

Interactions géniteur \times population des partenaires I. - Définition d'indicateurs

J.-M. BRUN

*I.N.R.A., Station d'Amélioration génétique des Animaux, Centre de Recherches de Toulouse,
B.P. 12, F 31320 Castanet-Tolosan*

Résumé

Nous postulons l'existence d'interactions entre le génotype d'un géniteur et la population de ses partenaires, consistant en une différence de classement des géniteurs sur descendance et en une différence de variabilité entre les descendances de ces géniteurs selon la population partenaire. Nous étendons ainsi la notion d'interaction génotype \times milieu, en considérant une population comme un milieu, de nature génétique en l'occurrence. Ce milieu a deux composantes, l'une liée aux gènes transmis par la population à ses descendants, l'autre aux gènes responsables d'effets indirects sur les descendants. Nous proposons un modèle de cette interaction (en nous limitant au cas où des mâles appartenant à une population P_a se reproduisent en panmixie avec des femelles de deux populations, la population P_a elle-même et une autre population P_b) proche de la conception de FALCONER (1952) et nous en définissons les paramètres : la corrélation entre les effets additifs d'un géniteur intra-population et en croisement ainsi que les variances de ces effets. Nous étudions ensuite la signification génétique de ces paramètres à la lumière de modèles génétiques connus. Enfin, nous proposons des modèles d'estimation de ces paramètres en distinguant les estimations utilisant un modèle génétique et les estimations qui s'en dispensent. Ces paramètres nous serviront d'indicateurs pour rechercher et étudier expérimentalement l'interaction géniteur \times population partenaire, un phénomène qui a des implications dans la question du choix d'une méthode de sélection pour améliorer le croisement de deux populations.

I. Introduction

L'expression phénotypique d'une différence génétique donnée peut varier selon le milieu ; on dit alors qu'il y a interaction entre le génotype et le milieu. Celle-ci a deux composantes (ROBERTSON, 1959) : la première est une variation entre milieux du classement des différents génotypes, la seconde une différence entre milieux de la variabilité entre ces génotypes. Les interactions que l'on considère classiquement mettent en jeu des individus ou des populations face à des milieux externes (conditions climatiques ou régime alimentaire par exemple). On postule ici l'existence d'autres phénomènes d'interaction qui seraient à l'œuvre quand des géniteurs d'un type génétique donné sont accouplés avec des partenaires du même ou d'autres types génétiques. Dans ces situations, on observait alors soit une différence de classement des géniteurs sur descendance, soit une différence de variabilité entre leurs descendances selon le type génétique des partenaires, c'est-à-dire, selon la population partenaire. Nous

parlerons d'interactions entre génotype individuel et population partenaire, ce qui revient, en termes d'interaction génotype-milieu à considérer une population comme un milieu, de nature génétique en l'occurrence. Ce milieu a deux composantes, l'une liée aux gènes transmis par la population partenaire et qui ont un effet direct sur le caractère considéré, l'autre liée aux effets indirects de cette population, comme les effets maternels. Les interactions éventuelles vont s'exprimer au niveau de la descendance des géniteurs considérés ; ce n'est pas leur génome tout entier qui interagit avec le milieu mais le génome de leurs gamètes et éventuellement la part de leur génome responsable d'effets indirects sur leur descendance. Le fait, établi en génétique des populations, que les effets génétiques et la valeur sélective des gènes peuvent dépendre de leur contexte génotypique (DOBZHANSKY, 1957) milite en faveur de la possibilité de telles interactions.

Notre objectif premier a été d'en vérifier l'existence par une analyse bibliographique d'un ensemble de résultats expérimentaux exploitables dans ce sens. Au préalable, il nous fallait définir des indicateurs de cette interaction. C'est l'un des buts de cette publication où l'on propose dans un premier temps, un modèle de cette interaction dans le cas de deux milieux génétiques, permettant d'en définir des indicateurs. Dans un deuxième temps, nous en étudions la signification génétique, à la lumière de modèles génétiques existants (KEMPTHORNE, 1957 ; GRIFFING, 1962). Enfin, nous proposons des modèles d'estimation de ces indicateurs.

*A. Modèle de l'interaction (génotype d'un géniteur) × (population partenaire)
et définition d'indicateurs*

On pourrait représenter l'interaction entre un géniteur i (d'une population donnée) et sa population partenaire j par un modèle du type :

$$\Gamma_{ij} = g_i + P_j + (gP)_{ij}$$

Γ_{ij} étant la valeur de la descendance d'un géniteur i accouplé avec tous les partenaires possibles de la population j , g_i et P_j , les effets additifs du géniteur i et de la population j et $(gP)_{ij}$ représentant l'interaction géniteur × population partenaire.

Nous adopterons une autre conception de l'interaction, susceptible d'être interprétée en génétique quantitative, en considérant comme des caractères différents, les expressions d'un géniteur en croisement avec différentes populations partenaires, présentant entre eux une corrélation d'autant plus forte qu'il y a moins d'interaction.

Nous nous limitons au cas où des mâles appartenant à une population P_a se reproduisent en panmixie avec des femelles de deux populations, la population P_a elle-même et une autre population, P_b . Nous caractérisons ces populations par la loi de probabilité des différents génotypes possibles qui déterminent la réalisation, par les descendants de ces géniteurs, d'un caractère quantitatif. Le génotype d'un géniteur peut éventuellement avoir une composante responsable d'un effet maternel.

Ces accouplements définissent entre les génotypes des mâles de P_a et ceux des femelles de P_a et de P_b deux plans d'accouplements analogues à des plans factoriels (fig. 1). Nous obtenons deux populations de descendants, P_{aa} issue d'accouplements intra-population P_a et P_{ab} issue d'accouplements entre mâles de P_a et femelles de P_b .

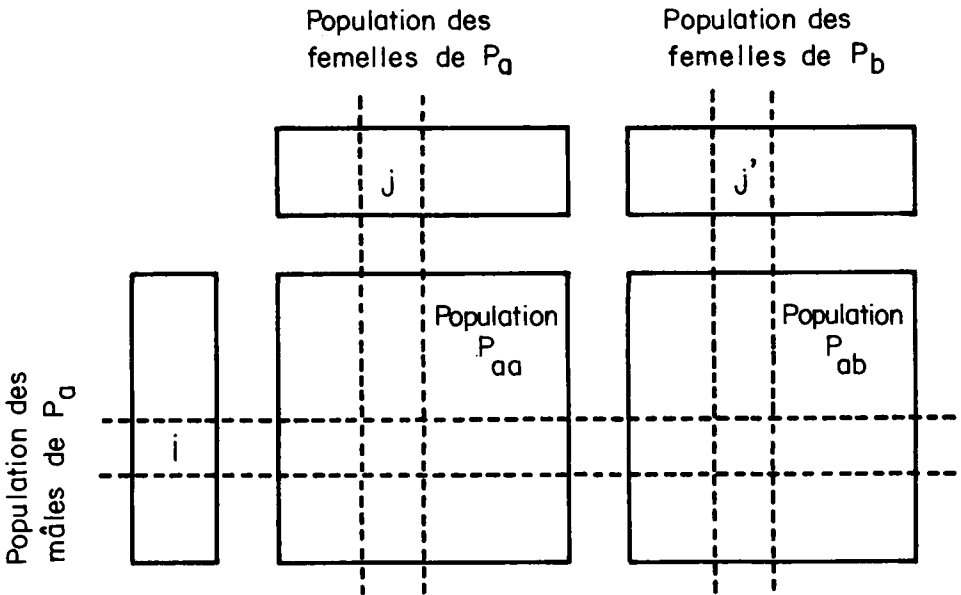


FIG. 1

Plans factoriels d'accouplements entre génotypes des populations P_a et P_b conduisant aux populations P_{aa} et P_{ab} .

