisation de la somme des carrés des écarts ; les niveaux de signification accordés à ces estimations sont purement indicatifs, les hypothèses précédentes d'indépendance n'étant pas respectées.

III. — MÉTHODOLOGIE NUMÉRIQUE ET SIMULATIONS

A. — *Prise en compte des effets fixes et du déséquilibre des données*

Dans un modèle « stable », ou dans la partie stable d'un modèle partiellement stable, il existe des résumés de l'information de deux types : des sommes de carrés centrés, désignées par les symboles X_i , et des formes linéaires z_i qui sont des aléatoires indépendantes (dans l'hypothèse de normalité) mais non centrées. Dans le cas du schéma « partiellement stable » envisagé dans notre précédente étude (CHEVALET, 1976), seuls les résumés X_i apparaissent dans l'analyse de variance, parce que tous les phénotypes ont même espérance. L'introduction d'un effet numéro de portée nécessite le calcul de résumés du type z_i : en demeurant dans l'hypothèse d'équilibre des données à l'intérieur de chaque famille de père, chaque moyenne de mère, $\overline{P_{mi}}$, est formée du même nombre de termes n_m pour le père (m) ; mais on peut avoir en distinguant les produits de première portée des produits suivants :

$$n_m = n_{m1} + n_{m2}$$

avec un rapport variable n_{m1}/n_{m2} du nombre des produits de la première portée au nombre des produits issus des portées suivantes ; dans ce cas l'espérance de la moyenne $\overline{P_{mi}}$ dépend de l'indice (l) de la mère, et la somme de carrés :

$$\sum_l (\overline{P_{mi}} - \overline{P_{m..}})^2$$

n'est plus centrée. Cette somme de carrés doit être remplacée par une nouvelle somme centrée, du type X_i , et une forme linéaire du type z_i qui sert à estimer la différence $\mu_1 - \mu_2$ des niveaux de performances en portée 1 et en portées suivantes. La même analyse concerne tout autre effet fixe introduit.

Pour un modèle hiérarchique partiellement stable, l'expression de la vraisemblance est alors le produit de trois termes : la vraisemblance attachée aux sommes de carrés centrés, la vraisemblance attachée aux formes linéaires z_i indépendantes mais non centrées, et la vraisemblance attachée au modèle non stable des moyennes de pères.

En réalité, l'équilibre supposé des données ne peut pas être respecté, il est nécessaire de modifier les calculs précédents. Les modifications suivantes ont été apportées

aux programmes de calcul. Les sommes de carrés liées à la variabilité intra-mère demeurent utilisables. Les formes linéaires définies plus haut ne sont en général plus statistiquement indépendantes, on a recalculé leurs variances mais ignoré leurs covariances. Les sommes de carrés liées à la variabilité entre mères et intra-père ne correspondent plus à une valeur propre de la matrice des variances et covariances entre les observations, on les a encore considérées comme orthogonales mais on a recalculé leurs espérances exactes. Dans ces conditions les estimations des effets fixes demeurent justes, ainsi que les estimations des composantes de variance par les méthodes quadratiques ; il y a coïncidence dans le cas équilibré.

B. — Méthodes numériques

Les calculs numériques d'estimation ont été envisagés pour deux modèles génétiques, le caractère étant supposé additif ou bien soumis à un effet de dominance et à un environnement maternel génotypique ; et selon deux méthodes, les estimations du maximum de vraisemblance et les estimations quadratiques justes. Dans l'hypothèse d'additivité le modèle statistique est stable, et les deux méthodes d'estimations, fondées sur les mêmes résumés exhaustifs de l'information ont été programmés simultanément. Dans le cas général, les méthodes numériques sont très différentes et ont fait l'objet de deux programmes distincts. Trois programmes d'estimation ont ainsi été rédigés ; ils sont écrits en langage Fortran IV, et les calculs réalisés sur l'ordinateur IBM 360/50 du Centre de traitement de l'information de l'I.N.R.A.

1. Dans l'hypothèse d'additivité, le modèle est stable et l'on détermine les valeurs et vecteurs propres de la matrice des coefficients de parenté. La diagonalisation a été obtenue par la méthode dite des puissances : on détermine la plus grande valeur propre, et le vecteur propre correspondant, dans un espace orthogonal aux vecteurs propres déjà trouvés attachés aux valeurs propres les plus grandes. Cette méthode s'est avérée assez précise pour des matrices de dimension inférieure à 15, en travaillant en double précision. La détermination des estimations est alors très rapide : le maximum de vraisemblance est calculé par approximations successives, les estimations quadratiques par application de la méthode proposée précédemment (CHEVALET, 1976) dans le cas stable. Les résultats obtenus dans les simulations sont toujours identiques, et l'on n'a retenu que le calcul par le maximum de vraisemblance qui est le plus rapide.

2. Dans le cas général, les estimations du maximum de vraisemblance reposent sur le calcul du déterminant et de l'inverse de la matrice des variances et covariances entre moyennes de pères. On a utilisé la méthode classique d'inversion de Gauss. Le maximum de la fonction de vraisemblance est déterminé par la méthode des relaxations successives : cette méthode simple risque de mettre en évidence un maximum local de la fonction de vraisemblance et non le maximum absolu. A moins de pouvoir faire l'inventaire de toutes les solutions analytiques des équations du maximum de vraisemblance, ce risque existe dans toutes les méthodes itératives.

3. Le calcul des estimations quadratiques fait appel aux méthodes générales développées par RAO (1971), en tenant compte des trois sources d'information dont on dispose ici (sommes de carrés centrés considérés comme orthogonales, formes linéaires non centrées et supposées orthogonales, système des moyennes de pères).

Les calculs s'avèrent longs, ils nécessitent de nombreuses positions de mémoire, les itérations réalisées semblent indiquer une convergence. Les calculs pratiqués sur les simulations montrent une grande instabilité numérique, qui peut être due au nombre important des opérations et aux arrondis, ou à l'apparition d'estimations négatives qui font diverger les itérations.

C. — *Simulations*

Le principe des simulations réalisées diffère des procédés usuels de simulation des processus génétiques (FRASER, 1957) par l'utilisation d'une généalogie fixée et non pas aléatoire.

On travaille sur la généalogie réelle de la population étudiée. Les ancêtres les plus éloignés, d'ascendance inconnue, sont supposés issus d'une population panmictique dans laquelle on définit un caractère quantitatif, gouverné par des gènes situés à des loci indépendants (72) et présentant deux états alléliques de probabilités fixées ; à chaque génotype est attachée une valeur phénotypique. Une « expérience » comporte les phases suivantes :

1. Choix des allèles présents chez les fondateurs, en fonction de la loi de probabilité de leur répartition dans la population panmictique imaginée ;
2. Simulation de la ségrégation des gènes selon la généalogie : on utilise à cet effet le programme de calcul des coefficients d'identité (CHEVALET, 1971 a) ;
3. Détermination, chez chacun des individus finaux (les Lapereaux sur lesquels on étudie les performances de croissance) de la valeur phénotypique correspondant aux allèles qu'ils portent, à laquelle on ajoute un effet d'environnement qui suit une loi normale de variance donnée ;
4. Estimation, au moyen du programme évoqué au paragraphe précédent, des composantes de la variance phénotypique.

