



**HAL**  
open science

## Les nouvelles methodes d'evaluation des reproducteurs. Interet et applications du modele individuel chez le porc

Jean Pierre Bidanel, Vincent Ducrocq, Louis Ollivier

### ► To cite this version:

Jean Pierre Bidanel, Vincent Ducrocq, Louis Ollivier. Les nouvelles methodes d'evaluation des reproducteurs. Interet et applications du modele individuel chez le porc. Journées de la Recherche Porcine en France, INRA; ITP, Jan 1990, Paris, France. pp.1-10. hal-02702523

**HAL Id: hal-02702523**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02702523>**

Submitted on 26 Aug 2021

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

## LES NOUVELLES MÉTHODES D'ÉVALUATION DES REPRODUCTEURS Intérêt et applications du modèle individuel chez le porc

J.P. BIDANEL, V. DUCROCQ, L. OLLIVIER

*Institut National de la Recherche Agronomique  
Station de Génétique quantitative et appliquée,  
78350 JOUY-EN-JOSAS.*

Les nouvelles méthodes d'évaluation des reproducteurs sont présentées et comparées à la méthode classique des indices de sélection. L'utilisation de la méthodologie statistique du «BLUP», ou (en français) «meilleure prédiction linéaire non biaisée», permet de mieux corriger les données pour les effets du milieu et de prendre en compte le progrès génétique sous-jacent. Elle utilise l'ensemble des données et des liens de parenté connus, de façon à estimer simultanément les effets génétiques et du milieu. Le BLUP est souvent utilisé avec un modèle «individuel» ou «animal» et permet alors d'évaluer l'ensemble des animaux des 2 sexes, qu'ils aient ou non une performance. La précision de la sélection est sensiblement augmentée, en particulier pour les caractères à faible héritabilité comme la prolificité des truies. Dans l'espèce porcine, son emploi peut cependant poser quelques problèmes liés à la rapidité et à la décentralisation des décisions de sélection et au faible développement de l'insémination artificielle, comme c'est le cas en France. Des solutions possibles à ces problèmes sont discutées.

### **New methods for estimating breeding values. Interest and applications of the animal model in pigs.**

New methods for estimating breeding values are described and compared to the classical selection index method. The use of the BLUP statistical methodology («Best Linear Unbiased Prediction») allows for a better correction of environmental effects and accounts the underlying genetic trend. All records and genetic relationships are used in order to estimate simultaneously genetic and environmental effects. BLUP is often employed with an «individual» or «animal» model and then allows for an evaluation of all animals of both sexes, either with or without performance. Accuracy of selection is significantly increased, particularly for traits with low heritability such as litter size. However, some problems may arise from using an animal model in pigs, due to the rapidity and the decentralization of selection decisions and to the limited use of artificial insemination, as is the case in France. Some possible solutions to these problems are discussed.

## INTRODUCTION

L'évolution des techniques d'évaluation génétique des reproducteurs chez le porc a jusqu'à présent été étroitement liée à celle des méthodes de sélection (OLLIVIER, 1988). Parmi les dates clés qui ont jalonné cette évolution, on retiendra en particulier 1907 avec la création des premières stations de contrôle de descendance au Danemark, puis 1953, date de mise en service en France de la première station de type danois et de la première évaluation de verrats sur leur descendance ; ensuite, 1966, avec la mise en place en France des stations de contrôle individuel, a vu le passage à une évaluation sur performances propres des verrats. Est venue s'y ajouter une évaluation en ferme basée sur ce même principe à compter de 1968 pour les caractères de croissance-carcasse et de 1971 pour la prolificité des truies (OLLIVIER et al., 1986). Enfin, la prise en compte dans l'objectif de sélection de la qualité de la viande, à l'heure actuelle non mesurable sur l'animal vivant, a nécessité à partir de 1986 le passage à une sélection combinée des verrats en station, avec une évaluation basée sur les performances du candidat à la sélection et d'un collatéral.

Sur le plan théorique, ces différentes techniques d'évaluation (sur performances propres, sur descendance ou combinée) relèvent toutes d'une même méthodologie, celle des indices de sélection. Celle-ci a, depuis les premiers travaux de SMITH (1936) et HAZEL (1943), connu un développement remarquable et a été appliquée avec succès sur l'ensemble des espèces d'élevage dans le monde entier. Cependant, malgré son intérêt indéniable, la théorie des indices de sélection n'en possède pas moins quelques faiblesses méthodologiques liées notamment à une utilisation en pratique très incomplète de l'information généalogique. Ces faiblesses ont conduit au développement ces dernières années de nouvelles techniques d'évaluation permettant de synthétiser la totalité de l'information disponible sur l'ensemble des animaux des 2 sexes. Elles sont basées sur une méthode statistique d'évaluation développée dans les années 1950 et 1960 par le Dr. HENDERSON de l'Université de Cornell aux Etats-Unis (HENDERSON, 1952 ; 1963 ; 1973) et connue à l'heure actuelle sous le sigle «BLUP», abréviation de l'appellation anglaise «Best Linear Unbiased Prediction» soit en français «meilleure prédiction linéaire non biaisée».

Longtemps prohibé par une insuffisance des moyens de calcul, son emploi s'est dans un premier temps limité à l'évaluation des taureaux laitiers d'insémination artificielle (DUCROCQ, 1990). Ce n'est finalement que dans les années 1980 que, grâce aux progrès de l'informatique, a pu voir le jour une technique d'évaluation BLUP de l'ensemble des animaux d'une population : le «modèle individuel», encore appelé «modèle animal».

Chez le porc, le Canada a joué un rôle pionnier en la matière, puisqu'une évaluation basée sur le «modèle individuel» des animaux contrôlés en station et en ferme pour les caractères de croissance-carcasse est opérationnelle à l'échelle nationale depuis 1985 (HUDSON et KENNEDY, 1985).

L'utilisation du «modèle individuel» va selon toute vraisemblance se généraliser dans les années à venir. Afin de commencer à familiariser les différents opérateurs de la sélection en France avec cette nouvelle technique, nous en présentons ici les fondements et l'intérêt, mais également les problèmes que pose son application chez le porc.

## 1. RAPPEL SUR LES BASES DE L'ÉVALUATION DES REPRODUCTEURS

L'objectif de toute évaluation génétique est d'obtenir une estimation aussi précise que possible de la valeur génétique d'un animal. Il s'agit le plus souvent de sa valeur génétique additive (ou plus simplement valeur génétique), qui est la «fraction» de sa valeur génotypique transmise (en moyenne) à sa descendance. Comme il est généralement impossible de connaître directement les gènes qui affectent l'expression de la plupart des caractères d'intérêt économique, on estime la valeur génétique d'un animal à partir de la mesure de ses performances ou de celles d'apparentés.