Factorial mating plan between genotypes of populations P_a and P_b leading to P_{aa} and P_{ab}

Soit ${}_{aa}X$ la variable aléatoire « valeur génotypique » pour le caractère considéré d'un individu I_{aa} pris au hasard dans P_{aa} .

Et soit ${}_{ab}X$ celle d'un individu I_{ab} pris au hasard dans P_{ab} .

Les indices placés avant « X » indiquent dans l'ordre la population d'origine du père et de la mère de l'individu.

Nous supposons que ces variables sont centrées. Leur caractère aléatoire provient du choix au hasard des parents et ceux-ci étant choisis, du choix de leurs gamètes.

On définit les variables aléatoires suivantes, G et G^* étant respectivement le génotype du père et de la mère :

$${}_{aa}Y = E ({}_{aa}X/G \text{ et } G^*) \quad \text{et} \quad {}_{ab}Y = E ({}_{ab}X/G \text{ et } G^*)$$

$${}_{aa}\Gamma = E ({}_{aa}X/G) \quad \text{et} \quad {}_{ab}\Gamma = E ({}_{ab}X/G)$$

$${}_{aa}\Gamma^* = E ({}_{aa}X/G^*) \quad \text{et} \quad {}_{ab}\Gamma^* = E ({}_{ab}X/G^*)$$

Si G peut représenter, dans les différentes expressions, le génotype d'un même père, le symbole G^* désigne au contraire au moins deux mères, l'une dans P_a , l'autre dans P_b .

Définition des indicateurs de l'interaction

Nous définissons un indicateur pour chacune des deux composantes de l'interaction : la corrélation entre les variables ${}_{aa}\Gamma$ et ${}_{ab}\Gamma$ pour indiquer la différence de classement (sur descendance) des géniteurs mâles de P_a selon la population partenaire.

Le couple $\text{var}({}_{aa}\Gamma)$, $\text{var}({}_{ab}\Gamma)$ comme indicateur de la différence de variabilité des descendance selon la population partenaire.

Nous définissons de façon analogue les indicateurs de l'interaction (femelle de P_a) \times (Population partenaire), à partir des variables ${}_{aa}\Gamma^*$ et ${}_{ba}\Gamma^*$ où ${}_{ba}\Gamma^*$ est $E({}_{ab}X/G^*)$, espérance de la valeur d'un individu de P_{ab} connaissant le génotype de sa mère, issue de P_a .

Propriétés des indicateurs

1. Les réalisations des espérances conditionnelles, ${}_{aa}\gamma_i = E({}_{aa}X/G = i)$ par exemple, sont les espérances de la valeur des descendants du mâle de génotype i accouplé à une femelle prise au hasard dans P_a , ce qui est la définition de l'aptitude générale à la combinaison (A.G.C.) du mâle i avec cette population. Rappelons que l'A.G.C. d'un génotype ne dépend pas seulement de sa constitution génétique mais aussi de celle de sa population partenaire.

2. Soient les écarts :

$${}_{aa}\Delta = {}_{aa}Y - ({}_{aa}\Gamma + {}_{aa}\Gamma^*) \quad (1)$$

et

$${}_{ab}\Delta = {}_{ab}Y - ({}_{ab}\Gamma + {}_{ab}\Gamma^*) \quad (2)$$

Soient par ailleurs les fonctions ${}_{aa}U(G)$, ${}_{aa}V(G^*)$, ${}_{ab}U(G)$, ${}_{ab}V(G^*)$, et les écarts

$${}_{aa}\varepsilon = {}_{aa}Y - [{}_{aa}U(G) + {}_{aa}V(G^*)]$$

$${}_{ab}\varepsilon = {}_{ab}Y - [{}_{ab}U(G) + {}_{ab}V(G^*)]$$

Sous nos hypothèses de panmixie et de centrage des variables ${}_{aa}X$ et ${}_{ab}X$, on peut montrer que, parmi ces fonctions, celles, si elles existent, qui minimisent $E({}_{aa}\varepsilon^2)$ et $E({}_{ab}\varepsilon^2)$ sont les A.G.C.

Prenons l'exemple de ${}_{aa}\varepsilon$. Si l'on se donne la fonction ${}_{aa}V(G^*)$, quelle qu'elle soit, $E({}_{aa}\varepsilon^2/G)$ est minimum pour ${}_{aa}\hat{U}_V(G) = E([{}_{aa}Y - {}_{aa}V(G^*)]/G)$.

La panmixie entraîne l'indépendance entre les génotypes du père et de la mère et on a :

$${}_{aa}\hat{U}_V(G) = E({}_{aa}Y/G) - E[{}_{aa}V(G^*)]$$

Les quantités du type $E[{}_{aa}V(G^*)]$ sont des constantes C_V ne dépendant que du choix de la fonction V et donc :

$${}_{aa}\hat{U}_V(G) = {}_{aa}\Gamma - C_V$$

Ainsi, les meilleures fonctions U sont, à une constante près, toutes égales à l'A.G.C.

De même, étant donnée une fonction ${}_{aa}U(G)$ quelconque, $E({}_{aa}\varepsilon^2/G^*)$ est minimum pour :

$${}_{aa}\hat{V}_U(G^*) = {}_{aa}\Gamma^* - C_U \quad \text{où } C_U = E[{}_{aa}U(G)]$$

A partir d'une fonction arbitraire ${}_{aa}V_0$, on obtient ainsi une fonction ${}_{aa}U_1 = {}_{aa}\hat{U}_{V_0}$
 $= {}_{aa}\Gamma - C_{V_0}$ puis une fonction :

$$\begin{aligned} {}_{aa}V_1 &= {}_{aa}\hat{V}_{U_1} = {}_{aa}\Gamma^* - C_{U_1} = {}_{aa}\Gamma^* - E({}_{aa}U_1) \\ {}_{aa}V_1 &= {}_{aa}\Gamma^* - E({}_{aa}\Gamma - C_{V_0}) = {}_{aa}\Gamma^* + C_{V_0} \end{aligned}$$

Le couple (U_1, V_1) ne peut pas être amélioré car l'itération de la procédure redonne les mêmes fonctions.