Ces simulations ne permettent donc pas de tester directement la méthode d'estimation, mais l'ensemble de l'analyse génétique et statistique, notamment la validité des approximations admises, pour écrire les formules de variance et covariance, pour utiliser des valeurs moyennes de coefficients d'identité et non les valeurs exactes, et pour considérer comme indépendantes des quantités qui ne le sont pas avec les données déséquilibrées. En raison cependant des temps de calcul importants qui seraient nécessaires pour porter un jugement, on a seulement illustré la méthode avec deux caractères quantitatifs.

Les résultats présentés aux tableaux 1 et 2, ont été obtenus par la méthode du maximum de vraisemblance, les estimations quadratiques étant beaucoup plus variables et présentant quelques résultats aberrants.

Dix simulations ont été réalisées pour chacun des deux caractères. Ces caractères ne comportent pas d'effet maternel, l'estimation de la composante est toujours très faible : inférieure à 2,5 p. 100 de la variance totale. Les estimations de la variance de dominance sont au contraire plus variables : dans le cas du premier caractère, purement additif, elle atteint deux fois 5 p. 100 et une fois 10 p. 100 de la variance totale, sur les dix simulations. De ce fait l'héritabilité, fraction de la variance génétique additive à la variance totale, semble légèrement sous-estimée, cependant que son intervalle de variation, de 0,10 à 0,28 pour une valeur théorique de 0,19 demeure comparable à ce qu'on attend d'une analyse de variance réalisée dans des

TABLEAU I

Résultats de dix simulations

— caractère additif dû à 72 loci bialléliques :

valeurs des génotypes (*aa, aA, AA*) = (— 1, 0, + 1) à (— 9, 0, + 9) ;

fréquences initiales des allèles A : 0,15 à 0,85 ;

paramètres théoriques : $\text{VAR}(E) = 3,025 (\theta_1)$;

$\text{VAR}_p(Y) = 720 (\theta_2)$.

— σ^2 désigne la somme $\theta_1 + \theta_2 + \theta_3 + \theta_4$ des paramètres estimés ;

— Les héritabilités notées entre parenthèses ont été obtenues à partir de la composante père dans une analyse de variance.

Results of ten simulations (additive character)

— The trait is due to 72 diallelic loci, where contributions of genotypes (*aa, aA, AA*) run from (— 1, 0, + 1) to (— 9, 0, + 9), and initial frequencies of A alleles from .15 to .85.

— σ^2 holds for the sum $\theta_1 + \theta_2 + \theta_3 + \theta_4$ of estimated components.

— Heritabilities in parenthesis were obtained from the sire component in a hierarchical analysis of variance.

— Theoretical parameters of the trait are shown above.

	θ_1/σ^2	$h^2 = \theta_2/\sigma^2$	θ_3/σ^2	θ_4/σ^2
Valeurs théoriques	0,807	0,193	0	0
	0,833	0,159 (0,200)	0	0,008
	0,906	0,094 (0,123)	0	0
	0,763	0,135 (0,138)	0,098	0,004
	0,670	0,275 (0,347)	0,055	0
	0,758	0,242 (0,422)	0	0
	0,793	0,207 (0,365)	0	0
	0,900	0,098 (0,219)	0,002	0
	0,840	0,160 (0,308)	0	0
	0,854	0,097 (0,099)	0,043	0,006
	0,779	0,221 (0,297)	0	0

conditions idéales d'équilibre des données et de respect des hypothèses du modèle statistique ; une nouvelle expérience, indépendante des précédentes, donnerait une estimation dans ce domaine (0,10-0,28) avec une probabilité de 82 p. 100. Quarante simulations seraient nécessaires pour atteindre une probabilité de 95 p. 100.

Dans le cas du caractère non-additif, les résultats sont plus variables. Il semble que dans les cas où la composante de dominance est sous-estimée, la variabilité se reporte de façon quelconque sur les estimations de la composante additive ou de la composante d'environnement. Le caractère est déterminé par des gènes présentant de fortes interactions de dominance (super-dominance déséquilibrée), et les composantes liées à la consanguinité, $\text{VAR}_c(D)$ et $\text{COV}_c(XD)$, sont très importantes et susceptibles de perturber une méthode d'estimation qui n'en tient pas compte. Les estimations de l'héritabilité, de valeur théorique 0,16 varient ici de 0,085 à 0,370.

TABLEAU 2

Résultats de dix simulations

— Caractère non-additif dû à 72 loci bialléliques :

valeurs des génotypes (*aa*, *aA*, *AA*) = (1, 2, 0) à (6, 12, 0) ;

fréquences initiales des allèles A : 0,15 à 0,85 ;

paramètres théoriques : $E_p(Z) = 261$; $E_c(D) = -141$

$VAR(E) = 900 (\theta_1)$

$VAR_p(Y) = 240 (\theta_2)$

$VAR_p(D) = 354 (\theta_3)$

$VAR_c(D) = 291$

$COV_c(XD) = -145$

— σ^2 et les héréritabilités entre parenthèses ont la même signification que dans le tableau 1.

Results of ten simulations (non-additive character)

— The trait is due to 72 diallelic loci, where contributions of genotypes (*aa*, *aA*, *AA*) run from (1, 2, 0) to (6, 12, 0), and initial frequencies of alleles A from .15 to .85.

— Theoretical parameters are shown above.

— σ^2 , and heritabilities in parenthesis have the same meaning as in table 1.

	θ_1/σ^2	$h^2 = \theta_2/\sigma^2$	θ_3/σ^2	θ_4/σ^2
Valeurs théoriques	0,602	0,161	0,238	0
	0,649	0,351 (0,644)	0	0
	0,337	0,084 (0,338)	0,579	0
	0,757	0,141 (0,109)	0,079	0,023
	0,610	0,153 (0,207)	0,237	0
	0,789	0,188 (0,196)	0	0,023
	0,715	0,167 (0,138)	0,095	0,023
	0,593	0,236 (0,183)	0,154	0,017
	0,577	0,300 (0,450)	0,123	0
	0,616	0,187 (0,255)	0,196	0,001
	0,604	0,370 (0,245)	0,015	0,011

Malgré le nombre restreint de simulations réalisées on peut tirer quelques conclusions :

1. Une valeur importante, supérieure à 10 p. 100 de la variabilité totale, de la composante maternelle est très vraisemblablement significative ;

2. Il faut demeurer très réservé quant à la signification d'une composante de dominance estimée ;

3. L'intervalle de confiance de l'héréritabilité estimée paraît satisfaisant étant donné le nombre de mâles utilisés (11) et le très important déséquilibre des données (tabl. 3).

Sur les mêmes résultats de simulation, on a estimé l'héréritabilité à partir de la composante père de la variance dans une analyse de variance classique, sans tenir compte des relations de parenté entre mères, entre pères et mères, et entre pères.

