

ANALYSE GENETIQUE DE LA FERTILITE ET DE L'ECLOSABILITE CHEZ LA POULE PONDEUSE

Besbès Badi, Protais Michel

Institut de Sélection Animale, B.P. 27, 35220 Châteaubourg

Résumé

La fertilité et l'éclosabilité, exprimées en pourcentage d'œufs fertiles ou éclos, sont généralement considérées comme des caractères 'repro' mâle, pour le premier, et femelle, pour le second. Cette approche néglige l'interaction entre les gamètes mâles et femelles pour produire un zygote viable et le potentiel de celui-ci à se développer. Nous proposons une nouvelle approche d'analyse qui les traite comme des caractères de l'embryon avec une composante maternelle. Cette approche utilise l'information de base qui est de nature binaire grâce à l'emploi du modèle à seuils. Une application sur des données de ponte est présentée.

Abstract

Genetic analysis of fertility and hatchability in laying hens

Fertility and hatchability, expressed in percent of fertile or hatched eggs, are generally considered as traits of the parents. This approach ignores the interaction of a male and a female gamete to produce a viable zygote and the potential of the latter to develop. We propose a new approach that considers these traits as traits of the embryo with maternal effect. This approach uses a binary type information, based on the threshold model. An application to laying hens data is presented.

Introduction

L'objectif de la sélection ponte est de produire des œufs de qualité au moindre coût. Plusieurs critères sont donc considérés. Les plus importants sont: la productivité numérique, le poids de l'œuf, la solidité de la coquille, l'indice de consommation. Mais, le succès d'une souche dépend aussi des niveaux de fertilité et d'éclosabilité, notamment chez les parentales et grand-parentales. Malgré leur importance, ces caractères de "fitness" ont été peu étudiés et les estimations de leurs paramètres génétiques sont plutôt rares. Ceci s'explique par:

1. Une complexité génétique

La fertilité est étudiée essentiellement pour améliorer le comportement sexuel des coqs. Pour les poules, l'analyse de la fertilité doit tenir compte de l'interaction entre les gamètes mâles et femelles pour produire un zygote viable. L'éclosabilité, ou développement de ce zygote, est un caractère de l'embryon avec une forte composante maternelle (Gowe et al., 1993).

Les effets de la consanguinité et du croisement sur ces deux caractères sont bien connus par les sélectionneurs et indiquent vraisemblablement un effet de dominance non négligeable. Enfin, des gènes majeurs affectant ces caractères ont été reportés par Mérat (1990) et Froman et al. (1992).

2. Une complexité statistique

La donnée de base est de nature binaire mais le plus souvent, on utilise le pourcentage d'œufs fertiles ou éclos dont la distribution est fortement dissymétrique. Dans les deux cas, les méthodes d'évaluation et d'estimation des paramètres génétiques basées sur le modèle linéaire gaussien peuvent être biaisées.

Nous proposons d'estimer les paramètres génétiques de la fertilité et de l'éclosabilité à l'aide du modèle à seuils appliqué aux données binaires. Pour ce faire, deux modèles d'analyse sont testés. Nous discuterons ensuite l'intérêt de cette approche par rapport à la méthode classique basée sur l'utilisation du modèle linéaire et des données exprimées en pourcentage.

Materiel et méthodes

Données

Les données de 7 générations ont été utilisées, soit au total 129450 œufs mis en incubation, issus de 2400 mères et 520 pères, et réparties sur 100 lots d'éclosion.

La fertilité et l'éclosabilité sont traitées comme des caractères "tout-ou-rien"; les deux catégories de réponse sont fertile vs non fertile et éclos vs non éclos. On définit comme non fertile tout œuf clair à

18 jours d'incubation. Il s'agit donc d'une infertilité apparente car elle inclut la mortalité embryonnaire précoce. Pour l'éclosabilité, on ne considère que les œufs mis en éclosoir, donc fertiles.

Modèles d'analyse

Le concept du modèle à seuils est très simple: on suppose que la réponse observée, œuf éclos (fertile) ou non, dépend d'une variable sous-jacente continue, distribuée selon une loi normale et munie d'un seuil: selon la valeur de la variable sous-jacente par rapport au seuil, la réponse observée appartient à l'une ou à l'autre des catégories. Deux modèles de complexité croissante ont été utilisés pour décrire la variable sous-jacente y.