3. Les variables ${}_{aa}\Gamma$, ${}_{aa}\Gamma^*$ et ${}_{aa}\Delta$ sont deux à deux non corrélées. Il en est de même pour ${}_{ab}\Gamma$, ${}_{ab}\Gamma^*$ et ${}_{ab}\Delta$.

La non-corrélation entre les variables Γ et Γ^* découle de l'indépendance entre G et G* due à la panmixie.

On peut établir la non-corrélation entre ${}_{aa}\Delta$ et ${}_{aa}\Gamma$, par exemple, en utilisant :

$$E(E(X/Y, Z)/Y) = E(X/Y) \text{ (propriété générale)}$$

$$\begin{aligned} \text{et } E(E(X/Y) \cdot E(X/Y, Z)) &= E(E(E(X/Y) \cdot E(X/Y, Z)/Y)) \\ &= E(E(X/Y) \cdot E(E(X/Y, Z)/Y)) \\ &= E((E(X/Y))^2) \end{aligned}$$

et en posant $X = {}_{aa}X$; $Y = G$ et $Z = G^*$.

4. Les équations (1) et (2), s'écrivent aussi :

et

${}_{aa}Y = {}_{aa}\Gamma + {}_{aa}\Gamma^* + {}_{aa}\Delta$	(5)
${}_{ab}Y = {}_{ab}\Gamma + {}_{ab}\Gamma^* + {}_{ab}\Delta$	(6)

Les modèles (5) et (6) sont à rapprocher du modèle qui décompose à un locus la variable aléatoire génotypique dans une population, en variables aléatoires gamétiques et de dominance (GILLOIS, 1964) et qui s'écrit :

$$G = Z + Z^* + \Delta$$

où Z et Z* sont les variables aléatoires gamétiques paternelle et maternelle et Δ la variable aléatoire des résidus de dominance.

B. Signification génétique des indicateurs de l'interaction

Donner un sens génétique aux indicateurs de l'interaction suppose la définition de modèles génétiques dans les populations P_{aa} et P_{ab} , qui analysent la valeur génotypique d'un individu en termes d'effets des gènes. Nous nous placerons dans le cas d'un déterminisme génétique simple du caractère considéré, cas pour lequel des modèles génétiques ont déjà été définis : nous supposons l'absence d'effets autres que ceux liés aux gènes transmis (effets génétiques directs), notamment l'absence d'effets maternels et un déterminisme génétique autosomal. (Dans ces conditions, l'interaction génotype de géniteurs × milieu génétique ne dépend pas du sexe des géniteurs). Le modèle génétique correspondant à cette situation est maintenant classique dans le cas d'une population pure (comme P_{aa}). Par contre, il est moins connu lorsqu'il s'applique à une population croisée (comme P_{ab}) car il a été développé plus tardivement

(GRIFFING, 1962 ; STUBER & COCKERHAM, 1966). Nous rappellerons ces modèles dans le cas d'un nombre quelconque de gènes situés à un seul locus, avant de généraliser au cas d'un nombre quelconque de loci.

1. Modèles à un locus

Au locus considéré, la fréquence de l'allèle A_i (i variant de 1 à n) est ${}_a q_i$ dans P_a et ${}_b q_i$ dans P_b . Cette fréquence est nulle pour certaines valeurs de i dans l'une ou l'autre des populations quand l'allèle correspondant est absent. Soit ${}_{ab} X_{ik}$ la valeur génotypique d'un individu pris dans P_{ab} dont le génotype est $A_i A_k$, sachant que le gène A_i provient du père (de P_a) et le gène A_k de la mère (de P_b). Rappelons que ces valeurs génotypiques sont centrées par rapport à la moyenne de la population P_{ab} . GRIFFING (1962) décompose ${}_{ab} X_{ik}$ selon le modèle suivant :

$${}_{ab} X_{ik} = {}_{ab} \alpha_i + {}_{ab} \alpha_k^* + {}_{ab} \delta_{ik} \quad (7)$$

${}_{ab} \alpha_i$ est l'effet additif du gène A_i issu de P_a dans P_{ab}

${}_{ab} \alpha_k^*$ est l'effet additif du gène A_k issu de P_b dans P_{ab}

${}_{ab} \delta_{ik}$ est l'effet d'interaction associé au génotype ($A_i A_k$) dans P_{ab} .

D'après la décomposition classique intra-population, la valeur génotypique centrée d'un individu de même génotype, pris dans P_{aa} , ${}_{aa} X_{ik}$, s'écrit :

$${}_{aa} X_{ik} = {}_{aa} \alpha_i + {}_{aa} \alpha_k^* + {}_{aa} \delta_{ik} \quad (8)$$

Le tableau 1 (en annexe) présente en parallèle les paramètres des modèles (7) et (8) et donne en particulier l'expression des effets additifs des gènes et de leur variance selon la population conjointe.

Ainsi, l'effet additif du gène A_i , issu de P_a , a pour expression :

$${}_{aa} \alpha_i = \sum_j {}_a q_j {}_{aa} X_{ij} \text{ lorsqu'il s'exprime intra-population et}$$

$${}_{ab} \alpha_i = \sum_j {}_b q_j {}_{ab} X_{ij} \text{ lorsqu'il s'exprime en croisement avec } P_b$$

On remarque que ces effets additifs peuvent s'interpréter comme les effets moyens du gène A_i issus de P_a dans P_{aa} et P_{ab} respectivement.

Les variances des effets additifs des gènes de P_a , dans P_{aa} d'une part et dans P_{ab} d'autre part, notées respectivement ${}_{aa} \sigma_A^2$ et ${}_{ab} \sigma_A^2$ ont pour expressions :

$${}_{aa} \sigma_A^2 = \sum_i {}_a q_i ({}_{aa} \alpha_i)^2$$

$${}_{ab} \sigma_A^2 = \sum_i {}_a q_i ({}_{ab} \alpha_i)^2$$

Entre populations, les effets additifs des gènes ayant même origine présentent une covariance ; ainsi, la covariance entre effets additifs des gènes de P_a intra-population et en croisement, notée $\text{cov} ({}_{aa} \alpha, {}_{ab} \alpha)$ a pour expression :

$$\text{cov} ({}_{aa} \alpha, {}_{ab} \alpha) = \sum_i {}_a q_i ({}_{aa} \alpha_i) ({}_{ab} \alpha_i)$$