Les résultats sont donnés entre parenthèses sur les tableaux 1 et 2. Pour comparer la précision de chaque mode d'estimation, on a pris pour critère l'écart quadratique moyen par rapport à la valeur théorique de l'héritabilité, c'est-à-dire la quantité :

$$s^2 = \sum_i (h_i^2 - h_0^2)/10$$

où h_i^2 est l'estimation dans la i^e simulation ($i = 1, 10$), et où h_0^2 est la valeur théorique. Dans le cas du caractère additif les valeurs sont : $0,0147 = (0,121)^2$ pour les estimations par analyse de variance, et $0,0044 = (0,066)^2$ pour les estimations du maximum de vraisemblance ; pour le caractère non-additif les valeurs sont respectivement $0,0371 = (0,193)^2$ et $0,0113 = (0,106)^2$. Dans les deux cas les déviations moyennes s sont donc environ deux fois plus grandes pour l'estimation par analyse de variance.

TABLEAU 3

Effectifs des portées et des lapereaux par mère, au sevrage à 28 jours

Litter and rabbits numbers per dam at weaning (28 Days)

Père	Mère	Nombre de portées	Lapereaux sevrés	Père	Mère	Nombre de portées	Lapereaux sevrés
1	1	1	7	6	1	5	43
	2	3	21		2	5	36
	3	2	18		3	4	32
	4	2	14		4	5	30
2	1	7	48	7	5	6	26
	2	2	16		1	1	8
	3	5	46		2	1	3
	4	4	37		3	2	16
3	1	5	2	8	1	6	58
	2	4	32		2	4	34
	3	2	12		3	4	32
	4	5	33		4	2	13
	5	3	23	9	1	6	42
	6	1	4		2	6	42
4	1	1	2	10	3	6	37
	2	1	3		4	6	44
	3	4	31		5	7	47
	4	5	39	11	1	2	19
	5	5	29		2	6	35
	6	1	4		3	7	35
5	1	5	43	11	4	5	31
	2	5	46		5	7	53
	3	4	38		1	6	33
	4	2	13	2	6	21	
	5	6	29	TOTAUX	50	195	1 387
	6	7	27				

TABLEAU 4

Effectifs des lapereaux sevrés en fonction :

- du numéro de portée NP (parité) ;
- du nombre de lapereaux sevrés par portée NS

*Numbers of weaned rabbits as function of litter rank NP
and litter size NS at weaning*

NS	NP							TOTAUX
	1	2	3	4	5	6	7	
1	•	•	1	1	•	•	•	2
2	10	•	•	•	6	•	•	16
3	9	3	•	3	•	•	•	15
4	16	12	16	4	4	4	•	56
5	20	5	15	20	20	15	•	95
6	36	42	6	6	•	12	12	114
7	70	63	70	21	14	7	•	245
8	64	56	24	32	56	8	16	256
9	36	63	54	63	36	45	9	306
10	40	40	30	40	30	•	•	180
11	•	22	11	11	11	22	•	77
12	•	•	12	•	•	•	•	12
13	•	•	•	13	•	•	•	13
TOTAUX	301	306	239	214	177	113	37	1 387
Nombre de portées	48	41	33	28	25	15	5	195
taille des portées	6,3	7,5	7,2	7,6	7,1	7,5	7,4	7,1

IV. — RÉSULTATS

A. — *Analyse préliminaire*A₁. *Effectifs.*

Cinquante mères, accouplées à 11 mâles, ont sevré 1 387 lapereaux à l'âge de 28 jours. La mortalité, compte non tenu des morts-nés, a été de 11 p. 100 entre la naissance et le sevrage, de 7 p. 100 entre 28 et 77 jours : 1 290 lapereaux ont survécu jusqu'à cet âge. Les naissances se sont étalées de juin 1972 à mars 1973. Le nombre de portées par mère, 3,9 en moyenne, et l'effectif des lapereaux sevrés par mère, 27,74 en moyenne, sont très variables (tabl. 3). Le tableau 4 montre la répartition de ces effectifs en fonction du numéro de portée (NP) et du nombre de lapereaux sevrés par portée (NS). La taille moyenne de la portée au sevrage est de 6,3 en première portée et de 7,4 pour les portées suivantes.

A₂. *Effet de la parité.*

Les résultats des portées numéros 5, 6 et 7 ont été regroupés. Le tableau 5 (*a, b, c*) présente pour chaque caractère et pour chaque numéro de portée (1 à 5) les performances moyennes et la signification des différences. On admet pour cela le modèle :

$$P_{NP, k} = \mu_{NP} + e_{NP, k}$$

où les aléatoires $e_{NP, k}$ sont normales, indépendantes, de même variance. Avec ces mêmes hypothèses on a indiqué aussi la signification des différences des variances dans chaque classe, par rapport à l'hypothèse d'égalité (test de Fisher, Behrens, Snedecor). Les résultats en première portée sont toujours très significativement inférieurs à ceux des portées ultérieures. Pour le poids à 28 jours et le gain moyen quotidien les résultats des portées suivantes ne se différencient pas aussi nettement ; on peut constituer les groupes : portée n° 1, portées nos 2, 3, 5, portée n° 4, ou bien les groupes : portée n° 1, portées nos 2, 5, portées nos 3, 4, pour faire apparaître des moyennes deux à deux significativement différentes. Pour le poids individuel à 77 jours, la portée n° 4 se différencie plus nettement. Les tests de signification utilisés n'ayant ici qu'une valeur approximative on n'a retenu dans la suite que la distinction entre premières portées et portées suivantes. Sauf pour le poids à 28 jours, les variances calculées dans chaque classe paraissent très hétérogènes.

A₃. *Effet de l'effectif de la portée.*

Dans une étude portant sur plusieurs milliers de portées, dans six élevages de lapins *Néo-zélandais*, ROUVIER *et al.* (1973) ont envisagé l'influence de la taille de la portée sur le poids des lapereaux à 21 jours, à 56 jours et sur le gain de poids pendant cette période. Les nombres de lapereaux à la naissance (nombre total de lapereaux nés et nombre de nés vivants), à 21 jours et à 56 jours ont été considérés : pour les trois caractères de croissance, la corrélation maximale a été obtenue avec le nombre de lapereaux vivants à 21 jours : elle est de - 0,66, - 0,51 et - 0,30 respectivement pour ces trois caractères. On a donc pris comme critère l'effectif de la portée au sevrage à 28 jours.

TABLEAU 5

Performances moyennes des lapereaux en fonction de la parité et signification des écarts

En diagonale, de haut en bas : l'effectif des lapereaux dans la classe ; la moyenne des performances ; la variance estimée des performances.

Hors diagonale, de haut en bas : la valeur absolue de l'écart des moyennes entre deux classes de parité ; le rapport de la plus grande à la plus petite variance.

ts : $P < 0,01$; *s* : $P < 0,05$; *ns* : $P > 0,05$

a. Poids individuels à 28 jours (grammes)

b. Poids individuels à 77 jours (grammes)

c. Gain moyen quotidien de 28 à 77 jours (centigrammes)

Mean performances of rabbits per parity (litter rank), and significance of deviations

In the diagonal, and downwards : number of rabbits in the class ; mean performance ; estimated variance of these performances.

Outside, and downwards : absolute value of the deviation between classes ; ratio of the larger to the smaller variance.

