

Article original

Sélection sur la vitesse de croissance post-sevrage chez le lapin

H. de Rochambeau¹, L.F. de la Fuente³, R. Rouvier¹ et J. Ouhayoun²

¹ INRA, station d'amélioration génétique des animaux, centre de recherches de Toulouse, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan;

² INRA, Laboratoire de recherches sur l'élevage du lapin, centre de recherches de Toulouse, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan, France;

³ Universidad de Leon, facultad de veterinaria, catedra de genetica, 24007 Leon, Espagne

(reçu le 28 novembre 1988; accepté le 23 août 1989)

Résumé – On a effectué une expérience de sélection massale sur la vitesse de croissance entre le sevrage (30 j) et 77 j dans une souche de lapin. La souche sélectionnée se composait de 12 mâles et 60 femelles pendant les 4 premières générations puis de 8 mâles et 40 femelles pendant les 4 suivantes. La souche témoin se composait aussi de 8 mâles et de 40 femelles. On a réalisé une intensité de sélection de 0,95. La vitesse de croissance post-sevrage est améliorée de 6,9 g pour 8 générations, soit un progrès de 0,83 g par génération. L'héritabilité réalisée est égale à 0,23. Pour une augmentation d'un g de la vitesse de croissance post-sevrage, on observe une diminution de 0,10 du nombre de lapins vivants à la naissance par portée. Simultanément, le nombre de lapins vivants à 77 j produits par femelle mise à la reproduction a tendance à diminuer. Cette réduction de la fitness est due principalement à une diminution du nombre de femelles ayant fait au moins une portée avec un lapin vivant à 77 j.

lapin – sélection – vitesse de croissance post-sevrage – taille de portée – fitness

Summary – Selection experiment for post-weaning growth rate in rabbits. A selection experiment was made on the growth rate between weaning (30 days) and 77 days in a rabbit strain. There were 12 bucks and 60 does in the selected strain during the first 4 generations, then 8 bucks and 40 does during the next 4 generations. There were 8 bucks and 40 does in the control strain. Selection intensity was 0.95. The response in post-weaning growth rate was 6.9 g after 8 generations, i.e. 0.83 g per generation. The realized heritability was 0.23. The increase in post-weaning growth rate was accompanied by an increase in 77-days body weight (58 g) and by a decrease in litter size at birth (–0.10). At the same time, the number of rabbits alive at 77 days per reproductive doe decreased. The main reason for the decrease of fitness was a decrease in the number of does with at least one rabbit alive at 77 days.

rabbit – selection – post-weaning growth rate – litter size – fitness

INTRODUCTION

Les élevages cunicoles rationnels produisent des lapins de boucherie en croisant des femelles métisses avec des mâles de génotype différent (Lebas et Matheron, 1982). Ces mâles sont sélectionnés sur les performances bouchères: vitesse de croissance post-sevrage, efficacité alimentaire, composition corporelle (Poujardieu *et al.*, 1974; Vrillon *et al.*, 1979; Rouvier, 1981).

Les expériences de sélection sur la vitesse de croissance post-sevrage sont fréquentes chez diverses espèces de mammifères (Brien, 1986), mais plus rares chez le lapin (Mgheni et Christensen, 1985; Estany, 1987; Estany *et al.*, 1988). Chez le lapin, le premier objectif économique est l'accroissement du poids vif à l'abattage. Ce poids dépend de la vitesse de croissance post-sevrage. Il paraissait utile d'étudier le progrès génétique réalisable par une sélection massale, ainsi que les réponses corrélées sur la reproduction.

Dans des populations de lapins non sélectionnées, les poids individuels au sevrage et en fin d'engraissement sont liés négativement à la taille de la portée. Cette taille est donc susceptible d'être réduite par une sélection sur les caractères pondéraux à âge type. Ce n'est pas le cas de la vitesse de croissance post-sevrage (Vrillon *et al.*, 1979). C'est pourquoi le critère de sélection retenu dans cette expérience est la vitesse de croissance entre 4 et 11 semaines. Même si la prolificité n'est pas directement recherchée dans une souche de croisement terminal, c'est un critère important pour le multiplicateur et le sélectionneur de ces souches.