Considérons maintenant les aptitudes générales à la combinaison d'un individu pris au hasard dans P_a , intra-population d'une part (${}_{aa}\Gamma$) et en croisement avec P_b d'autre part (${}_{ab}\Gamma$). Sachant que le génotype de l'individu est $A_i A_j$, ces variables prennent respectivement les valeurs ${}_{aa}\gamma_{ij}$ et ${}_{ab}\gamma_{ij}$ qui ont pour expressions (GRIFFING, 1962) :

$${}_{aa}\gamma_{ij} = \frac{1}{2} ({}_{aa}\alpha_i + {}_{aa}\alpha_j)$$

$${}_{ab}\gamma_{ij} = \frac{1}{2} ({}_{ab}\alpha_i + {}_{ab}\alpha_j)$$

Ainsi, ces aptitudes générales à la combinaison d'un individu s'expriment en fonction des effets additifs des gènes qui constituent le génotype de cet individu. On peut donc exprimer leurs variances et covariances en fonction des variances et covariances de ces effets additifs :

$$\text{var}_{{}_{aa}\Gamma} = \frac{1}{2} {}_{aa}\sigma_A^2$$

$$\text{var}_{{}_{ab}\Gamma} = \frac{1}{2} {}_{ab}\sigma_A^2$$

$$\text{cov} ({}_{aa}\Gamma, {}_{ab}\Gamma) = \frac{1}{2} \text{cov} ({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha)$$

On peut en déduire la signification génétique des indicateurs de l'interaction pour ce modèle à un locus : une différence de variabilité d'A.G.C. d'un géniteur, intra-population et en croisement signifie une différence de variabilité des effets additifs des gènes selon la population où ils s'expriment. Une forte corrélation entre effets additifs des gènes intra-population et en croisement induit une forte corrélation entre A.G.C. intra-population et en croisement.

2. Modèles à deux loci et généralisation à un nombre quelconque de loci

Le modèle à deux loci, défini dans le cas d'une population croisée (P_{ab}) par GRIFFING (1962) et développé par STUBER & COCKERHAM (1966) fait intervenir, en plus des effets additifs et de dominance, des interactions épistatiques. Nous nous limiterons à la présentation des effets qui sont impliqués dans l'aptitude générale à la combinaison d'un géniteur. Du fait de la définition particulière des effets géniques dans une population croisée, qui tient compte de la population d'origine des gènes, on peut présenter le modèle génotypique d'un individu croisé sous la forme simplifiée suivante :

$${}_{ab}X_{uv} = {}_{ab}\beta_u + {}_{ab}\beta_v^* + {}_{ab}\theta_{uv}$$

où ${}_{ab}X_{uv}$ est la valeur génotypique centrée d'un individu de P_{ab} formé par l'union d'un gamète indicé u provenant de P_a et du gamète indicé v provenant de P_b . (Les gamètes u et v sont caractérisés par les gènes qu'ils portent ; par exemple le gamète u est $A_i^1 A_j^2$, c'est-à-dire qu'il porte les gènes A_i et A_j aux loci (1) et (2) respectivement). ${}_{ab}\beta_u$ est l'effet dans P_{ab} du gamète u venant de P_a , ${}_{ab}\beta_v^*$ l'effet dans P_{ab} du gamète v venant de P_b et ${}_{ab}\theta_{uv}$ un effet d'interaction.

L'effet ${}_{ab}\beta_u$ peut se décomposer en :

${}_{ab}\beta_u = {}_{ab}\alpha_i^1 + {}_{ab}\alpha_j^2 + {}_{ab}(\alpha\alpha)_{ij}^{1,2}$, où ${}_{ab}\alpha_i^1$ est l'effet additif dans la population P_{ab} , du gène A_i au locus (1) pris dans P_a , ${}_{ab}\alpha_j^2$, l'effet du gène A_j^2 de P_a dans P_{ab} et ${}_{ab}(\alpha\alpha)_{ij}^{1,2}$ l'effet d'épistasie additive \times additive associé aux gènes A_i^1 et A_j^2 de P_a . C'est précisément ce type d'effets qui va contribuer, avec les effets additifs, à l'A.G.C. d'un individu. Cet effet d'épistasie en croisement a un homologue intra-population noté ${}_{aa}(\alpha\alpha)_{ij}^{1,2}$.

L'A.G.C. en croisement d'un individu de P_a de génotype $(A_i^1 A_k^1) (A_j^2 A_\ell^2)$ aux loci (1) et (2) supposés non liés s'écrit (GRIFFING, 1962) :

$$\begin{aligned} {}_{ab}\gamma_{ijk\ell}^{1,1,2,2} &= \frac{1}{2} ({}_{ab}\alpha_i^1 + {}_{ab}\alpha_k^1 + {}_{ab}\alpha_j^2 \\ &+ {}_{ab}\alpha_\ell^2) + \frac{1}{4} [{}_{ab}(\alpha\alpha)_{ij}^{1,2} + {}_{ab}(\alpha\alpha)_{k\ell}^{1,2} \\ &+ {}_{ab}(\alpha\alpha)_{kj}^{1,2} + {}_{ab}(\alpha\alpha)_{k\ell}^{1,2}] \end{aligned}$$

L'A.G.C. intra-population de cet individu ${}_{aa}\gamma_{ijk\ell}^{1,1,2,2}$ a une expression analogue qui s'obtient en remplaçant l'indice b par l'indice a. Ainsi l'A.G.C. d'un géniteur, que ce soit intra-population ou en croisement, fait non seulement intervenir les effets additifs des gènes mais également la part des interactions épistatiques transmises par les gamètes de ce géniteur. Comme les effets additifs des gènes, les effets d'interactions épistatiques peuvent avoir une expression différente selon la population où elles s'expriment. Il s'ensuit que les indicateurs de l'interaction géniteur \times milieu génétique ne sont plus fonction seulement des variances génétiques signalées dans le cas d'un locus mais aussi des variances et covariances d'interactions épistatiques entre effets additifs, en pur et en croisement.

Avant de généraliser l'expression des A.G.C. dans le cas d'un nombre quelconque de loci, symbolisons son écriture dans le cas de 2 loci de la façon suivante, en prenant l'exemple de l'A.G.C. dans P_{ab} :

$${}_{ab}\Gamma = \frac{1}{2} {}_{ab}A + \frac{1}{4} {}_{ab}(AA)$$

où ${}_{ab}A$ représente la valeur génétique additive d'un géniteur pour sa performance en croisement, définie comme la somme des effets additifs des gènes qui constituent son génotype, effets exprimés en croisement et ${}_{ab}(AA)$ symbolise les interactions épistatiques additive \times additive, exprimées en croisement.

Dans le cas d'un nombre quelconque de loci, on peut écrire ${}_{ab}\Gamma$ sous la forme :

$${}_{ab}\Gamma = \frac{1}{2} {}_{ab}A + \sum_{k=2}^n \left(\frac{1}{2}\right)^k {}_{ab}(A^k) \quad (9)$$

où ${}_{ab}(A^k)$ symbolise la somme des interactions entre effets additifs des gènes d'un géniteur donné situés à k loci supposés non liés. La formule (9) généralise celle établie par GALLAIS (1976) pour l'A.G.C. intra-population au cas de l'A.G.C. d'un géniteur (de génotype connu) avec une population quelconque.