Les performances d'un animal dépendent bien entendu des effets de ses gènes, mais également d'un grand nombre de facteurs du milieu. Parmi ceux-ci, certains ont un effet important et parfaitement identifiable sur l'expression du caractère mesuré, comme la bande et/ou le bâtiment de contrôle pour les performances en station, l'élevage, la bande de mise bas, l'âge et le numéro de portée pour la prolificité des truies. Ils constituent ce que l'on appelle le «macroenvironnement» de l'animal. De nombreux autres facteurs ont au contraire un effet difficilement quantifiable sur la performance, comme l'état sanitaire propre de l'animal, les relations sociales dans une loge d'engraissement, les erreurs de mesure, etc... Ils sont supposés avoir chacun un effet faible sur la performance. On parlera dans ce cas des effets du «microenvironnement».

La performance  $y_i$  d'un animal  $i$  est donc la résultante d'un grand nombre d'effets génétiques et non génétiques, que l'on peut représenter par le modèle mathématique suivant :

$$y_i = \mu + a_i + \sum_{k=1}^n b_{ki} + e_i \quad (1)$$

où :

$\mu$  : est une moyenne (par exemple la moyenne des performances dans une station de contrôle sur une année).

$a_i$  : est la valeur génétique additive de  $i$ . On suppose généralement qu'elle est la somme des effets d'un grand nombre de gènes, chaque effet pris individuellement étant très faible.

$\sum_{k=1}^n b_{ki}$  : est la somme des  $n$  facteurs identifiés du macroenvironnement.

$e_i$  : est la somme des effets microenvironnementaux, auxquels se rajoute la fraction non additive des effets génétiques.  $e_i$  est appelée «résiduelle» du modèle. On suppose généralement que la valeur de cette résiduelle ne dépend pas de la valeur génétique de l'animal (on fait donc l'hypothèse qu'il y a indépendance entre les effets génétiques et de milieu).

Il est tout à fait essentiel de recenser et d'inclure dans le modèle l'ensemble des effets du macroenvironnement. Dans le cas contraire, on aboutira à une estimation erronée de la valeur génétique. Ainsi, si l'on néglige l'effet du numéro de portée sur la prolificité, la valeur génétique des primipares sera sous-évaluée par rapport à celle des truies adultes. Mais inversement, il convient d'éviter d'inclure des effets sans importance réelle sur la performance. En effet, cela diminue inutilement la précision de l'estimation de la valeur génétique et augmente les risques de confusion entre cette valeur génétique et l'un des effets de milieu (voir FOULLEY et al., 1984 ou DUCROCQ, 1990).

Ce recensement ne constitue cependant qu'une première étape de l'évaluation. Un des principaux problèmes consiste ensuite à dissocier correctement les effets génétiques des effets de milieu. Plusieurs stratégies peuvent être utilisées. Lorsqu'un effet de milieu est considéré comme très bien connu, on peut procéder à une précorrection des données. Ainsi, la prolificité des truies est à l'heure actuelle précorrigée pour l'âge à la mise bas dans le programme national de G.T.T.T. (LEGAULT et al., 1971). Notons au passage que cette précorrection est dans sa forme actuelle critiquable, car l'effet de l'âge de la mère varie au cours du temps (GUEBLEZ et al., 1988), mais également selon toute vraisemblance avec l'élevage.

Il n'est malheureusement que très rarement possible d'avoir une idée préalable suffisamment précise sur l'influence d'un facteur du macroenvironnement. La seule façon de s'en débarrasser consiste alors à placer les animaux que l'on souhaite comparer dans les mêmes conditions de milieu. Ce principe de base de toute méthode correcte d'évaluation génétique est bien entendu parfaitement connu en sélection porcine, puisqu'il constitue une justification essentielle de l'existence des stations publiques de contrôle des performances. Les animaux placés dans un même macroenvironnement sont appelés contemporains. En pratique, comparer un animal à ses contemporains consiste à retrancher de la performance  $y_i$  d'un animal  $i$  la moyenne  $y_c$  des performances de ses contemporains, qui s'écrit :

$$y_c = \mu + \sum_k b_{ki} + a_c + e_c \quad (2)$$

où  $a_c$  et  $e_c$  sont respectivement les moyennes des effets génétiques et microenvironnementaux des contemporains.

L'écart  $d_i$  par rapport aux contemporains

$$d_i = y_i - y_c = (a_i - a_c) + (e_i - e_c) \quad (3)$$

ne dépend plus des effets macroenvironnementaux. Il constitue la donnée de base pour l'estimation de la valeur génétique  $a_i$  à partir de la théorie des indices de sélection.

## 2. THÉORIE DES INDICES DE SÉLECTION

### 2.1. Rappel théorique

L'étape suivante de l'évaluation consiste à passer des écarts par rapport aux contemporains à la valeur génétique des animaux. Si la réponse peut paraître triviale dans le cas où l'information concerne un caractère unique mesuré sur des individus non apparentés ( $d_i$  est alors, à une constante multiplicative près, la meilleure estimation de la valeur génétique de l'animal  $i$ ) elle l'est moins dès que l'on dispose de données sur des individus apparentés et/ou sur plusieurs caractères. Comment faut-il combiner les diverses sources d'information disponibles, sachant qu'un critère unique est nécessaire pour classer les animaux ? La théorie des indices de sélection permet de définir les règles selon lesquelles on estime la valeur génétique d'un individu à partir des écarts aux contemporains mesurés pour un ou plusieurs caractères sur l'animal lui-même et/ou sur divers apparentés. La façon la plus simple de synthétiser différentes sources d'information étant de les combiner linéairement, on estime la valeur génétique  $a$  d'un individu par une combinaison linéaire des  $d_i$ .

$$\hat{a} = \beta_0 + \beta_1 d_1 + \dots + \beta_n d_n \quad (4)$$

Le problème consiste alors à trouver l'ensemble de coefficients ( $\beta_0, \dots, \beta_n$ ) qui conduise à la meilleure estimation possible de la valeur génétique. On définit généralement cette « meilleure » estimation comme étant celle qui en moyenne sur un grand nombre d'animaux est la plus proche de la valeur génétique vraie  $a$ .

