

D. LALOË

INRA Station de Génétique quantitative et appliquée 78352 Jouy-en-Josas Cedex

L'évaluation des reproducteurs

## Complications des modèles d'évaluation : exemples des performances répétées et des effets maternels

**Résumé.** Les hypothèses classiques du modèle simple d'évaluation génétique, à savoir normalité des effets génétiques, distributions normales, identiques et indépendantes, des résiduelles, indépendance des effets génétiques et des résiduelles, sont rappelées. Ces hypothèses peuvent être mises en défaut par des considérations zootechniques et génétiques concernant les phénomènes biologiques sous-jacents. Il est alors nécessaire d'adapter ce modèle simple. Le propos est illustré par deux exemples :

\* répétition des performances et nécessité de passer à un modèle multicaractère,

\* effets maternels et nécessité d'inclure ces effets sous une forme particulière dans le modèle.

Le modèle avec effets maternels et l'interprétation des résultats qu'il fournit sont plus spécialement développés.

On rappelle enfin l'équilibre à trouver entre rigueur et simplicité dans l'élaboration d'un modèle: les meilleurs modèles ne sont pas les plus compliqués.

Le choix d'un modèle d'évaluation génétique pour un caractère quantitatif est sous-tendu par le modèle de base :

phénotype = génotype + environnement

accompagné de l'hypothèse d'indépendance entre génotype et environnement; ce qui se traduit classiquement par un modèle linéaire, par exemple un modèle "animal" du type :

$$y_i = g_i + \sum_{j=1}^n e_{ij} \quad (1)$$

(les notations étant reprises de Ducrocq (1992) (modèle (5)).

Les hypothèses implicites de ce modèle sont, d'une part, l'indépendance des effets  $g_i$  et des effets  $e_{ij}$  (analogue à l'indépendance du génotype et de l'environnement évoquée plus haut), l'indépendance et l'identité de distribution des résiduelles  $e_{ij}$ , entre elles : ces résiduelles ne doivent pas dépendre du sexe ou de l'âge de l'animal, par exemple, et aucune liaison ne doit être détectée entre elles.

Ces hypothèses peuvent être mises en défaut par des considérations d'ordre statistique (caractères discrets, à distributions statistiques particulières) ou d'ordres zootechnique et génétique. Nous allons étudier certaines de ces dernières considérations, et leur incidence sur les modèles d'évaluation, en développant plus particulièrement l'aspect des effets maternels.

### 1 / Les performances répétées

Un caractère peut s'exprimer plusieurs fois chez le même animal : c'est le cas de la production laitière,

ou de la taille de portée chez les espèces polytoques. On associe classiquement à de tels caractères la notion de répétabilité, c'est-à-dire la corrélation entre deux performances répétées du même caractère.

Traiter ce cas au moyen du modèle (1) revient à considérer les performances d'un même animal comme étant des performances de vrais jumeaux. En effet, les liaisons ne sont appréhendées que par les apparentements entre animaux (effet  $g$ ). Or, un animal ressemble plus à lui-même qu'à tout autre, serait-ce son vrai jumeau, du fait de l'"environnement permanent", propre à tout animal et englobant l'historique, l'état sanitaire global, etc... Ainsi, la répétabilité (corrélacion entre performances d'un même animal), est toujours supérieure à l'héritabilité (corrélacion entre performances de vrais jumeaux).

En d'autres termes, l'hypothèse d'indépendance entre les résiduelles est ici invalidée, ces résiduelles incluant l'environnement permanent, évidemment commun à toutes les performances d'un même animal : la covariance entre les résiduelles correspondant aux performances d'un même animal n'est pas nulle.

On ajoutera alors au modèle (1) un facteur supplémentaire de milieu à effets aléatoires, l'"environnement permanent", dont la variance rendra compte de la différence entre répétabilité et héritabilité :

$$y_{ij} = g_i + p_i + \sum_{j=1}^n e_{ij} \quad (2) \quad \text{où}$$

$y_{ij}$  est la jème performance de l'animal  $i$ ,

$g_i$  est l'effet génétique de l'animal  $i$ ,

$p_i$  est l'effet "environnement permanent" de l'animal  $i$ ,

$\Sigma_{ij}$ , sont les effets fixes influençant la performance,  $e_{ij}$  est la résiduelle.

On notera que la performance, les effets fixes et la résiduelle sont indicés par l'animal et le numéro de sa performance, alors que les effets génétiques et environnement permanent sont fonction du seul animal.