3. *Prise en compte de l'interaction par les modèles génétiques envisagés*

Les modèles génétiques simples que nous avons envisagés prennent en compte l'interaction géniteur × population partenaire par le fait qu'un gène (ou qu'un ensemble de gènes portés par le même gamète) peut avoir un effet différent selon la population où il s'exprime. Cela peut se produire de deux façons :

— les populations P_a et P_b possèdent les mêmes gènes mais avec des fréquences différentes. L'effet d'un gène, de par sa définition mathématique comme fonction de la fréquence des gènes qu'il rencontre dans la population conjointe, dépendra alors de la population conjointe ;

— les populations P_a et P_b peuvent avoir certains gènes en propre. De ce fait, l'effet d'un gène de P_a peut varier de par les associations qu'il peut former avec des gènes nouveaux, associations qui n'existaient pas intra-population.

C. *Estimation des indicateurs de l'interaction*

Nous allons proposer des modèles statistiques permettant d'estimer les indicateurs de l'interaction. On peut distinguer deux types d'estimations de ces paramètres : une estimation basée sur les modèles génétiques envisagés précédemment et une estimation qui se dispense de modèle génétique, dite « estimation directe ».

1. *Estimation directe*

La covariance entre certains types d'apparentés s'exprime simplement en fonction des paramètres des modèles (5) et (6), c'est-à-dire des indicateurs de l'interaction. Soit ${}_{aa}X_{ijk}$ la valeur génotypique du $k^{i\text{ème}}$ descendant du père i et de la mère j . Son espérance est :

$${}_{aa}Y_{ij} = {}_{aa}\Gamma_i + {}_{aa}\Gamma_j^* + {}_{aa}\Delta_{ij} \quad (10)$$

De même, on aurait :

$${}_{ab}Y_{ij} = {}_{ab}\Gamma_i + {}_{ab}\Gamma_j^* + {}_{ab}\Delta_{ij} \quad (11)$$

Dans P_{aa} , la covariance entre demi-germains paternels est :

$$\text{cov} (HS_{aa, aa}) = \text{cov} ({}_{aa}Y_{ij}, {}_{aa}Y_{ij'})$$

l'indiçage « aa, aa » signifiant que les deux individus concernés sont issus de P_{aa} .

Alors :

$$\text{cov} (HS_{aa, aa}) = \text{cov} [{}_{aa}\Gamma_i + {}_{aa}\Gamma_j^* + {}_{aa}\Delta_{ij}, {}_{aa}\Gamma_i + {}_{aa}\Gamma_{j'}^* + {}_{aa}\Delta_{ij'}]$$

D'après la propriété (3) des indicateurs :

$$\text{cov} (HS_{aa, aa}) = \text{var} ({}_{aa}\Gamma) = \sigma_{aa}^2 \Gamma$$

De même, la covariance entre demi-germains maternels dans P_{aa} :

$$\text{cov} (HS_{aa, aa}^*) = \text{var} ({}_{aa}\Gamma^*) = \sigma_{aa}^2 \Gamma^*$$

D'autre part, la covariance entre germains :

$$\text{cov}(\text{FS}_{aa, aa}) = \sigma_{aa}^2 \Gamma + \sigma_{aa}^2 \Gamma^* + \sigma_{aa}^2 \Delta$$

A partir de l'équation (5), on peut déduire la covariance entre demi-germains croisés, ayant même père dans P_a :

$$\text{cov}(\text{HS}_{ab, ab}) = \sigma_{ab}^2 \Gamma$$

à partir des équations (5) et (6) prises conjointement, on déduit la covariance entre demi-germains, ayant même père dans P_a , l'un appartenant à P_{aa} et l'autre à P_{ab} :

$$\text{cov}(\text{HS}_{aa, ab}) = \text{cov}({}_{aa}\Gamma, {}_{ab}\Gamma)$$

Dès lors, pour estimer les paramètres de l'interaction, il suffit d'estimer des covariances entre demi-germains.

En génétique animale, le modèle le plus utilisé pour estimer ces covariances est un plan d'accouplement hiérarchique où chaque mâle échantillonné dans P_a est accouplé à un échantillon de femelles différent. On réalise donc deux plans hiérarchiques homologues, l'un en pur et l'autre en croisement à partir d'un même échantillon de mâles. En supposant que chaque femelle de la population conjointe donne un seul descendant, les modèles statistiques d'estimation de ces covariances s'écrivent :

$$(12) \quad {}_{aa}P_{ik} = {}_{aa}\mu + {}_{aa}M_i + {}_{aa}Z_{ik} \text{ (en descendance pure)}$$

$$(13) \quad {}_{ab}P_{ik} = {}_{ab}\mu + {}_{ab}M_i + {}_{ab}Z_{ik} \text{ (en descendance croisée)}$$

où ${}_{aa}P_{ik}$ et ${}_{ab}P_{ik}$ désignent la valeur phénotypique du $k^{\text{ième}}$ descendant, respectivement pur et croisé, du $i^{\text{ième}}$ mâle échantillonné dans P_a ,

${}_{aa}\mu$ et ${}_{ab}\mu$, les moyennes des populations respectivement pures et croisées.

${}_{aa}M_i$ et ${}_{ab}M_i$, les effets aléatoires intra-population et en croisement du $i^{\text{ième}}$ mâle, de variances et covariance $\sigma_{aa}^2 M$, $\sigma_{ab}^2 M$, $\text{cov}({}_{aa}M, {}_{ab}M)$ et ${}_{aa}Z_{ik}$ et ${}_{ab}Z_{ik}$ les variables aléatoires résiduelles.

A partir des modèles (12) et (13), les covariances entre demi-germains paternels s'écrivent, moyennant l'indépendance entre elles des variables aléatoires de chaque modèle :

$$\text{cov}(\text{HS}_{aa, aa}) = \text{cov}({}_{aa}P_{ik}, {}_{aa}P_{ik'}) = \sigma_{aa}^2 M$$

$$\text{cov}(\text{HS}_{aa, ab}) = \text{cov}({}_{aa}P_{ik}, {}_{ab}P_{ik'}) = \text{cov}({}_{aa}M, {}_{ab}M)$$

$$\text{cov}(\text{HS}_{ab, ab}) = \text{cov}({}_{ab}P_{ik}, {}_{ab}P_{ik'}) = \sigma_{ab}^2 M$$

En conséquence, les estimations de :

$$\sigma_{aa}^2 M, \sigma_{ab}^2 M \text{ et } \text{cov}({}_{aa}M, {}_{ab}M) \text{ estimeront également}$$

$$\sigma_{aa}^2 \Gamma, \sigma_{ab}^2 \Gamma \text{ et } \text{cov}({}_{aa}\Gamma, {}_{ab}\Gamma) \text{ respectivement}$$

2. Estimations découlant des modèles génétiques

Le modèle de GRIFFING (1962) au niveau d'une population croisée permet de donner une expression des covariances entre apparentés d'une population croisée (STUBER

& COCKERHAM, 1966 ; GALLAIS, 1978, Annexe 2). Pris conjointement avec le modèle génétique dans une population pure (KEMPTHORNE, 1957), il permet également d'exprimer les covariances entre apparentés, l'un pur et l'autre croisé (Annexe 3). Il apparaît alors que d'autres types d'apparentement que celui entre demi-germains peuvent aussi servir de base à l'estimation de certains paramètres de l'interaction génotype × milieu génétique : c'est le cas de la ressemblance entre parent de race pure et descendant croisé.