Modèle I

$y_{ijl} = x'_{ijl}\beta + s_i + t_j + e_{ijl}$

Modèle II

$y_{ijkl} = x'_{ijkl}\beta + s_i + t_j + d_{jk} + e_{ijkl}$

B est le vecteur des effets fixes lot d'éclosion du poussin et âge de la mère. Ce dernier a 2 niveaux et permet de corriger l'effet de l'âge de la poule sur la qualité de l'œuf (poids, coquille, etc...) et par conséquent sur la fertilité et l'éclosabilité.
 s_i est l'effet aléatoire du père du poussin ou "coq de service" tel que $s = \{s_i = \frac{1}{2} A_{oi}\} \sim N(0, A \sigma_s^2)$;
 t_j est l'effet aléatoire du grand-père maternel du poussin ou "père de poule" tel que $t = \{t_j = \frac{1}{4} A_{oj} + \frac{1}{2} A_{mj}\} \sim N(0, A \sigma_t^2)$ et $cov(s, t) = A \sigma_{st}$;
 d_{jk} est l'effet aléatoire de la poule k intra père j tel que $d = \{d_{jk} = (\frac{1}{2} A_{ok} - \frac{1}{4} A_{oj}) + (A_{mk} - \frac{1}{2} A_{mj}) + e_p\} \sim N(0, I \sigma_d^2)$. e_p est l'effet d'environnement permanent affectant les performances successives d'une poule. Les deux premiers termes de d_{jk} sont les parts des effets directs et maternels transmis par la mère non expliqués par l'effet grand-père maternel.

A est la matrice de parenté entre mâles. σ_s^2 , σ_t^2 , σ_d^2 sont les variances relatives aux effets s_i , t_j et d_{jk} et σ_{st} la covariance entre les effets "coq de service" et "père de poule" d'un même mâle. Ces composantes sont estimées par la méthode de maximum de vraisemblance marginale. Le programme GFCAT (Manfredi, 1990) est utilisé.

L'effet coq de service représente à la fois un effet paternel et un effet embryonnaire alors que le grand-père maternel désigne l'effet des gènes de la poule transmis à l'embryon (effet direct) et l'effet des gènes de la poule conditionnant la qualité de l'œuf (effet maternel). L'effet mère traduit le phénomène de répétabilité.

Paramètres génétiques à estimer

Avec le modèle à seuils, les paramètres génétiques sont exprimés dans l'unité d'écart-type résiduel du modèle considéré et sont donc non comparables. Pour pouvoir les comparer, on les exprime dans l'unité du modèle le plus complet (modèle II). Ces modèles permettent d'estimer les (co)variances des effets génétique additif direct et maternel (σ_{Ao}^2 , σ_{Am}^2 , σ_{Aom}). De plus, Le modèle II permet d'estimer la variance de l'environnement permanent maternel σ_{ep}^2 .

Les héritabilités directe et maternelle et la répétabilité sur l'échelle observée ($h_{o[0,1]}^2$, $h_{m[0,1]}^2$, $r_{[0,1]}^2$) sont obtenues selon la relation de Dempster et Lerner (1950).

Résultats

Comparaison entre les modèles d'analyse

L'introduction de l'effet mère dans le modèle a entraîné une baisse sensible de la composante grand-père maternel, surtout pour la fertilité. Cet effet mère s'avère une source de variation importante (tableau 1). Les variances totales étant similaires pour les deux modèles, il apparaît clairement que le modèle II explique mieux la variabilité génétique de ces caractères. Par conséquent, seuls les résultats correspondant à ce modèle seront présentés par la suite.

TABLEAU 1: Les composantes de la variance relatives aux deux modèles d'analyse I et II.

Caractère		σ_s^2	σ_{st}	σ_t^2	σ_d^2	σ_y^2
Fertilité	I	0,29 (0,33)	0,04 (0,04)	0,17 (0,19)	-	1,46
	II	0,27	-0,10	0,04	0,33	1,64
Eclosabilité	I	0,04 (0,04)	0,01 (0,01)	0,07 (0,07)	-	1,11
	II	0,02	0,00	0,03	0,13	1,17

Les paramètres en caractères italiques sont exprimés en unité d'écart-type résiduel du modèle II alors que les paramètres en caractères standards sont exprimés en unité d'écart-type résiduel du modèle correspondant

Estimation des paramètres génétiques

Le tableau 2 montre que les héritabilités sont nettement plus élevées sur l'échelle sous-jacente. Sur l'échelle observée, ces héritabilités sont comprises entre 2 et 27% et se trouvent dans la gamme des valeurs déjà publiées (Kinney, 1969; Liljedahl et al., 1979; Chaudhary et al., 1984).