Dans le cas d'un caractère unique, on montre (voir par exemple OLLIVIER, 1981) que les  $\beta_i$  qui répondent à ce critère sont équivalents à des coefficients de régression partielle de  $a$  sur les  $d_i$  et sont solutions du système d'équations :

$$\begin{aligned} \text{var}(d_1) \beta_1 + \text{cov}(d_1, d_2) \beta_2 + \dots + \text{cov}(d_1, d_n) \beta_n &= \text{cov}(d_1, a) \\ \dots &+ \dots &= \dots \\ \text{cov}(d_n, d_1) \beta_1 + \text{cov}(d_n, d_2) \beta_2 + \dots + \text{var}(d_n) \beta_n &= \text{cov}(d_n, a) \end{aligned}$$

qui peut s'écrire de façon beaucoup plus compacte sous forme matricielle :

$$\begin{bmatrix} \text{var}(d_1) & \text{cov}(d_1, d_2) & \dots & \text{cov}(d_1, d_n) \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \text{cov}(d_n, d_1) & \text{cov}(d_n, d_2) & \dots & \text{var}(d_n) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \dots \\ \beta_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \text{cov}(d_1, a) \\ \dots \\ \text{cov}(d_n, a) \end{bmatrix}$$

$$\text{soit : } \mathbf{V} \cdot \boldsymbol{\beta} = \mathbf{c} \quad (5)$$

où  $\mathbf{V}$  est la matrice de variances-covariances des observations,  $\boldsymbol{\beta}$  le vecteur des coefficients et  $\mathbf{c}$  la matrice de covariances entre ces observations et les valeurs génétiques. Ces matrices sont connues et dépendent des variances phénotypiques et génétiques du caractère et des relations de parenté entre les animaux.

Si un animal est évalué à partir de ses seules performances propres, le système d'équations se simplifie considérablement. Par exemple, dans le cas de l'indice de sélection sur la prolificité mis au point par LEGAULT et al. (1971), il devient :

$$\text{var}(d) \beta = \text{cov}(d, a)$$

$d$  étant un écart moyen calculé sur  $n$  portées :

$$\text{soit : } \sigma_p^2 (1+(n-1)r)(1/n) \beta = \sigma_A^2$$

$\sigma_p^2$ ,  $\sigma_A^2$  et  $r$  étant respectivement les variances phénotypique et génétique additive et la répétabilité de la taille de la portée.

Dans le cas d'une évaluation d'un verrat sur la vitesse de croissance à partir d'une mesure sur l'animal lui-même et sur un frère, les équations s'écrivent :

$$\begin{bmatrix} \sigma_p^2 & \sigma_A^2/2 \\ \sigma_A^2/2 & \sigma_p^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \beta_1 \\ \beta_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \sigma_A^2 \\ \sigma_A^2/2 \end{bmatrix}$$

Ces équations se généralisent facilement au cas de plusieurs

caractères. Elles s'écrivent alors :

$$v \beta = c \alpha$$

où  $c$  n'est plus un vecteur, mais une matrice de covariances entre les  $d$ , pour les différents caractères de l'indice (ou critère) de sélection et les valeurs génétiques pour les caractères entrant dans l'objectif de sélection, et  $\alpha$  le vecteur des pondérations économiques de ces caractères.

## 2.2. Les limites des indices de sélection

La principale limitation des indices de sélection tient au mode de correction des effets du milieu. La méthode de comparaison aux contemporains ne permet en effet d'évaluer les animaux que par rapport à ceux soumis au même macroenvironnement (bande de contrôle). Il n'est donc en toute rigueur pas possible de comparer les indices de sélection d'animaux appartenant à des bandes de contrôle différentes. Lorsque ces bandes ont de faibles effectifs (c'est souvent le cas des bandes de mise bas des truies ou des bandes de contrôle en ferme), le fait de ne pouvoir sélectionner qu'intra-groupe de contemporains entraîne des réductions sensibles des intensités de sélection réalisées (HILL, 1985). Il est également impossible de combiner dans un indice des informations sur des performances d'apparentés appartenant à plusieurs groupes de contemporains.

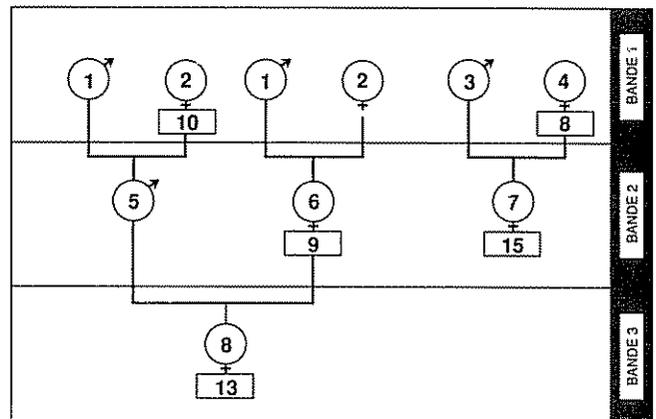
Deux procédures sont parfois utilisées en pratique pour tenter de résoudre ce problème. La première consiste à «élargir» artificiellement le groupe de contemporains en réunissant plusieurs bandes de contrôle. Elle conduit malheureusement à des estimations biaisées des valeurs génétiques, car l'écart aux contemporains n'est plus indépendant des effets du macroenvironnement. La seconde consiste à faire l'hypothèse qu'en moyenne les valeurs génétiques sont identiques dans les différentes bandes de contrôle. Dans ce cas, les différences de performances entre bandes sont considérées comme exclusivement dues à des effets de milieu, qui sont éliminés lorsque l'évaluation est réalisée à partir des écarts aux contemporains. Malheureusement, cette hypothèse est fréquemment prise en défaut. Une première cause en est le progrès génétique, qui fait que 2 groupes d'animaux contrôlés à 1 an d'intervalle auront des valeurs génétiques moyennes différentes. Des écarts peuvent également exister pour 2 bandes d'animaux contrôlés au même moment lorsque l'âge moyen des parents diffère. Une seconde cause est tout simplement le hasard : 2 groupes d'animaux de faible taille peuvent en effet différer sensiblement sur le plan de leur valeur génétique par le seul fait du hasard. Ce phénomène est accentué chez le porc par le fait que les groupes de contemporains sont généralement issus d'un petit nombre de portées.