La covariance correspondante, $\text{cov}(\text{PO}_{aa, ab})$, a pour expression (Annexe 3) :

$$\text{cov}(\text{PO}_{aa, ab}) = \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha) + \text{cov}[{}_{aa}(\alpha\alpha), {}_{ab}(\alpha\alpha)] \quad (14)$$

où les effets du type $(\alpha\alpha)$ représentent des effets d'épistasie additive × additive. Si l'on compare la covariance parent-descendant croisé à la covariance entre demi-germains l'un pur, l'autre croisé (Annexe 3),

$$\text{cov}(\text{HS}_{aa, ab}) = \frac{1}{2} \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha) + \frac{1}{4} \text{cov}[{}_{aa}(\alpha\alpha), {}_{ab}(\alpha\alpha)]$$

En l'absence d'interactions épistatiques, on a :

$$\text{cov}(\text{PO}_{aa, ab}) = 2 \text{cov}(\text{HS}_{aa, ab})$$

or $\text{cov}(\text{HS}_{aa, ab}) = \text{cov}({}_{aa}\Gamma, {}_{ab}\Gamma)$

donc $\text{cov}(\text{PO}_{aa, ab}) = 2 \text{cov}({}_{aa}\Gamma, {}_{ab}\Gamma)$

Ainsi, la covariance parent pur-descendant croisé est fonction d'un des paramètres de l'interaction et pourra servir à l'estimer. Si la covariance parent-enfant permet encore d'estimer $\sigma_{aa}^2 \Gamma$ [en effet la covariance parent-descendant pur $\text{cov}(\text{PO}_{aa, aa})$ est égale à $2\sigma_{aa}^2 \Gamma$], elle ne permettra pas en revanche d'estimer $\sigma_{ab}^2 \Gamma$ et donc l'ensemble des paramètres de l'interaction.

II. Discussion

FALCONER (1952) a proposé de mesurer les interactions génotype-milieu dans le cas de deux milieux par une corrélation génétique. Il considère en effet les expressions phénotypiques du même caractère dans deux milieux non pas comme un seul mais comme deux caractères, et paramètre l'interaction par la corrélation génétique entre ces caractères. On peut rapprocher ce paramétrage de celui que nous venons de définir pour les interactions génotypes × milieu génétique (en l'occurrence population partenaire) par la corrélation entre aptitudes générales à la combinaison d'un géniteur intra-population et en croisement.

Toutefois, la corrélation génétique entre caractères ne fait intervenir que les valeurs génétiques additives alors que la corrélation entre A.G.C. fait intervenir l'ensemble des effets transmis par un géniteur à sa descendance, y compris des interactions épistatiques.

STANDAL (1968) a introduit, sans l'expliciter suffisamment, le concept de corrélation génétique pur-croisement, corrélation entre valeurs génétiques additives d'un géniteur pour sa performance en race pure et en croisement. Le concept de valeur

génétique additive d'un géniteur en croisement n'est défini chez STANDAL (1968) que par analogie avec celui classique, de valeur génétique additive intra-population. Nous pouvons maintenant le définir comme la variable ${}_{ab}A$ précédemment déterminée sur la base du modèle de GRIFFING.

La corrélation génétique pur-croisement, corrélation entre ${}_{aa}A$ et ${}_{ab}A$, plus proche de la conception de FALCONER était un indicateur possible pour les interactions génotype \times population partenaire mais ne rendait pas compte de l'ensemble des effets additifs d'un géniteur sur sa descendance.

III. Conclusion

Nous avons postulé l'existence d'interactions entre le génotype des géniteurs et la population avec laquelle ils se reproduisent, cas particulier d'interaction génotype \times milieu. Ce faisant, nous étendons la notion d'interaction génotype \times milieu au cas de milieux génétiques. Nous avons modélisé ces interactions dans le cas de deux milieux génétiques pour en définir des indicateurs qui nous serviront à rechercher expérimentalement ces interactions. Indépendamment de la notion d'interaction, notre démarche nous a conduit à l'écriture de modèles qui n'existaient pas en génétique quantitative. Nous considérons un individu non plus en fonction de sa constitution génétique, mais en fonction du génotype de ses parents.

Comme les interactions génotype-milieu, de telles interactions ont des implications en amélioration génétique, notamment en ce qui concerne la sélection pour l'aptitude au croisement ; on distingue deux grands types de méthodes de sélection pour améliorer le croisement de deux populations P_a et P_b . La sélection intra-population où le test des candidats procède d'accouplements intra-population et la sélection en croisement où les candidats d'une population donnée sont testés en croisement avec une autre population, dite « testeuse ». Dans la sélection intra-population, une population est son propre testeur. Le deuxième type de méthodes comprend notamment la sélection récurrente et réciproque où les deux populations P_a et P_b se servent mutuellement de testeurs : les candidats de P_a sont testés en croisement avec P_b et réciproquement. Entre autres facteurs, l'importance des interactions géniteurs de P_a (ou de P_b) \times population partenaire (pouvant être P_a ou P_b) va déterminer le choix d'une méthode de sélection de P_a (ou de P_b) pour améliorer le croisement $P_a \times P_b$.

Reçu pour publication en avril 1982

Remerciements

Je remercie pour leur contribution à divers stades de cette publication, M^{me} D. BOUCHÉ, C. CHEVALET, J.M. ELSÉN, G. MATHERON, B. POUJARDIEU, J. RAZUNGLES et R. ROUVIER (I.N.R.A. Toulouse).

Summary

Interactions genitor \times population of its mates : I. - Définition of indicators

Our hypothesis is that interactions exist between the genotype of a genitor and the population of its mates. These interactions lie in a difference in ranking of the genitors based on their progeny performance as well as a difference in the variability of progenies according to the population from which mates originate. We are thus extending the concept of genetic-environmental interaction by considering a population as a milieu, the nature of which is genetic. This milieu has two components : one related to the genes that the population transmits to its progeny, the other component being the genes responsible for indirect effects on the progeny. We model this interaction (restricted to the case where males belonging to a population P_a reproduce themselves in random matings with females from two different populations, P_a itself and another population P_b) and we define its parameters : the correlation between the additive effect of a sire on its purebred and crossbred progeny respectively and the variance of these effects. Next we interpret these parameters in the light of existing genetic models. Finally we propose models for estimating these parameters and make a distinction between estimations in which genetic models are used and those in which models are dispensed with. These parameters will be used as future elements for experimental research and study of these interactions. The interaction genitor \times origin population of mates is a phenomenon which has implications in the choice of selection methods for improved performance in the cross between two populations.