Cependant, contrairement à ces dernières, la fertilité apparaît nettement plus héritable que l'éclosabilité.

Ce tableau montre également un effet maternel non négligeable, mais surtout une forte répétabilité qui, dans le cas de l'éclosabilité, compense la faible héritabilité. Plusieurs auteurs ont fait allusion à la présence d'effet maternel pour ces caractères mais, à notre connaissance, ce dernier n'a jamais été estimé.

TABEAU 2: paramètres génétiques estimés sur l'échelle sous-jacente et l'échelle observée

Paramètres génétiques	Caractères	
	Fertilité	Eclosabilité
σ_A^2	1.10	0.07
σ_{AM}	-0.59	-0.02
σ_M^2	0.46	0.11
σ_{ep}^2	0.22	0.05
h_o^2	0.67	0.06
$h_{o[u,1]}^2$	0.27	0.02
h_m^2	0.28	0.09
$h_{m[u,1]}^2$	0.11	0.04
r^2	0.64	0.19
$r_{[u,1]}^2$	0.26	0.08

$$\sigma_{Ao}^2 = 4\sigma_s^2, \quad \sigma_{Am}^2 = \sigma_s^2 - 4\sigma_{st} + 4\sigma_t^2.$$

$$\sigma_{Aom} = -2\sigma_s^2 + 4\sigma_{st} \quad \text{et} \quad \sigma_{ep}^2 = \sigma_d^2 - 3\sigma_t^2$$

Discussion

La plupart des estimations des paramètres génétiques sont basées sur les hypothèses classiques et fondamentales de la génétique quantitative pour les caractères polygéniques à déterminisme purement additif via un modèle linéaire à erreur distribuée normalement. Or, ceci n'est pas le cas des pourcentages d'œufs fertiles ou éclos (voir figure 1). Afin de mieux les satisfaire, on a eu recours à des transformations de type arcsin (Chaudhary et al., 1984) ou box-cox (Beaumont, 1992). Ces dernières ont permis de se rapprocher de la situation normale mais sans modifier les estimations des paramètres génétiques. De même, ces différentes analyses considèrent la fertilité et l'éclosabilité comme des caractères 'repro', négligeant ainsi les effets de l'interaction entre les gamètes mâles et femelles ainsi que les effets directs et maternels qui conditionnent l'évolution de l'œuf en poussin. A notre avis, seule la donnée de base, de nature binaire, permet de dissocier ces différents effets. Or, là aussi, l'application de méthodes statistiques basées sur le modèle linéaire telles que le BLUP ou le REML, pose des difficultés liées à la dépendance entre la

fréquence et la variance (Gianola, 1982; Foulley et al., 1990), d'où le recours au modèle à seuils (Gianola et Foulley, 1983).

Lorsque l'incidence du caractère est homogène entre les différentes classes (combinaison des effets fixes) et voisine de 50%, le modèle linéaire et le modèle à seuils donnent des résultats similaires. En revanche, lorsque l'incidence est extrême (<0.20) et l'héritabilité observée est faible, comme c'est le cas dans cette étude, le modèle à seuils doit être utilisé (Meijering et Gianola, 1985).

L'effet mère représente une source de variation importante, son inclusion s'avère donc primordiale pour une analyse adéquate de la variabilité génétique. Ce résultat est plus lié à la structure de la population avicole (grandes familles de pleins frères) qu'au caractère analysé. Le modèle retenu (II) permet de se rapprocher d'un modèle animal classique en ce qui concerne la structure de parenté, mais le dépasse par la prise en compte d'une contribution asymétrique des deux parents (effets fœtaux et maternels).

L'infertilité est l'échec de l'union des gamètes mâles et femelles. Comme les poules sont reproduites par insémination artificielle, l'infertilité est attribuée à 1) une mauvaise qualité du sperme, 2) une mortalité embryonnaire précoce (effet direct) et/ou 3) une mauvaise qualité de l'œuf (effet maternel). Or, le modèle génétique décrit ci-dessus ne prend pas en compte la première composante, ce qui explique la surestimation de la variance père et par voie de conséquence des paramètres génétiques de la fertilité. Il faudrait donc soit mettre au point un test de qualité de sperme, soit réaliser un mirage en début d'incubation, le plus précocement possible.