Significance levels : *ts* : $P < .01$; *s* : $P < .05$; *ns* : $P > .05$

a : Individual weights at 28 days, in grams

b : Individual weights at 77 days, in grams

c : Mean daily weight gain from 28 to 77 days, in centigrams

1	2	3	4	5, 6, 7	Parité
301 544 20 397	38 ^{ts} 1,10 ^{ns}	63 ^{ts} 1,08 ^{ns}	86 ^{ts} 1,26 ^s	47 ^{ts} 1,13 ^{ns}	1
a	306 582 18 526	25 ^s 1,19 ^{ns}	48 ^{ts} 1,14 ^{ns}	9 ^{ns} 1,03 ^{ns}	2
		239 607 21 980	23 ^{ns} 1,36 ^{ts}	16 ^{ns} 1,22 ^s	3
			214 630 16 214	39 ^{ts} 1,11 ^{ns}	4
				327 591 18 044	5, 6, 7

TABLEAU 5 (suite)

1	2	3	4	5, 6, 7	Parité
281 2 023 67 458	180 ^{ts} 1,40 ^{ts}	248 ^{ts} 1,65 ^{ts}	309 ^{ts} 1,06 ^{ns}	199 ^{ts} 1,15 ^{ns}	1
b	275 2 203 94 193	68 ^s 1,18 ^{ns}	129 ^{ts} 1,31 ^{ts}	19 ^{ns} 1,22 ^s	2
		232 2 271 111 214	61 ^s 1,55 ^{ts}	49 ^{ns} 1,44 ^{ts}	3
			207 2 332 71 788	110 ^{ts} 1,08 ^{ns}	4
				295 2 222 77 337	5, 6, 7
1	2	3	4	5, 6, 7	Parité
281 3 148 170 180	296 ^{ts} 1,55 ^{ts}	393 ^{ts} 1,76 ^{ts}	463 ^{ts} 1,24 ^s	326 ^{ts} 1,27 ^s	1
c	275 3 444 264 291	97 ^s 1,13 ^{ns}	167 ^{ts} 1,26 ^s	30 ^{ns} 1,22 ^s	2
		232 3 541 299 432	70 ^{ns} 1,42 ^{ts}	67 ^{ns} 1,39 ^{ts}	3
			207 3 611 210 340	137 ^{ts} 1,03 ^{ns}	4
				295 3 474 215 748	5, 6, 7

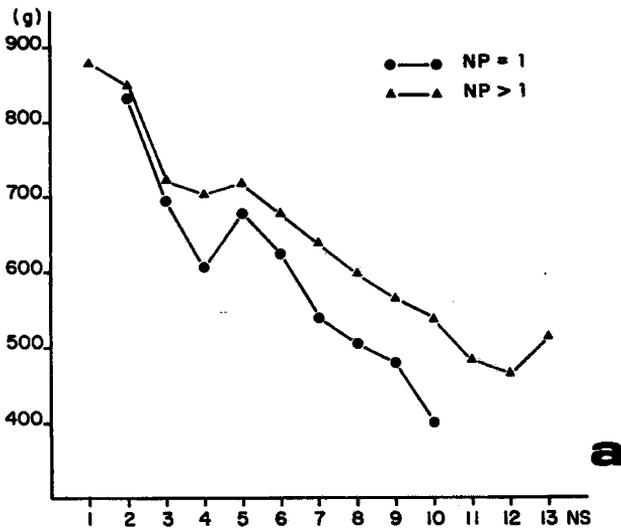


FIG. 1. a. — Influence du numéro de portée (NP), et de l'effectif vivant dans la portée au sevrage (NS) sur le poids individuel du lapereau à 28 jours

Influence of litter rank (parity) NP, and of number of living rabbits in the litter at weaning NS, on the individual weight at 28 days (PI 28)

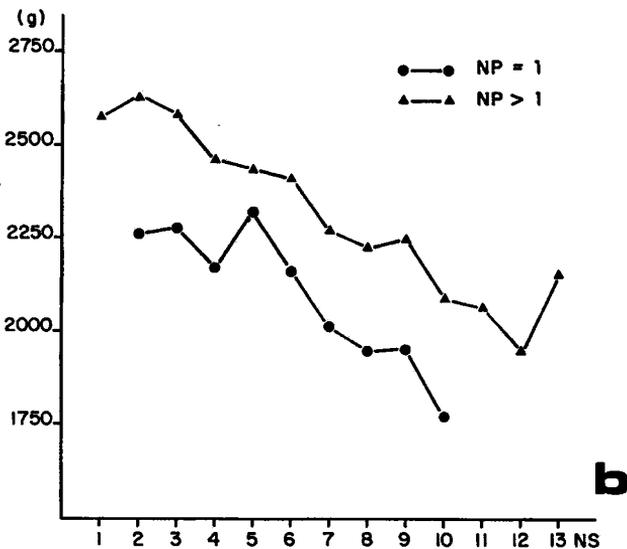


FIG. 1. b. — Influence du numéro de portée (NP), et de l'effectif vivant au sevrage dans la portée (NS) sur le poids individuel du lapereau à 77 jours

b) same as figure 1. a, for weight at 77 days (PI 77)

L'influence de ce paramètre a été étudié séparément pour les résultats de première portée, d'une part, et pour les résultats des portées ultérieures, d'autre part. La figure 1(a, b, c) illustre l'importance de cet effet. En admettant une dépendance linéaire, on a déterminé pour chaque parité (NP = 1 et NP > 1), et pour chaque caractère les paramètres μ et β du modèle suivant :

$$P_{ij} = \mu + \beta NS_i + e_{ij}.$$

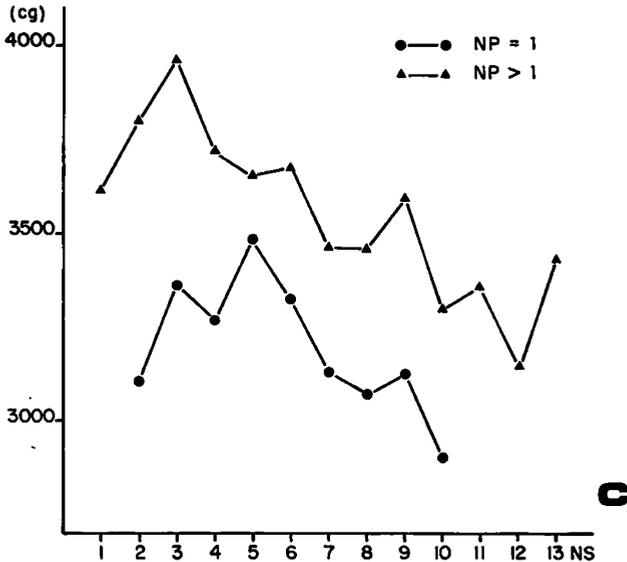


FIG. 1. c. — Influence du numéro de portée (NP), et de l'effectif vivant dans la portée au sevrage (NS) sur le gain moyen quotidien de poids du lapereau de 28 à 77 jours

c) same as figure 1. a, for mean daily weight gain (GMQ)

par la méthode des moindres carrés. Cependant, d'après les figures 1 la linéarité de la relation n'apparaît clairement que pour des effectifs NS supérieurs à 4. L'analyse de la mortalité entre la naissance et le sevrage fait apparaître cette même distinction : dans l'ensemble des portées dont l'effectif vivant à 28 jours ne dépasse pas 4, la mortalité est de 32 p. 100, alors qu'elle n'est que de 9 p. 100 pour les portées ayant encore au moins 5 représentants vivants à 28 jours. L'ajustement des données en fonction de l'effectif NS a été fait sur l'ensemble des résultats (colonnes A, tableau 6 (a, b, c)), et sur les résultats de portées d'effectif NS au moins égal à 5 (colonnes B des mêmes tableaux). Sous l'hypothèse de l'indépendance des aléatoires e_{ij} , les estimations des coefficients β sont toujours très significativement différentes de 0. La variabilité due à l'effet de NS représente environ 25 p. 100, 15 p. 100 et 4 p. 100 de la variabilité totale des trois caractères Pl 28, Pl 77, et GMQ, respectivement.