Références bibliographiques

- DEMARLY Y., 1977. *Génétique et amélioration des plantes*. Masson, Paris, 287 p.
- DICKERSON G.E., 1962. Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. *Animal Prod.*, **4**, 47-63.
- FALCONER D.S., 1952. The problem of environment and selection. *Amer. Nat.*, **86**, 293.
- GALLAIS A., 1976. Sur la signification de l'aptitude générale à la combinaison. *Ann. Amélior. Plantes*, **26**, 1-13.
- GALLAIS A., 1978. Amélioration des populations, méthodes de sélection et création de variétés. III. - Bases théoriques pour l'étude de la sélection récurrente réciproque. *Ann. Amélior. Plantes*, **28**, 637-666.
- GRIFFING B., 1962. Prediction formulae for general combining ability selection methods utilizing one or two random-mating populations. *Aust. J. biol. Sci.*, **15**, 650-665.
- KEMPTHORNE, 1957. *An introduction to genetic statistics*. John Wiley & Sons. Inc. New York, 545 p.
- PANI S.N., LASLEY J.F., 1972. Genotype \times environment interactions in animals. Theoretical considerations and Review findings. *Research Bulletin, Agricultural Experiment Station*. Univ. of Missouri. Columbia, n° 992, 108 p.
- ROBERTSON A., 1959. The Sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics.*, **15**, 469-485.
- STANDAL N., 1968. Studies on Breeding and Selection Schemes in Pigs. I. - Selection on Performance of Purebred versus Crossbred progeny. *Acta. Agr. Scand.*, **18**, 222-232.
- STUBER C.W., COCKERHAM C.C., 1966. Gene effects and variances in hybrid populations. *Genetics.*, **54**, 1279-1286.

Annexe 1

Modèles génétiques à un locus autosomal multi-allelique dans une population « pure » et dans une population croisée (selon GRIFFING, 1962).

	Population « pure » Paa	Population croisée Pab
Structure génique	Gènes A_i ($i = 1..n$) de fréquences $a_i q_i$	Gènes A_i ($i = 1..n$) de fréquences $b_i q_i$
Modèles génétiques	$X_{ik} = a_a \alpha_i + a_b \alpha_i^* + a_a \delta_{ik}^{aa}$ minimisation de $E(\delta_{ik}^{aa})$	$X_{ik} = a_b \alpha_i + a_a \alpha_i^* + a_b \delta_{ik}^{ab}$
Effet additif d'un gène	$a_a \alpha_i = \sum_a q_j \cdot X_{ij}$ effet additif du gène A_i dans Pa	$a_b \alpha_i = \sum_j q_j \cdot X_{ij}$ effet additif dans Pab du gène A_i issu de Pa $a_b \alpha_i^* = \sum_j a_j q_j \cdot X_{ij}$ effet additif dans Pab du gène A_k issu de Pb
Variance des effets additifs	$\sigma^2 A = E(a_a \alpha_i^2)$	$\sigma^2 A = E(a_b \alpha_i^2) = \sum_i a_i q_i a_b \alpha_i^2$ = variance génétique additive due aux gènes provenant de Pa et $\sigma^2 A^* = E(a_b \alpha_i^2)$
Variance de dominance	$\sigma^2 D = E(a_a \delta_{ik}^2)$	$a_b \sigma^2 D = E(a_b \delta_{ik}^2) = \sum_{i,k} a_i q_i \cdot b_i q_k \cdot (a_b \delta_{ik})^2$
Décomposition de la variance génotypique	$\sigma^2 G = 2 a_a \sigma^2 A + a_a \sigma^2 D$	$a_b \sigma^2 G = a_b \sigma^2 A + a_b \sigma^2 A^* + a_b \sigma^2 A^* + a_b \sigma^2 D$
Covariance entre effets additifs dans Paa et Pab		$\text{cov}(a_a \alpha_i, a_b \alpha_i) = \sum_i q_i (a_a \alpha_i) (a_b \alpha_i)$
A. G. d'un individu de Pa de génotype $A_i A_j$ Variance de l'AGC	$a_a \gamma_{ij} = \frac{1}{2} (a_a \alpha_i + a_a \alpha_j)$ $a_a \sigma^2 \gamma = \frac{1}{2} a_a \sigma^2 A$	$a_b \gamma_{ij} = \frac{1}{2} (a_b \alpha_i + a_b \alpha_j)$ $a_b \sigma^2 \gamma = \frac{1}{2} a_b \sigma^2 A$
Covariance entre AGC dans Paa et Pab		$\text{cov}(a_a \gamma, a_b \gamma) = \frac{1}{2} \text{cov}(a_a \alpha, a_b \alpha)$

Annexe 2

Expression des covariances entre apparentés au niveau d'une population croisée.

Les expressions générales de ces covariances sont données par GALLAIS (1978) sur la base du modèle de GRIFFING (1962). En l'absence d'épistasie, la covariance entre les valeurs génotypiques X_1 et X_2 de deux individus quelconques de la population croisée a pour expression :

$$\text{cov}(X_1, X_2) = \varphi_a^{(1)} \cdot_{ab} \sigma^2 A + \varphi_b^{(1)} \cdot_{ab} \sigma^2 A^* + \varphi_{ab}^{(1)} \cdot_{ab} \sigma^2 D$$

Les paramètres $_{ab} \sigma^2 A$ et $_{ab} \sigma^2 D$ ont été définis à l'annexe 1 dans le cas d'un locus. Quand on considère un nombre quelconque de loci non liés et dont les effets s'ajoutent, il suffit de sommer sur l'ensemble des loci les variances attachées à chaque locus.

$\varphi_a^{(1)}$ est la probabilité qu'à un locus quelconque, le gène originaire de P_a chez X_1 soit identique au gène originaire de P_a chez X_2 . $\varphi_b^{(1)}$ a la même définition pour les gènes venant de P_b . $\varphi_{ab}^{(1)}$ est la probabilité que les deux gènes pris à un locus chez un individu soient identiques aux deux gènes homologues de l'autre individu.

Pour des demi-frères dont le parent commun appartient à P_a , $\varphi_a^{(1)} = \frac{1}{2}$, $\varphi_b^{(1)} = 0$, $\varphi_{ab}^{(1)} = 0$, la covariance entre leurs valeurs génotypiques est égale à :

$$\text{cov}(HS_{ab, ab}) = \frac{1}{2} \cdot_{ab} \sigma^2 A$$

pour des pleins-frères, $\varphi_a^{(1)} = \frac{1}{2}$, $\varphi_b^{(1)} = \frac{1}{2}$, $\varphi_{ab}^{(1)} = \frac{1}{4}$ et

$$\text{cov}(FS_{ab, ab}) = \frac{1}{2} \cdot_{ab} \sigma^2 A + \frac{1}{2} \cdot_{ab} \sigma^2 A^* + \frac{1}{4} \cdot_{ab} \sigma^2 D$$

En présence d'interactions épistatiques, que l'on supposera limitées à des paires de loci, la covariance entre apparentés sera fonction des composantes de la variance génotypique dans le cas de plusieurs loci. La contribution à la variance des termes d'épistasie additive × additive est :

$$\varphi_a^{(2)} \cdot_{ab} \sigma^2 AA + 2 \varphi_{ab}^{(2)} \cdot_{ab} \sigma^2 AA^* + \varphi_b^{(2)} \cdot_{ab} \sigma^2 A^* A^*$$

où $\varphi^{(2)}$ est la probabilité pour que deux gènes non homologues tirés chez un individu soient identiques aux deux gènes non homologues tirés chez l'autre individu, ces deux gènes pouvant venir de la même population, ou bien l'un de P_a et l'autre de P_b .