L'asymétrie de la distribution des solutions de l'effet père ou "coq de service" (figure 2) confirme l'idée que cette surestimation est due à un problème de fertilité de certains coqs qui de surcroît sont apparentés entre eux. Certains auteurs (Gowe et al., 1993, Frakham, 1990, Schmidt et al., 1994) attribuent cette asymétrie à la présence de gènes majeurs récessifs, ségrégeant à une faible fréquence et affectant négativement ce caractère. Mais, la quasi-normalité des solutions de l'effet grand-père maternel d'une part et de celles de l'effet père dans le cas de l'éclosabilité d'autre part, ne confirme pas cette hypothèse.

Généralement, la sélection pour la fertilité et l'éclosabilité est basée sur l'élimination des familles ayant les plus mauvaises performances. D'après les rapports publiés (Gowe et al., 1993, Frakham, 1990, Schmidt et al., 1994), cette approche permet de les maintenir à un niveau adéquat sans réduire la pression de sélection exercée sur les caractères

principaux. L'élimination des animaux situés en queue de distribution en se basant non pas sur leur valeur phénotypique mais sur leur index sous-jacent permettrait d'espérer un progrès génétique plus important grâce à une meilleure précision de l'évaluation et donc une meilleure efficacité de la sélection.

Conclusion

Les caractères de "fitness" (fertilité, éclosabilité) peuvent être améliorés par un choix adéquat des reproducteurs. L'approche proposée dans cette étude permet de satisfaire les conditions nécessaires pour réaliser un tel choix. D'un point de vue génétique, l'hypothèse de normalité sur l'échelle sous-jacente s'accorde bien avec celle d'un déterminisme polygénique, classiquement adoptée dans l'étude des caractères quantitatifs. Les résultats obtenus ne remettent pas en cause cette hypothèse.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier J.L. Foulley et E. Manfredi pour leur contribution dans la réalisation de cette étude.

Références

- Beaumont C., 1992. *Can. J. Anim. Sci.* 72, pp 193.
 Chaudhary M.L., Sandhu J.S., Brah G.S., 1984. *Z. Tier. Züch.* 101, pp 359.
 Dempster E.R., Lerner I.M., 1950. *Genetics* 35, pp 212.
 Foulley J.L., Gianola D., Im S., 1990. in *Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock* (Gianola D. Hammond K., eds). Springer-Verlag, Heidelberg, pp 361.
 Frakham R., 1990. *Genet. Res.* 56, pp 35.
 Froman D.P., Kirby J.D., Al-Aghbari A.M., 1992. *Poultry Sci.* 71, pp 1939.
 Gianola D., 1982. *J. Anim. Sci.* 54, pp 1079.
 Gianola D., Foulley J.L., 1983. *Génét. Sél. Evol.* 15, 201.
 Gowe R.S., Fairfull R.W., McMillan I., Schmidt G.S., 1993. *Poultry Sci.* 72, 1433.
 Kinney T. B. Jr., 1969. in: *Agric. Handbook No. 363*. U.S.D.A., Washington.
 Liljedahl L.E., Kolstad N., Sorensen P., Maijala K., 1979. *Acta Agric. Scand.* 29, pp 273.
 Manfredi E., 1990. Thèse de Docteur en Sciences, Univ. Paris Sud, Orsay.
 Meijering A., Gianola D., 1985. *Génét. Sél. Evol.* 17 (1), pp 115.
 Mérat P., 1990. in: *Poultry Breeding and Genetics*. R. D. Crawford (eds). Amsterdam, pp 429.
 Schmidt G.S., Figueiredo E.A.P., Ledur M.C., Fairfull R.W., 1994. *Proc. 5th World Congr. Genet. Appl. Livestock Prod.* 18, pp 17.

FIGURE 1 Distribution de la fertilité et de l'éclosabilité femelles exprimées en pourcentage

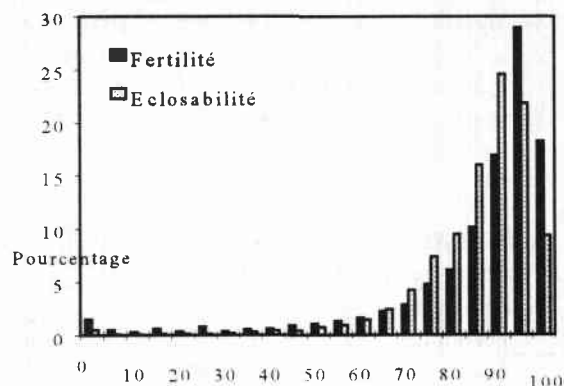


FIGURE 2: Distribution de l'effet père ou "coq de service" dans le cas de la fertilité