Par ailleurs, les indices de sélection ne permettent pas de prendre en compte l'évolution de la variance génétique des caractères au cours des générations du fait de la sélection et d'éventuels accouplements préférentiels. Enfin, l'argument de facilité d'emploi parfois utilisé en faveur des indices de sélection n'est en réalité qu'apparent. En effet, lorsque le nombre de données varie avec l'animal, chose très courante si l'on prend en compte l'ensemble des apparentés, il faut à chaque fois recalculer les coefficients de l'indice. Cette contrainte explique pourquoi un indice de sélection n'inclut souvent en pratique qu'un nombre limité de sources d'information, d'où une utilisation incomplète de cette information.

## 3. BLUP ET ÉQUATIONS DU MODÈLE MIXTE

C'est dans un premier temps pour résoudre les problèmes liés à l'estimation des effets macroenvironnementaux qu'HENDERSON a développé une méthode statistique d'évaluation simultanée des effets génétiques et environnementaux définis dans l'équation (1) : le BLUP. Pour présenter de façon aussi simple que possible son principe, nous partirons d'un petit exemple d'évaluation sur la prolificité. Les performances des femelles et leur généalogie sont présentées sur la figure 1.

FIGURE 1  
GÉNÉALOGIE ET PERFORMANCES  
UTILISÉES DANS L'EXEMPLE (voir texte)



En regroupant l'ensemble des performances des femelles dans un vecteur  $y$ , on peut réécrire le modèle (1) sous forme matricielle :

$$\begin{bmatrix} y_2 \\ y_4 \\ y_6 \\ y_7 \\ y_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_2 \\ a_4 \\ a_6 \\ a_7 \\ a_8 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_2 \\ e_4 \\ e_6 \\ e_7 \\ e_8 \end{bmatrix}$$

soit : 
$$y = X b + Z a + e \quad (6)$$

$b$ ,  $a$  et  $e$  sont donc des vecteurs regroupant respectivement l'ensemble des effets du macroenvironnement, des valeurs génétiques additives et des résiduelles.  $X$  et  $Z$  sont des matrices dites «d'incidence» qui relient les performances aux effets de milieu et génétiques qui les ont influencées.

Comme dans le cas des indices de sélection, il est nécessaire de connaître les paramètres génétiques de la population et de supposer l'indépendance des effets génétiques et du milieu. Ces informations s'écrivent sous forme matricielle :

$$\text{Var}(e) = R \quad \text{Var}(a) = G \quad \text{et} \quad \text{cov}(a, e) = O$$

$R$  est la matrice des variances-covariances résiduelles. On

peut le plus souvent considérer que les résiduelles ont une même variance  $\sigma_e^2$  et qu'elles sont indépendantes entre elles, c'est à dire que  $\text{cov}(e_i, e_j) = 0$ . Dans ce cas :  $\text{Var}(\mathbf{e}) = \mathbf{R} = \mathbf{I} \sigma_e^2$  où  $\mathbf{I}$  est une matrice «identité» (matrice constituée de 1 sur la diagonale «descendante» et de 0 ailleurs).

$\mathbf{G}$  est la matrice des variances-covariances entre les valeurs génétiques additives. Elle s'exprime sous la forme :

$$\mathbf{G} = \mathbf{A} \cdot \sigma_A^2$$

où  $\sigma_A^2$  est la variance génétique additive et  $\mathbf{A}$  une matrice prenant en compte l'ensemble des relations de parenté entre les animaux évalués. Elle a pour terme diagonal général  $(1+Fi)$ ,  $Fi$  étant le coefficient de consanguinité de l'individu  $i$  et pour terme hors diagonal 2 fois le coefficient de parenté tel que défini par MALECOT (1948).

Ainsi, dans l'exemple de la figure 1, la matrice de parenté totale s'écrit :

$$\mathbf{A} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 & 0,5 & 0,5 & 0 & 0,5 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0,5 & 0,5 & 0 & 0,5 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0,5 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0,5 & 0 \\ 0,5 & 0,5 & 0 & 0 & 1 & 0,5 & 0 & 0,75 \\ 0,5 & 0,5 & 0 & 0 & 0,5 & 1 & 0 & 0,75 \\ 0 & 0 & 0,5 & 0,5 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0,5 & 0,5 & 0 & 0 & 0,75 & 0,75 & 0 & 1,25 \end{bmatrix}$$

$\mathbf{R}$  et  $\mathbf{G}$  étant connues, la matrice de variances-covariances des observations s'écrit :  $\text{Var}(\mathbf{y}) = \mathbf{V} = \mathbf{Z} \mathbf{G} \mathbf{Z}' + \mathbf{R}$ . Lorsque  $\mathbf{V}$  est connue, il est possible de résoudre le système d'équations (6). De la même façon que pour les indices de sélection, on estime la valeur génétique  $a$  d'un individu par une combinaison linéaire des données, soit :

$$\hat{a} = \beta_0 + \beta_1 y_1 + \dots + \beta_n y_n$$

Les coefficients  $\beta_i$  sont comme précédemment choisis de façon à minimiser l'écart moyen entre la valeur génétique vraie  $a$  et son estimation  $\hat{a}$ . Mais cette fois-ci, on exigera en plus que l'estimation ne dépende pas des effets du macroenvironnement  $b$ . HENDERSON (1963) a montré que cette estimation pouvait s'écrire sous une forme proche de celle des indices de sélection, soit :

$$\hat{a} = \hat{\beta}_1 (y_1 - \hat{m}_1) + \hat{\beta}_2 (y_2 - \hat{m}_2) + \dots + \hat{\beta}_n (y_n - \hat{m}_n) \quad (7)$$

où  $\hat{\beta} = (\hat{\beta}_1, \dots, \hat{\beta}_n)$  est obtenu à partir de l'équation :

$$\mathbf{V} \hat{\beta} = \mathbf{c} \quad (8)$$

c'est à dire exactement de la même façon que pour les indices de sélection (équation 5), à ceci près que l'on ne travaille plus sur les écarts aux contemporains, mais sur les données corrigées dans l'expression de l'indice par :

$$\hat{m}_i = \hat{b}_{1i} + \hat{b}_{2i} + \dots + \hat{b}_{ni} = \sum_k \hat{b}_{ki}$$

les  $\hat{b}_{ki}$  étant les solutions pour les effets du macroenvironnement ayant une influence sur la performance  $y_i$ . Les solutions  $\hat{a}$  s'écrivent donc de façon exactement similaire à celles

obtenues par la méthode des indices de sélection à la différence près que les données ne sont plus exprimées en écart à une moyenne brute, mais à une estimation de cette moyenne qui, comme nous le verrons, est corrigée pour la valeur génétique des animaux qui y contribuent.