Ce modèle implique que les performances répétées sont bien l'expression du même caractère. Or ces performances s'expriment à des moments différents de la vie de l'animal, à des stades physiologiques divers, et il peut s'avérer que ces performances soient l'expression de phénomènes partiellement différents. D'un point de vue génétique, on vérifiera que ces performances obéissent au même déterminisme génétique par l'étude des corrélations génétiques entre les différentes répétitions de la performance : on calculera ainsi, par exemple, les corrélations génétiques entre première et deuxième tailles de portée. Si ces corrélations génétiques sont différentes de 1, comme certaines études le montrent chez le porc, on ne pourra plus considérer les tailles de portée comme l'expression du même caractère quel que soit leur rang. Il nous faudra alors, si l'on veut être orthodoxe, analyser ces données selon un modèle multicaractère, où les tailles de portée de rangs différents seront reliées entre elles par leurs corrélations génétiques (cf. Ducrocq 1992). Néanmoins, cette technique accroît la complexité des calculs, et, du fait de la variabilité du nombre de portées par truies, peut amener des difficultés d'écriture des modèles. Ces difficultés de mise en oeuvre minimisent souvent l'intérêt de ces modèles, et l'on préférera en rester au modèle avec répétabilité, tant que la répétabilité n'est pas trop différente de 1.

## 2 / Les effets maternels

L'effet maternel est l'effet de la mère sur les performances de ses produits, s'exerçant par l'intermédiaire de facteurs maternels tels que le milieu utérin, l'effet du cytoplasme ou la production laitière. Ainsi, la croissance du veau sous la mère dépend de la production laitière de celle-ci.

Le caractère "Effet maternel" est un caractère comme un autre, à ceci près qu'il n'est pas observable directement, mais seulement via l'effet qu'il exerce sur la mesure du produit. On pourra ainsi lui appliquer tous les concepts de génétique quantitative tels que héritabilité ou corrélation génétique. Cet effet comprend une composante génétique, dont on ne considérera que l'aspect additif (effet génétique additif maternel) et une composante environnementale, analogue à l'environnement permanent défini plus haut, qui s'exerce sur tous les produits de la mère, et que l'on appelle "environnement maternel permanent". Cet effet génétique maternel est distinct de l'effet génétique direct, abordé dans les articles précédents, et qui est l'effet direct des gènes sur l'expression du caractère. Ainsi, un père n'exercera qu'un effet génétique direct sur ses produits, par transmission d'une moitié de ses gènes, alors que la mère exercera, en plus de ce même effet génétique direct, un effet génétique maternel, du fait du milieu maternel auquel est soumis son produit. Les caractères soumis à ces effets sont les caractères s'exprimant chez les individus jeunes, lorsqu'ils dépendent le plus

de leur mère : les caractères de croissance et de conformation avant et au sevrage, ainsi que les conditions de naissance. Ignorer les effets maternels dans un modèle d'évaluation génétique pour un caractère qui leur est soumis invalidera l'hypothèse d'indépendance entre effet génétique et résiduel, puisque des effets génétiques se retrouveront ipso facto dans l'effet résiduel, censé ne contenir que des effets environnementaux ; enfin, cela entraînera, comme toute non-prise en compte d'un facteur important dans un modèle, des évaluations biaisées. Ces inconvénients augmentent avec l'héritabilité maternelle, qui peut être du même ordre de grandeur que l'héritabilité directe, et de la corrélation génétique, surtout si celle-ci est négative, comme souvent.

Ces modèles plus complexes, quoique formellement semblables, entraînent également une interprétation plus complexe des résultats qu'ils produisent. Nous développons ci-après cet aspect pour le modèle le plus compliqué, le modèle avec effets maternels.

## 3 / Modèles d'évaluation avec effets maternels

Un modèle d'évaluation génétique avec effets maternels comprendra, outre les effets du macro-environnement et l'effet génétique additif direct décrits précédemment, l'effet génétique maternel et l'effet d'environnement permanent maternel. Un modèle individuel pourra ainsi s'écrire :

$$y_{ijk} = t_i + m_j + p_i + a_{jk} + e_{ijk} \quad \text{où}$$

$y_{ijk}$  est la performance de l'animal  $k$  issu de la mère  $j$  dans le troupeau  $i$

$t_i$  est l'effet du troupeau  $i$  (macro-environnement),

$m_j$  est l'effet génétique maternel de la mère  $j$ ,

est l'effet de l'environnement maternel permanent de la mère  $j$ ,

$a_{jk}$  est l'effet génétique direct de l'animal  $k$  issu de la mère  $j$ ,

$e_{ijk}$  est la résiduelle (micro-environnement).