A₄. Autres effets.

L'effet du sexe a été envisagé sur les données brutes. Le tableau 7 montre les valeurs moyennes et les variances des trois caractères, dans chaque sexe. Les écarts

entre moyenne et variance sont toujours non significatifs ($P > 0,05$) ; cela correspond aux résultats de l'étude allométrique de CANTIER et coll. (1969). L'analyse a été poursuivie sans distinguer les sexes.

Les poids des mères aux mise bas n'ont pas été enregistrés, seul l'âge peut être pris en compte. Il varie, pour le première mise bas de 186 à 297 jours. Cet effet représente 2,5 p. 100 de la variabilité du caractère Pl 28 parmi les animaux issus

TABLEAU 6

Ajustement des performances en fonction de l'effectif au sevrage NS, selon le modèle: $P_{ij} = \mu + \beta NS_i + e_{ij}$

Adjustment of performances P, according to the model:
 $P_{ij} = \mu + \beta \cdot NS_i + e_{ij}$.

where NS is the litter size at weaning. A : all data ; B : data restricted to $NS \geq 5$. Two first lines of each sub-table give the number of rabbits in the class, and the mean performance.

a : Individual weight at 28 days, in grams (« Pl 28 »)
b : Individual weight at 77 days, in grams (« Pl 77 »)
c : Mean daily weight gain, in centigrams (« GMQ »)

Parité	A Ensemble des données		B NS \geq 5	
	1	2 à 7	1	2 à 7
a. Poids individuel à 28 jours (g)				
Effectif	301	1 086	266	1 032
Moyenne	544	600	524	593
Variance (P)	20 397	18 934	14 913	17 715
μ	870	871	920	892
β	- 45,7	- 33,5	- 51,6	- 35,9
Variance (e)	11 961	14505	9 278	14 038
b. Poids individuel à 77 jours (g)				
Effectif	281	1 009	249	959
Moyenne	2 023	2 251	1 997	2 238
Variance (P)	67 457	90 638	64 065	87 664
μ	2 528	2 712	2 711	2 716
β	- 70,6	- 57,0	- 93,2	- 57,4
Variance (e)	47 569	77 895	45 919	77 797
c. Gain moyen quotidien de 28 à 77 jours (cg)				
Effectif	281	1 009	249	959
Moyenne	3 148	3 510	3 135	3 497
Variance (P)	170 175	250 243	174 966	249 417
μ	3 551	3 900	3 869	3 881
β	- 56,3	- 48,2	- 95,7	- 46,17
Variance (e)	157 572	241 150	155 835	243 062

d'une première portée. Cet effet peut être confondu avec un effet du mois de naissance, il n'a pas été pris en compte.

La très grande variation relative des performances, notamment du poids au sevrage (du simple au double), suggère l'existence d'un effet d'échelle. Le calcul de la variabilité des performances autour des moyennes de chaque classe de parité ($NP = 1$, $NP > 1$) et d'effectif au sevrage ($NS = 5$ à $NS = 13$) indique une grande hétérogénéité pour le caractère *Pl* 28. Aucune tendance ne s'en dégage ; la transformation logarithmique, en particulier, ne rend pas ces variations plus homogènes. Les données brutes ont été conservées.

TABLEAU 7

Influence du sexe sur les moyennes et variances des performances individuelles
(les lapereaux morts entre 28 et 77 jours n'ont pas été sexés)

Influence of sex on means and variances of individual performances
(rabbits dead between ages of 28 and 77 days were not sexed)

Caractères	Pl 28 (g)		Pl 77 (g)		GOM (cg)	
	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle	Mâle	Femelle
Effectif	661	635	661	635	661	635
Moyenne	586	588	2 202	2 196	3 438	3 421
Variance	20 834	18 650	100 103	90 275	262 678	247 227

B. — Analyse de la variabilité

D'après les résultats de l'analyse préliminaire, on a retenu les effets fixes suivants :

- la parité, en distinguant les produits de premières portées ;
- l'effet de l'effectif au sevrage. Deux modèles ont été considérés ; dans une première analyse, on a supposé que le coefficient β pouvait être considéré comme unique, quelle que soit la parité (modèle A), et l'on a estimé les paramètres μ_1 , μ_2 , et β en même temps que les composantes de variance ; dans un second calcul, on a utilisé les données préalablement corrigées en fonction de l'effectif au sevrage, en se limitant aux produits des portées dont l'effectif au sevrage est au moins égal à 5 (résultats du tableau 6, colonne B) : sur ces données la dépendance en NS des performances est plus nettement linéaire et caractérisée par des coefficients β très différents selon la parité (modèle B).

Les résultats sont présentés au tableau 8. Par analogie avec la notation h^2 de l'héritabilité, les fractions de la variance dues à l'environnement, à la dominance, aux effets maternels sont désignés par les symboles h_E^2 , h_D^2 , h_M^2 , respectivement. Pour chaque caractère la première ligne donne l'estimation obtenue en supposant le caractère additif, la seconde ligne en admettant l'existence des quatre sources

aléatoires de variation envisagées. Les résultats obtenus avec l'un ou l'autre des modèles A ou B sont très voisins.

Les effets maternels estimés pour les deux caractères *Pl 77* et *GMQ* sont petits, et sans doute non significatifs ; ils sont au contraire importants pour le poids au sevrage. Pour ce même caractère la composante de dominance paraît très forte alors que la composante d'environnement est très petite. D'après les simulations réalisées, on sait que le schéma de croisement mis en place n'est pas très efficace pour estimer la composante de dominance, ce résultat est cependant spécifique de ce caractère, il peut être dû à l'existence d'un effet aléatoire propre à chaque portée dont la variabilité se reporterait sur l'estimation de la composante de dominance. L'héritabilité estimée est compatible avec les valeurs utilisées habituellement (0,30). Au contraire les hérabilités estimées pour les caractères *Pl 77* et *GMQ* sont nettement inférieures à celles qui ont été déterminées dans l'élevage d'Auzeville (0,50 et 0,55 respectivement). Les valeurs obtenues ici, en supposant l'additivité du caractère, se rapprochent de ces valeurs habituelles ; d'après les résultats du tableau 8 ces valeurs plus élevées semblent recouvrir l'ensemble de la variabilité génotypique, d'origines additive et de dominance. Sans pouvoir affirmer qu'il existe réellement des effets de dominance, ce qui exigerait de concevoir un plan d'expérience approprié, on peut remar-

TABLEAU 8

Résultats de l'estimation des composantes de la variance des trois caractères :

Pl 28, poids individuel à 28 jours
Pl 77, poids individuel à 77 jours
GMQ, gain moyen quotidien pendant cette période

Estimated components of the phenotypic variances of the three growth traits

h^2 = heritability, *i.e.* fraction of the variance attributed to additive genic effects ;
 k_D^2 = fraction of the variance attributed to dominance interactions (may also be interpreted as an environmental component due to a common effect within each litter) ;
 k_M^2 = fraction of the variance attributed to environmental genetic maternal effects, including interaction with direct maternal effects ;
 k_E^2 = residual fraction of the variance attributed to general environment.
A and *B* models as in table 6.