Toutefois, cette méthode présente une difficulté majeure puisque, pour obtenir les coefficients  $\beta_i$  de  $\hat{a}$ , mais également pour calculer  $\hat{b}$ , il est nécessaire d'inverser la matrice  $\mathbf{V}$  de variances-covariances des observations. Ce calcul ne pose aucun problème dans le cas des indices de sélection, puisque les évaluations sont faites animal par animal, à l'inverse du BLUP, où toutes les observations sont utilisées simultanément. Dans notre exemple,  $\mathbf{V}$  est une matrice  $5 \times 5$  et reste inversible avec une calculatrice un peu sophistiquée. Par contre, si l'on voulait évaluer les quelques 16 000 truies des troupeaux de sélection français, il faudrait inverser directement une matrice  $16000 \times 16000$ , tâche pratiquement impossible, même sur les plus gros ordinateurs actuels.

Fort heureusement, HENDERSON (1963) a découvert que les calculs pouvaient être considérablement allégés en écrivant les équations à résoudre sous la forme générale :

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{b} \\ \mathbf{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{y} \end{bmatrix} \quad (9)$$

Ces équations fournissent une estimation directe (c'est à dire sans l'étape intermédiaire de calcul des coefficients  $\beta_i$  de (8)) et simultanée des effets génétiques et macroenvironnementaux. Elles sont appelées équations du modèle mixte. Malgré leur aspect qui peut paraître rébarbatif, elles permettent de diminuer de façon importante les calculs. En effet, les matrices  $\mathbf{R}$  et  $\mathbf{G}$  sont beaucoup plus simples à inverser que  $\mathbf{V}$ .  $\mathbf{R}$  peut la plupart du temps s'écrire sous la forme  $\mathbf{R} = \mathbf{I} \sigma_e^2$ . Son inverse se calcule alors simplement comme  $(1/\sigma_e^2) \mathbf{I}$ . Le cas de  $\mathbf{G}$  est moins immédiat et a longtemps constitué un des facteurs limitant l'utilisation du BLUP. Le problème n'a pu être résolu que grâce à la mise au point par HENDERSON (1976) d'une méthode de construction directe de l'inverse de la matrice de parenté. Cette découverte a rendu possible l'utilisation de matrices de parenté de grande taille et a permis le développement d'une méthode permettant d'évaluer l'ensemble des animaux d'une population, qu'ils aient ou non une performance : le modèle «individuel». Les animaux sans performance sont évalués à partir de performances d'apparentés.

## 4. LE MODÈLE INDIVIDUEL

### 4.1. Principe

Sur le plan technique, on inclut dans l'évaluation les animaux sans performance en ajoutant à la matrice d'incidence  $\mathbf{Z}$  des colonnes nulles. Dans notre exemple, les mâles peuvent être évalués en modifiant l'équation (6) comme suit :

$$\begin{bmatrix} y_2 \\ y_4 \\ y_6 \\ y_7 \\ y_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_3 \\ a_4 \\ a_5 \\ a_6 \\ a_7 \\ a_8 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_2 \\ e_4 \\ e_6 \\ e_7 \\ e_8 \end{bmatrix} \tag{10}$$

Les équations du modèle mixte (9) s'écrivent alors en multipliant toutes les équations par  $\sigma_g^2$  et en posant :

$$\alpha = \sigma_g^2 / \sigma_a^2 = (1-h^2)/h^2$$

$$\begin{bmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 2\alpha & \alpha & 0 & 0 & -\alpha & -\alpha & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & \alpha & 1+2\alpha & 0 & 0 & -\alpha & -\alpha & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1,5\alpha & 0,5\alpha & 0 & 0 & -\alpha & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0,5\alpha & 1+1,5\alpha & 0 & 0 & -\alpha & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -\alpha & -\alpha & 0 & 0 & 2,5\alpha & 0,5\alpha & 0 & -\alpha \\ 0 & 1 & 0 & -\alpha & -\alpha & 0 & 0 & 0,5\alpha & 1+2,5\alpha & 0 & -\alpha \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & -\alpha & -\alpha & 0 & 0 & 1+2\alpha & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & -\alpha & -\alpha & 0 & 1+2\alpha \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \\ a_1 \\ a_2 \\ a_3 \\ a_4 \\ a_5 \\ a_6 \\ a_7 \\ a_8 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} y_2+y_4 \\ y_6+y_7 \\ y_8 \\ 0 \\ y_2 \\ 0 \\ y_3 \\ 0 \\ y_6 \\ y_7 \\ y_8 \end{bmatrix} \tag{11}$$

Les solutions obtenues sont présentées et comparées aux indices de sélection classiques dans le tableau 1. Des différences sensibles peuvent exister entre estimations et, point important, si l'on décide d'éliminer les 2 femelles les plus mauvaises, le choix diffère selon la méthode. Des conséquences peuvent donc exister en matière de sélection. Nous y reviendrons.

**TABLEAU 1**  
COMPARAISON DES VALEURS GÉNÉTIQUES ESTIMÉES PAR LA MÉTHODE CLASSIQUE DES INDICES DE SÉLECTION ET LE MODÈLE INDIVIDUEL (exemple de la figure 1)

Effets	estimées des effets «bandes» et des valeurs génétiques (1)		
	Indice classique	BLUP	
«bande»	1	9,0	9,0
	2	12,0	12,0
	3	13,0	13,9
valeur génétique de l'animal	1	-	90,8
	2	101,0	100,9
	3	-	109,2
	4	99,0	99,1
	5	-	95,8
	6	97,0	86,6
	7	103,0	113,4
	8	100,0	91,2

(1) : les estimations de valeurs génétiques sont présentées sous la forme proposée par LEGAULT et al. (1971), soit  $10(10+\hat{a})$  ou  $\hat{a}$  est la valeur génétique estimée.

L'examen plus approfondi du système d'équations (11) permet de mieux comprendre la façon dont les effets des bandes de contrôle sont corrigés pour les valeurs génétiques des animaux qui les constituent. Ainsi l'effet de la bande 1 est estimé à partir de la première équation :

$$2 \hat{b}_1 + \hat{a}_2 + \hat{a}_4 = y_2 + y_4$$

soit

$$\hat{b}_1 = 1/2 \left[ (y_2 - \hat{a}_2) + (y_4 - \hat{a}_4) \right]$$

De la même façon,  $\hat{b}_2$  est corrigée pour les valeurs génétiques  $\hat{a}_4$  et  $\hat{a}_6$  des femelles 4 et 6 (2e équation). Le cas de la 3e bande est intéressant, car il illustre bien que grâce au modèle individuel et à l'utilisation des liens de parenté, il est possible même avec une seule donnée de dissocier les effets génétiques de ceux du milieu ;  $b_3$  diffère en effet de  $y_8$ , car elle tient compte du niveau génétique  $\hat{a}_8$  de l'animal 8.