Ainsi, la même performance contribuera au calcul, d'une part de la valeur génétique directe de l'animal ( $a_{jk}$ ), d'autre part du milieu maternel, décomposé en valeurs génétiques maternelle ( $m_j$ ) et environnementale de la mère ( $p_j$ ).

Les effets génétiques directs et maternels sont corrélés entre eux en fonction des paramètres génétiques (héritabilités directe et maternelle, corrélation génétique entre effets direct et maternel), et des coefficients de parenté entre les animaux. Ces corrélations permettent de calculer des effets génétiques maternels pour tous les animaux inclus dans l'analyse, qu'ils soient mères ou non, de même que l'on peut calculer des valeurs génétiques concernant la production laitière pour des taureaux. Par contre les effets d'environnement maternel permanent ne pourront être calculés que pour les mères d'animaux avec performances, puisque, par hypothèse, les liaisons génétiques entre animaux n'entraînent pas de corrélation entre effets environnementaux. Par conséquent, l'application de tels modèles fournira trois valeurs (valeur génétique directe, notée  $a$ , valeur génétique maternelle, notée  $m$ , valeur d'environnement maternel permanent, notée  $p$ ) pour les mères d'animaux

avec performance, et les deux premières valeurs (a et m) pour les autres animaux.

Pour bien comprendre la signification de ces effets, et leur utilisation dans les décisions de sélection, rappelons que, si la transmission des valeurs génétiques (directes et maternelles) s'effectue indépendamment du sexe, l'extériorisation phénotypique des effets génétiques maternels est le fait du seul sexe maternel, et s'exprime directement sur le produit.

Considérons une vache dont on connaît les valeurs a, m et p. On peut prédire ce qu'elle apportera en moyenne à ses produits, soit :

$$0,5a + m + p,$$

c'est-à-dire la moitié de sa valeur génétique directe qu'elle transmet génétiquement, augmentée de l'effet maternel exprimé directement sur ses descendants, d'origine génétique (m) et non génétique (p). Cette valeur peut être considérée comme la valeur reproductrice d'une vache, et, comme telle, intervient, par exemple, lors des décisions de réforme.

Prenons maintenant deux jeunes non encore reproducteurs, de sexes différents et de mêmes valeurs génétiques a et m. Ils transmettront à leurs produits exactement les mêmes valeurs génétiques, à savoir 0,5 a et 0,5m. Par contre, l'expression phénotypique de leur potentiel génétique sera différente :

- l'apport moyen du mâle à un produit sera 0,5 a, effet génétique du père sur son veau. On l'appelle

encore E.P.D.D. (Expected Progeny Difference - Direct).

- l'apport moyen de la femelle à un produit sera 0,5a + m, effet génétique de la mère sur son veau, augmenté de la valeur maternelle de la mère. On l'appellera E.P.D.M (Expected Progeny Difference - Maternel)

Suivant la destination des animaux à sélectionner, on privilégiera les E.P.D. directs ou maternels. On pourra ainsi sélectionner les reproducteurs de taureaux sur leur E.P.D. direct, alors que les animaux appelés à produire des femelles seront choisis sur leurs E.P.D. maternel

## Conclusion

Il est donc souvent important, lors de l'élaboration d'un modèle d'évaluation génétique, de s'attarder sur la signification d'une performance par rapport au caractère biologique que l'on veut améliorer, à son déterminisme génétique, et à vérifier les hypothèses sous-jacentes du modèle. Il convient néanmoins de modérer ces propos : le strict respect des règles peut souvent conduire à une complexification exagérée des modèles d'évaluation. Aussi, les modèles réellement appliqués seront souvent des compromis entre l'exigence de rigueur et le souci de simplicité et de faisabilité.

## Références bibliographiques

Bolet G., Tartar M. Laloë D., Felgines C., 1984. Efficacité théorique de la sélection sur la prolificité chez le porc. Possibilité de modifier l'indice actuel. Journées de la Recherche Porcine, 1984, pp. 475-480.

Ducrocq V. 1992. Du modèle génétique au modèle statistique. INRA Prod.Anim., hors série "Éléments de génétique quantitative et application aux populations animales", 75-81.

Foulley J.L., Lefort G., 1978. Méthodes d'estimation des effets directs et maternels en sélection animale. Ann. Génét. Sél. anim., 10, 475-496.

Willham R.L., 1972. The role of maternal effects in animal breeding. III - Biometrical aspects. J. Anim. Sci., 35, 1288-1293.