For each trait, first line indicates estimations obtained with the hypothesis of additive genic actions.

	Modèle A				Modèle B			
	k_E	h^2	k_D^2	k_M^2	k_E^2	h^2	k_D^2	k_M^2
<i>Pl 28</i>	0 0,088	1,000 0,204	0,450	0,258	0 0,105	1,000 0,223	0,320	0,252
<i>Pl 77</i>	0,560 0,560	0,440 0,245	0,177	0,018	0,606 0,612	0,394 0,255	0,095	0,038
<i>GMQ</i>	0,530 0,662	0,470 0,180	0,117	0,041	0,662 0,645	0,338 0,150	0,166	0,039

quer que les estimations sont en général faites pour ces caractères, à partir de la somme des composantes père et mère de la variance, ce qui correspond au calcul fait dans l'hypothèse d'additivité. Enfin, si les reproducteurs sont apparentés, l'estimation par la seule composante père de la variance peut avoir un biais positif s'il existe une variance de dominance assez importante.

DISCUSSION

Le choix du modèle statistique d'analyse nécessite certaines hypothèses simplificatrices portant sur le modèle théorique génétique, et quelques approximations liées aux contraintes zootechniques. La signification, génétique et statistique, des valeurs estimées dépend du modèle théorique de référence, et du schéma expérimental mis en place. Nous abordons successivement ces deux points, puis nous tentons d'illustrer des applications directes de nos résultats à la gestion génétique des populations d'animaux domestiques.

I. — *Les hypothèses simplificatrices du modèle d'analyse*

En écrivant le modèle statistique d'analyse des données nous avons fait un certain nombre d'hypothèses portant aussi bien sur la formulation génétique, que sur l'expression statistique des différents facteurs de variation.

Trois variables aléatoires ont été introduites dans l'expression du phénotype d'un individu : la variable aléatoire génotypique, la variable d'environnement maternel et la variable d'environnement général.

Essentiellement pour des raisons statistiques, nous n'avons pas introduit de variable aléatoire d'interaction liée à l'épistasie, dans l'expression de la variable génotypique. Outre le nombre élevé de composantes à considérer simultanément, il aurait fallu calculer des coefficients d'identité généralisés, relatifs à plusieurs loci (GALLAIS, 1970). Leur calcul nécessite une hypothèse sur le pourcentage de recombinaison moyen entre loci : aucune expérience ne peut en donner une idée. Dans l'hypothèse d'indépendance les coefficients d'identité généralisés, attachés aux différentes composantes de variance dues à l'épistasie, sont des produits des coefficients d'identité calculés. Par conséquent, dans la population étudiée, seule la variance des effets additifs de l'interaction entre gènes non homologues est affectée d'un coefficient non négligeable. L'ignorance des termes épistatiques revient à inclure cette dernière composante dans la variance additive, alors que les autres sont négligées au même titre que les composantes du type $VAR_c(D)$ et $COV_c(XD)$ dues à la consanguinité.

L'expression de la variable aléatoire d'environnement maternel a été également très simplifiée. Nous l'avons supposée purement génotypique et sans dominance ni épistasie. La variance de cet effet d'environnement maternel génétique est donc vraisemblablement surestimée. L'effectif des lapereaux sevrés par une mère dans une portée est une caractéristique de prolificité dont la répétabilité est faible (0,13

à 0,14 d'après ROUVIER et coll., 1973) ; aussi avons-nous admis que c'était une source de variation non génétique.

Enfin, nous n'avons introduit qu'une variable d'environnement, indépendante des génotypes. Une analyse de la variance résiduelle à l'intérieur des familles de mères révèle une anomalie : cette variance a été calculée d'une part pour les produits nés en premières portées, d'autre part pour l'ensemble des produits nés des portées suivantes. Pour les trois caractères cette variance est beaucoup plus forte dans le second cas. Les variations de niveau des performances dues aux différents numéros de portées supérieurs à 1 (NP = 2 à 7) n'expliquent pas cette différence ; nous pourrions construire une variable aléatoire supplémentaire d'environnement, prenant une valeur unique pour tous les animaux d'une même portée. Une telle interprétation, satisfaisante pour une performance mesurée au sevrage, l'est moins pour le gain moyen quotidien après le sevrage. Nous pourrions aussi construire un autre modèle en introduisant un effet d'échelle entre la moyenne et la variance des performances. Ainsi la variabilité *a priori* plus grande des performances les plus élevées (tabl. 6) expliquerait la différence mise en évidence dans l'analyse des variances résiduelles.

Nous n'avons introduit que deux effets fixés, pour rendre compte des sources de variation supposées non génétiques et associées à des paramètres mesurables : le numéro de portée, et l'effectif des lapereaux dans la portée.

Nous avons seulement distingué les résultats des premières portées de l'ensemble des autres. En réalité, quoique moins évidents que l'effet de la première portée, des effets significatifs des portées suivantes peuvent être trouvés (ROUVIER *et al.*, 1973).

TABLEAU 9

Poids moyen au sevrage des lapereaux, et âges moyens des mères pour les naissances en premières portées au cours des mois de juin, juillet et août 1972. Les poids sont rapportés au niveau de juillet, et sont corrigés pour l'effet de la taille de portée

Mean weaning weights of rabbits, and mean ages of mothers for births from first litters, in June, July and August 1972. Weights are measured from the lowest level of July, and are corrected for litter size effect

Mois	Juin	Juillet	Août
Performances moyennes (g) . . .	+ 105	0	+ 120
Age moyen des mères	224	254	277

Nous avons admis qu'il existait une relation linéaire entre l'effectif vivant de la portée et les performances individuelles de croissance. Cependant la linéarité de cette relation est surtout nette en première portée (fig. 1) ; elle est plus incertaine pour les produits suivants, analysés par numéro de portée. D'une façon générale, cette hypothèse de linéarité a été rejetée, en se fondant sur un grand nombre de

résultats recueillis dans l'élevage expérimental d'Auzeville (POUJARDIEU, communication personnelle).

D'autres facteurs de variation n'ont pas été considérés, particulièrement le mois de naissance et l'âge de la mère. Analysé en même temps que l'effet de l'effectif au sevrage, l'effet de l'âge de la mère paraît quadratique. Sur les résultats des premières portées, nous trouvons la relation :

$$Pl\ 28 = 1\ 029 - 54 \cdot NS + 0,053 (A - 238)^2 \quad (g)$$

où A est l'âge, en jours, de la mère à la mise bas. Nous avons tenu compte seulement des moyennes de mères en nous limitant aux portées où cinq lapereaux au moins avaient été sevrés. En admettant que ces moyennes sont indépendantes et de même variance, les coefficients sont significativement différents de zéro, au seuil de 5 p. 100.