Il est également extrêmement instructif de regarder d'un peu plus près la façon dont sont estimées les valeurs génétiques. Ainsi, l'équation pour l'animal 8 s'écrit :

$$\hat{b}_3 - \alpha \hat{a}_5 - \alpha \hat{a}_6 + (1+2\alpha) \hat{a}_8 = y_8$$

soit, en résolvant pour  $\hat{a}_8$  :

$$\hat{a}_8 = 1/(1+2\alpha) \left[ (y_8 - \hat{b}_3) + 2\alpha (\hat{a}_5/2 + \hat{a}_6/2) \right]$$

La valeur génétique  $\hat{a}_8$  est donc la somme de la contribution de sa performance propre corrigée pour les effets de milieu ( $y_8 - \hat{b}_3$ ) et de celle de la valeur génétique de ses ascendants  $(\hat{a}_5 + \hat{a}_6)/2$  avec un poids  $2\alpha$ .

De façon similaire, la valeur génétique de la femelle 6 peut s'écrire :

$$\hat{a}_6 = 1/(1+2,5\alpha) \left[ (y_6 - \hat{b}_2) + 2\alpha (\hat{a}_1/2 + \hat{a}_2/2) + \alpha (\hat{a}_8 - \hat{a}_5/2) \right]$$

elle s'exprime donc comme la contribution de sa performance propre corrigée et de celles des valeurs génétiques de ses parents ( $\hat{a}_1$  et  $\hat{a}_2$ ) et de son descendant ( $\hat{a}_8$ ), après correction pour la valeur génétique du conjoint ( $\hat{a}_5$ ).

De façon générale, ces 3 sources d'informations (performances propres, valeurs génétiques des ascendants et des descendants affectées des pondérations adéquates) sont les seules à entrer dans l'estimation de la valeur génétique d'un animal. Les collatéraux n'interviennent pas directement, mais sont indirectement pris en compte à travers leur influence sur la valeur génétique estimée des parents communs. Les pondérations affectées à chacune des 3 sources d'informations dépendent du nombre de parents connus. Une formulation générale est donnée par DUCROCQ (1990).

#### 4.2. Extensions

Le modèle de base «monocaractère» présenté en (6) et en (9) ne permet pas bien entendu de traiter l'ensemble des cas possibles. Ainsi, pour la prolificité des truies, plusieurs observations par animal, généralement considérées comme des répétitions d'un même caractère, sont disponibles. Les portées successives d'une truie sont corrélées par l'intermédiaire

des effets additifs des gènes, mais également par des effets génétiques non additifs et/ou des effets permanents du micro-environnement. Ceux-ci expliquent l'écart entre la répétabilité (corrélation entre les performances successives d'un animal) et l'héritabilité. Le modèle de base ne prend en compte que la fraction additive de cette corrélation, si bien que l'hypothèse d'indépendance des résiduelles est mise en défaut. Pour résoudre ce problème, on utilise un modèle avec répétabilité qui s'écrit :

$$Y = Xb + Za + Zp + e$$

$p_i$  traduit pour l'animal  $i$  un effet non transmissible, qui peut être d'origine génétique ou microenvironnementale, commun à l'ensemble de ses performances.

Une autre extension intéressante chez le porc est le cas où l'évaluation porte sur plusieurs caractères. Deux stratégies sont alors possibles. La première consiste à évaluer les animaux indépendamment pour les différentes variables. La seconde consiste à résoudre simultanément les équations du modèle individuel pour l'ensemble des caractères, en prenant en compte l'information disponible sur les corrélations génétiques entre caractères. Cette dernière approche dite «multicaractères» présente plusieurs avantages lorsque les caractères sont corrélés. Elle peut notamment accroître la précision de l'estimation des valeurs génétiques et réduire les biais liés à une sélection sur un des caractères (SCHAEFFER, 1984 ; THOMPSON & MEYER, 1986). Cependant, ce gain peut être fortement remis en cause lorsque des valeurs inexactes des corrélations génétiques sont utilisées. En outre, la taille du système d'équations augmente proportionnellement au nombre de variables. L'accroissement des temps de calcul est quant à lui beaucoup plus que proportionnel et constitue souvent le facteur limitant l'emploi de modèles multicaractères. Le problème peut être résolu lorsque toutes les performances sont mesurées sur chaque animal et décrites par le même modèle. Il est alors possible, par une transformation appropriée des données, de se ramener à un système d'équations indépendant pour chaque caractère (FOULLEY et al., 1982). L'augmentation du temps de calcul est alors au maximum proportionnelle au nombre de variables.

Quelle que soit la méthode utilisée, il restera ensuite, comme dans le cas des indices de sélection, à pondérer les estimations des valeurs génétiques pour chaque caractère par des coefficients économiques appropriés pour aboutir à un «indice BLUP» unique.

### 4.3. Aspects calculatoires

Comme nous l'avons indiqué dans le paragraphe 3, la découverte des équations du modèle mixte a permis de réduire considérablement les temps de calcul par rapport aux méthodes basées sur l'inversion de la matrice  $V$  de variances-covariances des observations. Malgré tout, le système d'équations à résoudre reste de très grande taille, puisque le nombre d'équations est égal à la somme du nombre d'animaux à évaluer et du nombre d'effets du macroenvironnement. Une résolution basée sur l'inversion directe du membre de gauche de l'équation 9 n'est le plus souvent pas envisageable. Fort heureusement, différents algorithmes de résolution indirecte très efficaces ont été mis au point ces dernières années. Ils permettent de résoudre des systèmes de très grande taille, allant jusqu'à plusieurs millions d'équations dans le cas par

exemple de l'évaluation des bovins laitiers en France (DU-CROCQ et al., 1990)

Sans insister sur ces techniques de calcul, signalons qu'elles relèvent de 3 principes différents. Le premier consiste à ne résoudre les équations que pour les effets qui nous intéressent. Il suffit pour cela d'exprimer les effets inintéressants en fonction de ceux à estimer et de les substituer ou les «absorber» (d'où le nom de technique d'absorption) dans les équations correspondantes. Le second consiste à voir si le système d'équations ne peut pas être découpé en plusieurs systèmes plus petits qui pourraient être résolus de manière presque indépendante. Enfin, le troisième consiste à fixer des valeurs arbitraires (0) pour l'ensemble des effets et à résoudre successivement les équations à partir de ces valeurs. Puis on recommence en utilisant les estimations obtenues et ainsi de suite. Cette méthode est dite itérative et chaque résolution est appelée «itération». On arrête le processus lorsque les estimations n'évoient plus d'une itération à l'autre, ce qui signifie que l'on a trouvé les solutions. En pratique, ces trois techniques sont souvent utilisées simultanément pour la résolution des grands systèmes d'équations.