Pour des demi-frères, dont le parent commun appartient à P_a :

$$\varphi_a^{(2)} = (\varphi_a^{(1)})^2 = \frac{1}{4} \quad \text{et} \quad \text{cov}(HS_{ab, ab}) = \frac{1}{2} \cdot_{ab} \sigma^2 A + \frac{1}{4} \cdot_{ab} \sigma^2 AA$$

Annexe 3

Expression des covariances entre apparentés, l'un pur et l'autre croisé.

L'expression de ces covariances n'ayant jamais été donnée, nous développerons les calculs permettant de l'obtenir, dans le cas simple d'un caractère déterminé pour un locus.

Soient deux individus, l'un pur « p », appartenant à P_{aa} et l'autre croisé « c », ayant un apparenté commun dans la population P_a , supposé non consanguine.

Soient $(A_i A_j)$ et $(A_k A_\ell)$ les génotypes de p et c respectivement, sachant que chez « c » c'est le gène A_k qui provient de P_a . La covariance entre les valeurs génotypiques centrées de p , $({}_{aa}X_{ij})$ et de c , $({}_{ab}X_{k\ell})$ décomposées selon les modèles génétiques de l'annexe 1, s'écrit :

$$\begin{aligned} \text{cov}(p, c) &= \text{cov}({}_{aa}\alpha_i, {}_{ab}\alpha_k) + \text{cov}({}_{aa}\alpha_i, {}_{ab}\alpha_\ell) + \text{cov}({}_{aa}\alpha_i, {}_{ab}\delta_{k\ell}) \\ &+ \text{cov}({}_{aa}\alpha_j, {}_{ab}\alpha_k) + \text{cov}({}_{aa}\alpha_j, {}_{ab}\alpha_\ell) + \text{cov}({}_{aa}\alpha_j, {}_{ab}\delta_{k\ell}) \\ &+ \text{cov}({}_{aa}\delta_{ij}, {}_{ab}\alpha_k) + \text{cov}({}_{aa}\delta_{ij}, {}_{ab}\alpha_\ell) + \text{cov}({}_{aa}\delta_{ij}, {}_{ab}\delta_{k\ell}) \end{aligned}$$

Les covariances entre effets additifs de gènes d'origines différentes sont nulles ainsi que les covariances impliquant un effet de dominance au moins. Il en résulte que :

$$\text{cov}(p, c) = \text{cov}({}_{aa}\alpha_i, {}_{ab}\alpha_k) + \text{cov}({}_{aa}\alpha_j, {}_{ab}\alpha_k)$$

En décomposant $\text{cov}(p, c)$ sur les trois événements qui forment un système complet :

$E_1 : (A_i \equiv A_k)$; $E_2 : (A_j \equiv A_k)$; $E_3 = \overline{E_1} \cap \overline{E_2}$ où le symbole \equiv indique l'identité entre gènes et en remarquant que :

$$\text{cov}(p, c)/E_3 = 0$$

On peut écrire :

$$\text{cov}(p, c) = [\text{cov}(p, c)/E_1] \text{pr}(E_1) + [\text{cov}(p, c)/E_2] \cdot \text{pr}(E_2)$$

$$\text{cov}(p, c) = \text{cov}({}_{aa}\alpha_i, {}_{aa}\alpha_i) \cdot \text{pr}(A_i \equiv A_k) + \text{cov}({}_{aa}\alpha_j, {}_{aa}\alpha_j) \text{pr}(A_j \equiv A_k)$$

$$\text{cov}(p, c) = \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{aa}\alpha) \cdot [\text{pr}(A_i \equiv A_k) + \text{pr}(A_j \equiv A_k)]$$

Si l'on définit $\xi_a^{(1)} = \frac{1}{2} [\text{pr}(A_k \equiv A_i) + \text{pr}(A_k \equiv A_j)]$

Ainsi, $\text{cov}(p, c) = 2 \xi_a^{(1)} \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha)$

Notons que $\xi_a^{(1)}$ représente aussi le coefficient de parenté entre l'individu de race pure p et le parent dans P_a de l'individu croisé car le gène de c issu de P_a est un gène tiré au hasard chez son parent dans P_a .

Pour des demi-frères de père, $\xi_a^{(1)} = \frac{1}{4}$

$$\text{cov}(p, c) = \text{cov}(\text{HS}_{aa, ab}) = \frac{1}{2} \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha)$$

Pour le couple (parent dans P_a , descendant croisé), $\xi_a^{(1)} = \frac{1}{2}$ et

$$\text{cov}(p, c) = \text{cov}(PO_{aa, ab}) = \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha)$$

Pour le couple (demi-frère dans P_a du père, descendant croisé), $\xi_a^{(1)} = \frac{1}{8}$

Quand on considère plusieurs loci et les interactions épistatiques, seules les interactions entre effets additifs de gènes à différents loci, c'est-à-dire, du type additive \times additive \times ... contribuent à la covariance entre p et c . En ne considérant que les interactions limitées à des paires de loci, le coefficient de $\text{cov}({}_{aa}(\alpha\alpha), {}_{ab}(\alpha\alpha))$ est la probabilité qu'un couple de gènes non homologues originaires de P_a tirés au hasard chez l'individu croisé soient identiques à l'un des couples de gènes qu'on peut former avec deux gènes non homologues chez l'individu de race pure. En l'absence de linkage, ce coefficient est égal à $(2\xi_a^{(1)})^2$ et

$$\text{cov}(p, c) = 2\xi_a^{(1)} \cdot \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha) + [2\xi_a^{(1)}]^2 \text{cov}[{}_{aa}(\alpha\alpha), {}_{ab}(\alpha\alpha)]$$

Pour des demi-frères de père, ce père étant tiré dans P_a :

$$\text{cov}(p, c) = \text{cov}(HS_{aa, ab}) = \frac{1}{2} \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha) + \frac{1}{4} \text{cov}[{}_{aa}(\alpha\alpha), {}_{ab}(\alpha\alpha)]$$

Pour le couple (père dans P_a , descendant croisé) :

$$\text{cov}(p, c) = \text{cov}(PO_{aa, ab}) = \text{cov}({}_{aa}\alpha, {}_{ab}\alpha) + \text{cov}[{}_{aa}(\alpha\alpha), {}_{ab}(\alpha\alpha)]$$