Cette régression quadratique semble traduire un effet du mois de naissance. Après correction pour l'effet du nombre de lapereaux sevrés par portée, les niveaux de performances rapportés au niveau inférieur, et l'âge moyen des mères sont présentés, pour les trois mois de juin, juillet et août 1972, au tableau 9.

Par ailleurs il n'y a pas de corrélation significative entre le nombre de portées sevrées par une mère ou le nombre total de lapereaux sevrés par une mère, et l'âge de la mère à la première mise bas. Ne pas prendre en compte l'âge de la mère était donc justifié, en revanche il aurait pu être judicieux de tenir compte du mois de naissance.

2. — Signification des résultats de l'analyse de la variance

Quelles que soient les particularités zootechniques du matériel animal, les résultats que nous obtenons doivent être jugés par rapport au modèle génétique, et par rapport au schéma expérimental réalisé.

Les corrélations *a priori* entre variables aléatoires génotypiques sont exprimées en fonction des coefficients d'identité et de composantes théoriques de la variance. Les coefficients d'identité sont calculés depuis les plus lointains ancêtres connus ; aussi les composantes estimées doivent-elles être attribuées à cette population des ancêtres. Une valeur élevée de l'héritabilité peut être obtenue alors que dans la lignée analysée la variabilité génétique a été réduite par la dérive génétique. Cet écart pourrait être apprécié au moyen des simulations : dans chaque lignée simulée la mesure des fréquences géniques permet le calcul des composantes génétiques réelles associées à la lignée. En attendant les conclusions de tels travaux, l'usage des résultats doit être envisagé avec prudence, spécialement dans une lignée fortement consanguine.

Le schéma que nous avons utilisé donne accès à la composante maternelle de la variance, supposée due à des effets génétiques additifs. Mais il est insuffisant pour estimer la composante de dominance de la variable aléatoire génotypique. Seules quelques relations de parenté entre le père d'une famille et les mères d'une autre famille donnent à ce plan les possibilités d'analyse statistique d'un schéma hiérarchique et croisé permettant d'estimer une interaction. Un plan d'accouplements, accouplant une mère à un seul père et présentant des accouplements réciproques entre des familles de reproducteurs apparentés, permet une analyse statistique de

type hiérarchique et croisé. La figure 2 montre un tel plan où les familles de reproducteurs sont constituées d'un mâle et ses sœurs. Avec deux fois k mères par famille, et n descendants par mère, on a, en particulier :

$$E(\bar{a} - \bar{b})^2 = \frac{1}{4} \text{VAR}(Y) + \frac{1}{8} \text{VAR}(D) + \text{VAR}(M) + \frac{2}{k} V_1 + \frac{2}{kn} V_2.$$

$$E(\bar{a} - \bar{a}')^2 = \frac{1}{2} \text{VAR}(Y) + \frac{1}{4} \text{VAR}(D) + \frac{2}{k} V_1 + \frac{2}{kn} V_2.$$

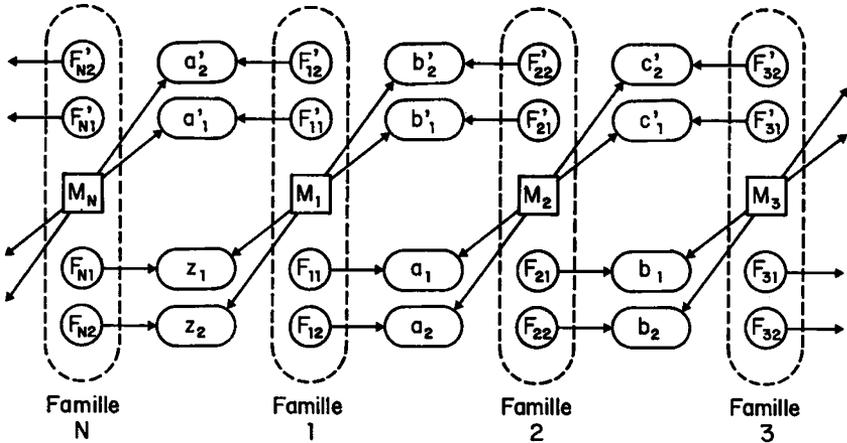


FIG. 2. — Exemple de plan d'accouplements réciproques entre familles : chaque famille est ici constituée d'un mâle et de quatre de ses sœurs

Reciprocal mating scheme between full-sib families of one male and four sisters

où a , a' , b' représentent les moyennes des performances des individus de types a_2 , a'_2 , b'_2 respectivement ; et :

$$V_1 = \frac{1}{8} \text{VAR}(Y) + \frac{1}{8} \text{VAR}(D) + \frac{1}{2} \text{VAR}(M)$$

$$V_2 = \frac{1}{2} \text{VAR}(Y) + \frac{3}{4} \text{VAR}(D) + \text{VAR}(E).$$

L'analyse statistique propre à ce plan d'accouplements permettrait de séparer les composantes maternelle et de dominance de la variance. Pour faire les calculs précédents nous avons supposé que les parents de reproducteurs étaient indépendants; des méthodes numériques analogues à celles que nous avons développées autoriseraient une extension au cas où les reproducteurs sont consanguins et apparentés. Enfin, pour appréhender les valeurs des composantes de variance liées à la consanguinité $\text{VAR}_c(D)$ et $\text{COV}_c(XD)$, il est nécessaire de concevoir des plans d'accouplements pendant plusieurs générations, de façon à obtenir simultanément une structure convenable pour l'analyse statistique, et des valeurs non négligeables des coefficients d'identité correspondants : δ_1 , probabilité d'identité de quatre gènes homologues chez deux individus, et $\delta_2 + \delta_3 + \delta_4 + \delta_5$, probabilité que trois gènes homologues

sur quatre soient identiques. Des accouplements rotatifs entre plusieurs familles permettraient de remplir ces conditions, mais sont incompatibles avec une sélection artificielle à moins de se limiter à une sélection intra-famille, peu efficace ou impossible avec des espèces peu prolifiques.

3. — *Perspectives d'applications*

La signification génétique des quantités que nous estimons et la conception d'autres types de plans d'accouplements ouvrent des perspectives générales d'application de nos méthodes à différentes situations zootechniques. Pour le seul paramètre de l'héritabilité, couramment utilisé en sélection, nous avons obtenu une précision très supérieure à celle que donnent les méthodes classiques. Dans notre cas la variance de l'héritabilité, estimée dans les simulations, est trois fois plus petite, et le biais systématique estimé est également plus petit. Une telle situation justifie de modifier le mode de calcul habituel des index de sélection pour pouvoir maîtriser la parenté et la structure génétique des populations. Les résultats qui seraient ainsi obtenus auraient des propriétés analogues à ceux que nous avons acquis, et précédemment exposés, sur une lignée cunicole dont nous avons dirigé les accouplements. Deux situations zootechniques actuelles, au moins, relèvent de l'application de nos méthodes.