## 5. INTÉRÊT ET LIMITES DU MODÈLE INDIVIDUEL CHEZ LE PORC.

### 5.1. Intérêt

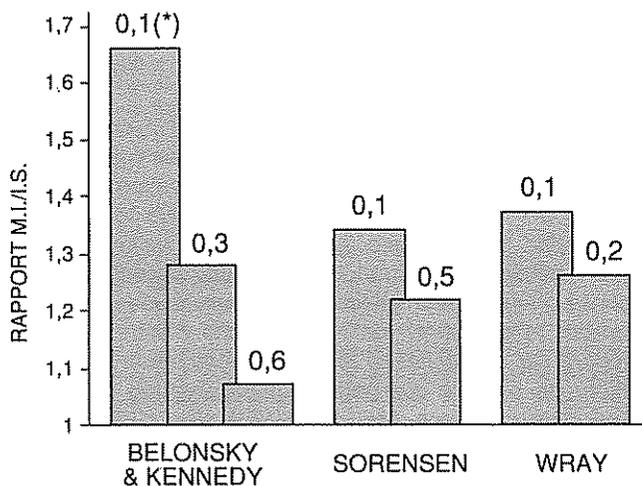
L'intérêt majeur du modèle individuel est bien entendu de permettre une estimation plus précise des valeurs génétiques. Le gain provient à la fois d'une meilleure estimation des effets du macroenvironnement et d'une utilisation plus complète de l'information généalogique. Cette meilleure estimation des valeurs génétiques se traduit par un accroissement de la réponse attendue à la sélection. Plusieurs études ont tenté d'estimer le gain ainsi réalisé. Certaines d'entre elles ont comparé sur des données réelles, généralement issues de stations de contrôle des performances, diverses méthodes d'évaluation génétique. Ainsi, CARLSON et al. (1984) obtiennent une réduction considérable (de l'ordre de 60%) de la variance d'erreur de prédiction en utilisant un modèle individuel au lieu d'un indice de sélection classique sur des données de station de contrôle individuel. MABRY et al. (1987), KEELE et al. (1988) et VAN HOFSTRAETEN et VANDEPITTE (1988) rapportent quant à eux des corrélations de rang inférieures à l'unité entre indices de sélection classiques et indices BLUP, mais sans quantifier l'avantage lié à une utilisation du modèle individuel.

D'autres études (BELONSKY et KENNEDY, 1988 ; SORENSON, 1988 ; WRAY, 1988) sont au contraire basées sur des données simulées. Elles s'avèrent de façon générale plus informatives, en permettant notamment d'étudier une gamme de situations plus étendue et de comparer les réponses attendues à la sélection. Leurs principaux résultats sont présentés sur la figure 2. Notons qu'ils ne sont pas directement comparables entre études, car les bases de comparaisons diffèrent : il s'agit d'un indice sur performances propres chez BELONSKY et KENNEDY (1988) et WRAY (1988), d'un indice incluant les performances propres, celles de collatérales et éventuellement de descendants chez SORENSON (1988). Il apparaît néanmoins clairement que le modèle individuel apporte un gain en progrès génétique attendu important et d'autant plus marqué que l'héritabilité du caractère est faible. Ce phénomène s'explique en grande partie par l'augmentation

du poids relatif des apparentés dans l'indice, qu'il soit classique ou BLUP, lorsque l'héritabilité diminue. Le gain dépend également des liens de parenté entre animaux soumis à des effets macroenvironnementaux différents. C'est en effet par l'intermédiaire de ces liens de parenté (ou connexions) que l'on corrige les effets du milieu pour les valeurs génétiques. S'il n'existe par exemple pas de liens de parenté entre 2 élevages, il n'est pas possible de dissocier les parts respectives des effets génétiques et de milieu dans la différence entre élevages. L'insémination artificielle constitue un outil privilégié pour créer des liens ou connexions entre élevages (FOULLEY et al., 1984).

FIGURE 2

COMPARAISON (RAPPORT) DES RÉPONSES À UNE SÉLECTION BASÉE SUR UN MODÈLE INDIVIDUEL (M.I.) OU UN INDICE DE SÉLECTION CLASSIQUE (I.S.) (D'APRÈS BELONSKY ET KENNEDY, 1988, SORENSEN, 1988 ET WRAY, 1988)



légende : (\*) : héritabilité.

Les autres avantages du modèle individuel sont les conséquences de cette meilleure estimation des effets génétiques et du milieu. Parmi ceux-ci, citons en particulier la possibilité de mieux estimer le niveau génétique des élevages et de contrôler régulièrement le progrès génétique réalisé.

## 5.2. Limites

Le premier inconvénient du modèle individuel reste probablement sa complexité. Toutefois, le problème majeur ne se situe pas tant au niveau du calcul des indices BLUP proprement dits qu'à celui de la gestion de l'information. Le nombre d'animaux à évaluer en station et dans les élevages de sélection et de multiplication est de l'ordre de quelques dizaines de milliers, chiffre relativement réduit par rapport à d'autres espèces, par exemple aux millions de vaches laitières à évaluer chaque année. La taille du système d'équations à résoudre peut donc être considérée comme moyenne et sa résolution ne pose à l'heure actuelle pas de difficulté majeure.