Dans un centre de testage des lapins, en vue d'améliorer la production de viande, six mâles sont accouplés en moyenne à seize femelles, dans chaque lignée fermée. Parmi les produits mâles des trois ou quatre premières portées, on ne retient finalement que six fils pour la génération suivante. Sans tenir compte de la sélection, par le seul fait du hasard, six fils représenteront seulement : trois pères, avec une probabilité de 0,23 ; quatre pères avec une probabilité de 0,50 ; et cinq pères avec une probabilité de 0,23. Avec la sélection, l'espérance du nombre de pères représentés à la génération suivante sera encore réduite. Cette disparition aléatoire des descendants de certains pères fondateurs conduit à une structuration particulière de la génération suivante : ainsi, avec une probabilité de 0,35 on trouvera comme pères deux groupes de deux demi-frères, et deux mâles issus de deux autres pères représentant au total quatre familles parmi les six de la génération précédente. Une telle structure génétique rappelle celle que nous avons mise en place, et relève d'une transposition des méthodes que nous avons utilisées.

Une situation analogue exemplaire résulte de l'évolution actuelle de la race bovine. L'insémination artificielle, et le coût élevé de la sélection des taureaux, ont pour conséquence une réduction importante de l'effectif des mâles mis en reproduction. Dans un centre, chaque année, deux ou trois taureaux seulement sont conservés, ils peuvent être demi-frères. La constitution de noyaux de femelle d'élite, filles des meilleurs taureaux, et dont jusqu'à la moitié peut être issue du même père, aggrave cette tendance. Les taurillons de la génération suivante, fils de quelques pères apparentés et de ces femelles sélectionnées sur ascendance, pourraient être regroupés en quelques familles, elles-mêmes apparentées. Le choix des animaux mis en testage devrait tenir compte de ces liens de parenté, et les index de sélection modifiés comme nous le proposons précédemment.

Ainsi apportons-nous de nouvelles méthodes de gestion génétique, plus stricte, des petites populations. De leurs applications nous espérons à court terme une meil-

leure efficacité de la sélection, et à long terme la définition d'un compromis entre un rendement suffisant de l'effort de sélection et un contrôle de l'évolution de la parenté dans les populations animales.

Reçu pour publication en avril 1976.

REMERCIEMENTS

L'auteur tient à remercier ses collègues de la *Station d'Amélioration génétique des Animaux* de Toulouse (I.N.R.A.) et du bureau de calcul de la *Station de Génétique appliquée* de Jouy en Josas, pour leurs contributions à la mise en place de l'expérience et au contrôle des performances, et pour leur aide au traitement sur l'ordinateur de Jouy en Josas de travaux préparés à Toulouse.

SUMMARY

ESTIMATION OF PHENOTYPIC VARIANCE COMPONENTS FROM AN INBRED POPULATION. II. — APPLICATION

Three growth characteristics are analysed from an inbred line of *New-Zealand White* rabbits : weaning weight at 28 days, weight at slaughter age (77 days), and mean daily weight gain between 28 and 77 days. A hierarchical design of matings was built, according to a theory presented earlier (CHEVALET, 1976). Dams mated to a single sire were chosen to be either full-sisters, either half-sisters, or approximately unrelated. Kinship coefficients between mates were generally small ; equality conditions between identity coefficients, as required by the theory, were well fulfilled, but collected data showed a great disequilibrium. Precision of estimations has been checked by means of Monte-Carlo experiments ; it was found to be good with respect to the small number (11) of sire families, and better than that obtained by usual decomposition of squares : the mean absolute deviation between the estimated heritabilities and the true values of simulated traits is roughly halved. Programs of estimations are based on the maximum likelihood principle, and are adapted to the disequilibrium of data.

Genetic analysis of growth data was then made, after a correction for litter rank and litter size effects ; it took account of possible dominance interaction and environmental genetic maternal effects. For weaning weight, heritability was estimated at 20 p. 100, a usual value for this trait ; 25 p. 100 of the variance is attributed to environmental genetic maternal effects, including interaction between direct and indirect maternal effects ; 40 p. 100 of the variance is attributed either to dominance interaction, or to some environmental litter effect. For other two traits, no significant indirect maternal effect was found ; assuming additivity of genic effects, as it is usually done for these traits, the known value of 40 to 45 p. 100 for heritability was obtained, but it was found to be smaller (about 20 p. 100) when dominance interactions are assumed ; dominance variance would then be of about 12 p. 100, but other mating scheme should be necessary to demonstrate existence of such an interaction variance component.

Further developments of the methods developed here are suggested in other fields of applied genetics.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEILHARZ R. G., 1960. Research into sexed linked control of body weight in poultry and rabbits. *Proc. Austr. Soc. Anim. Prod.*, **3**, 139-146.
- CANTIER J., VEZINHET A., ROUVIER R., DAUZIER L., 1969. Allométrie de croissance chez le Lapin. I. Principaux organes et tissus. *Ann. Biol. anim. Bioch. Biophys.*, **9**, 5-39.
- CHEVALET C., 1971 a. Calcul automatique des coefficients d'identité. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **3**, 449-462.

- CHEVALET C., 1971 b. Calcul *a priori*, intra- et inter-populations des variances et covariances génotypiques entre apparentés quelconques. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **3**, 463-477.
- CHEVALET C., 1974. Nouvelles voies d'approche pour les études génétiques des populations animales. *I^{er} congrès mondial de génétique appliquée à l'élevage*, Madrid, **2**, 327-343.
- CHEVALET C., 1976. Estimation des composantes de la variance phénotypique dans une population consanguine. I. Élaboration d'un modèle. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **8**, 181-206.
- FRASER A. S., 1957. Simulation of genetic systems on automatic digital computers. I. Introduction. *Aust. J. Biol. Sci.*, **10**, 219-231.
- GALLAIS A., 1970. Covariances entre apparentés quelconques avec linkage et épistasie. I : Expression générale. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 281-310.
- GILLOIS M., 1964. *La relation d'identité en génétique*. Thèse, Fac. Sciences, Paris, 294 p.
- GILLOIS M., 1966 b. Note sur la variance et la covariance génotypiques entre apparentés. *Ann. Inst. Henri Poincaré, B*, **2**, 349-352.
- JOHANSSON I., VENGE O., 1953. A study of the variation in weight during growth, and in some skeletal characteristics of adult rabbits. *Ann. R. Agric. coll. Sweden*, **19**, 161-195.
- RAO C. R., 1971 a. Estimation of variance and covariance components. MINQUE theory. *J. of multivariate Analysis*, **1**, 257-275.
- RAO C. R., 1971 b. Minimum variance quadratic unbiased estimation of variance components. *J. of multivariate Analysis*, **1**, 445-456.
- ROUVIER R., 1970. Variabilité génétique du rendement à l'abattage et de la composition anatomique de lapins de trois races. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **2**, 325-346.
- ROUVIER R., POUJARDIEU B., VRILLON J.-L., 1973. Analyse statistique des performances d'élevage des lapines. Facteurs de milieu, corrélations, répétabilité. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **5**, 83-108.
- VENGE O., 1953. Studies of the maternal influence on the growth of rabbits. *Acta Agriculturae Scandinavica*, **3**, 243-291.
- YAO T. S., EATON O. N., 1954. Heterosis in the birth weight and the slaughter weight in rabbits. *Genetics*, **39**, 667-676.