Par contre, une particularité importante de l'espèce porcine est la décentralisation de l'information et des décisions de sélection, ainsi que la rapidité avec laquelle ces décisions de sélection sont prises et deviennent effectives. Les délais sont par exemple très courts entre la fin du contrôle d'un verrat en station et sa vente. Dans ce contexte, l'emploi d'un modèle individuel, qui suppose une centralisation des données, puis des manipulations qui restent malgré tout assez complexes et enfin un retour à la source de l'information élaborée (des indices) pose un problème logistique important. Pour l'évaluation des verrats en station, la tâche est loin d'être insurmontable, compte tenu du nombre limité de sources d'information. Elle est beaucoup plus délicate pour l'évaluation en ferme, que ce soit pour la prolificité ou pour les caractères de croissance-carcasse. Avec une bonne discipline des éleveurs, on peut envisager une périodicité de traitement importante (mensuelle?). Mais, même ainsi, il est vraisemblable qu'une partie de l'information sera obsolète au moment de sa parution. Une approche différente, proposée et mise en place par les chercheurs canadiens, apparaît séduisante à bien des égards. Une évaluation globale est réalisée tous les 3 mois. Les solutions ainsi obtenues permettent de comparer les élevages et servent de base à une évaluation intra-troupeau réalisée de façon décentralisée. Les problèmes de délai sont ainsi pratiquement résolus, aussi bien pour la centralisation des données que pour la mise à disposition des indices.

Un autre problème majeur tient au faible développement en France de l'insémination artificielle. Comme nous l'avons vu, un intérêt essentiel du modèle individuel vient de la possibilité de mieux estimer les effets du macroenvironnement, notamment les effets «élevage». Il suppose toutefois l'existence de connexions entre élevages par l'intermédiaire des liens de parenté.

Les échanges de reproducteurs entre élevages étant réduits chez le porc, les connexions entre troupeaux ne pourront être assurées que par l'intermédiaire des mâles d'insémination artificielle utilisés dans plusieurs élevages. Signalons qu'une situation similaire existe dans d'autres espèces. Elle a notamment conduit dans certaines races bovines bouchères à la mise en place d'un programme «de connexion» basé sur une utilisation raisonnée de la semence de taureaux d'insémination artificielle (FOULLEY et al., 1984).

Notons enfin que l'avantage du modèle individuel résulte en partie d'une meilleure utilisation de l'information généalogique (comme indiqué en 5.1.). Cela implique des garanties de fiabilité des parentés, et donc un système de contrôle des filiations qui aujourd'hui n'existe pas en France pour l'espèce porcine.

## CONCLUSION

Dans un contexte économique dont l'une des caractéristiques essentielles est une concurrence de plus en plus exacerbée, la filière porcine française se doit, pour espérer rester compétitive, de maîtriser et d'utiliser au mieux l'ensemble des innovations techniques dont elle peut disposer. Pour les éleveurs de porcs, disposer d'animaux plus performants et mieux adaptés aux besoins du marché reste plus que jamais une priorité.

L'amélioration des méthodes d'évaluation génétique des animaux constitue l'une des innovations qui devraient aider les

producteurs de porc à atteindre de façon plus efficace cet objectif de compétitivité.

Le développement et la mise au point d'une évaluation basée

sur le modèle individuel ne sont certes pas faciles. Mais là ne réside pas la difficulté essentielle. C'est pour une grande part la qualité de l'outil collectif de récolte et de gestion de l'information qui déterminera l'efficacité de ces nouvelles méthodes.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BELONSKY G.M., KENNEDY B.W., 1988. *J. Anim. Sci.*, 66, 1124-1131.
- CARLSON J.P., CHRISTIAN L.L., ROTHSCHILD M.F., WILLHAM R.L., 1984. *J. Anim. Sci.*, 59, 934-940.
- DUCROCQ V., 1990. INRA Prod. Anim. (à paraître)
- DUCROCQ V., BOICHARD D., BONAÏTI B., BARBAT A., BRIEND M., 1990. *J. Dairy Sci.* (à paraître)
- FOULLEY J.L., CALOMITI S., GIANOLA D., 1982. *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 14, 309-326.
- FOULLEY J.L., BOUIX J., GOFFINET B., ELSEN J.M., 1984. In : *Insémination artificielle et amélioration génétique : bilan et perspectives critiques*. Toulouse-Auzeville, France, 23-24 Novembre 1983. Ed. INRA Publ. 1984 (Les colloques de l'INRA, n° 29).
- GUEBLEZ R., LEGAULT C., DAGORN J., LE HENAFF G., 1988. *Journées Rech. Porcine en France*, 20, 305-308.
- HAZEL L.N., 1943. *Genetics*, 28, 476-490.
- HENDERSON C.R., 1952. In : J.W. GOWEN (éd.) *Heterosis*, 352-370. Iowa State College Press, Ames Iowa.
- HENDERSON C.R., 1963. In : W.D. HANSON, H.F. ROBINSON (Eds). *Statistical genetics and plant breeding* p 141-163. National Academy of Science - National Research Council, Publ. 892 Washington, DC.
- HENDERSON C.R., 1973. In : *Proceedings of the Animal Breeding and Genetics Symposium in honor of Dr. J.L. Lush*, Blacksburg, Virginia. August 1972, 10-41. American Society of Animal Science, Champaign, Illinois.
- HENDERSON C.R., 1976. *Biometrics*, 32, 69-84.
- HILL W.G., 1985. *Z. Tierz. Züchtungsbiol.*, 102, 161-173.
- HUDSON G.F.S., KENNEDY B.W., 1985. *J. Anim. Sci.*, 61, 83-91.
- KEELE J.W., JOHNSON R.K., YOUNG L.D., SOCHA T.E., 1988. *J. Anim. Sci.*, 66, 3040-3048.
- LEGAULT C., MOLENAT M., STEIER G., TEXIER C., ZICKLER E., 1971. *Journées Rech. Porcine en France*, 3, 11-17.
- MABRY J.W., BENYSHEK L.L., JOHNSON M.H., LITTLE D.E., 1987. *J. Anim. Sci.*, 65, 56-62.
- MALECOT G., 1948. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson, Paris.
- OLLIVIER L., 1981. *Eléments de génétique quantitative*. Masson, Paris.
- OLLIVIER L., 1988. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 74, 3-7.
- OLLIVIER L., RUNAVOT J.P., DAGORN J., GUEBLEZ R., JEHANNO J., KERISIT R., LEGAULT C., MOLENAT M., SELLIER P., 1986. *Journées Rech. porcine en France*, 18, 203-226.
- SCHAEFFER L., 1984. *J. Dairy Sci.*, 67, 1567-1580.
- SMITH H.F., 1936. *Annals of Eugenics*, 7, 240-250.
- SORENSEN D.A., 1988. *Livest. Prod. Sci.*, 20, 135-148.
- THOMPSON R., MEYER K., 1986. *Livest. Prod. Sci.*, 15, 299-313.
- VAN HOFSTRAETEN W., VANDEPITTE W., 1988. *Revue de l'Agriculture*, 41, 914-921.
- WRAY N., 1988. *Anim. Prod.*, 46, 486.