Rouvier *et al.* (1980) ont présenté les résultats des 3 premières générations de sélection. Le progrès génétique sur la vitesse de croissance post-sevrage était de 2,6 g par j. L'héritabilité réalisée était de 0,18, le progrès génétique sur le poids à 77 j de 100 g. Il ne semblait pas y avoir de réponse corrélée importante sur les autres caractères analysés, et notamment sur les tailles de portée. Nous présentons ici l'ensemble de l'expérience: étude de la réponse directe et des réponses corrélées sur les caractères de reproduction et de fitness; analyse démographique des souches sélectionnée et témoin, point qui est rarement abordé.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel animal

A partir de croisements entre des animaux de races *Argenté de Champagne* et *Néo-Zélandais Blanc*, nous avons constitué une souche en 1973. Nous avons aussi utilisé un mâle de race *Fauve de Bourgogne* et une femelle de race *Géant Blanc du Bouscat*, ainsi qu'un mâle issu d'une souche commerciale. Pendant les 4 premières générations – que nous noterons F_1 , F_2 , F_3 et G_0 –, nous avons sélectionné les reproducteurs sur la vitesse de croissance post-sevrage. Nous avons ensuite divisé la souche en 2 pour obtenir 1 souche sélectionnée et 1 souche témoin. L'expérience a débuté avec ces lapereaux de la générations G_0 . Les 2 souches étaient conduites simultanément en générations séparées. Durant les 4 premières générations G_0 , G_1 , G_2 et G_3 la souche sélectionnée se composait de 12 mâles et de 60 femelles. L'effectif a ensuite été réduit à 8 mâles et 40 femelles lors des générations G_4 , G_5 , G_6 , G_7 et G_8 . Nous placions aléatoirement les reproducteurs dans 12, puis dans 8 groupes de

reproduction composés de 1 mâle et 5 femelles en évitant les accouplements frère-sœur. La souche témoin se composait de 8 mâles et 40 femelles, accouplés selon la méthode proposée par Matheron & Chevalet (1977).

Conduite des animaux

Les reproducteurs étaient élevés dans des cages métalliques individuelles placées dans des bâtiments ventilés et chauffés. Les animaux recevaient un aliment granulé du commerce. Les jeunes étaient élevés en cages collectives du 30^e j (sevrage) au 77^e j. Les femelles étaient présentées aux mâles pour la première fois à l'âge de 5 mois, puis 10 j après chaque mise bas. Onze j après la saillie, les femelles étaient palpées pour diagnostiquer la gestation. Les femelles non gestantes étaient saillies 4 j plus tard. Quatre saillies successives sans gestation provoquaient l'élimination de la femelle.

Caractères mesurés

Toutes les portées avec au moins un lapereau vivant à 77 j ont été prises en compte. Les dates de saillies et de mises bas étaient enregistrées ainsi que les tailles de portée à la naissance (lapins nés vivants et nés morts), au sevrage et à 77 j. Les animaux étaient pesés individuellement à 30 et à 77 j. Le tableau I contient les performances de la génération G₀.

Tableau I. Performances des lapins et des portées de la générations G₀.

	<i>Effectif</i>	<i>Moyenne</i>	<i>Ecart type</i>	<i>Coefficient de variation</i>
Gain moyen quotidien entre 30 et 77 j en g	307 ¹	37,42	4,38	0,12
Poids individuel à 30 j en g	307 ¹	609	133	0,22
Poids individuel à 77 j en g	307 ¹	2 370	271	0,11
Nombre de lapins vivants à la naissance	46 ²	8,70	2,43	0,28
Nombre de lapins vivants au sevrage	46 ²	7,20	2,45	0,34
Nombre de lapins vivants à 77 j	46 ²	6,65	2,47	0,37

¹ Lapins

² Portées

Méthode de sélection

Nous avons choisi comme critère de sélection la vitesse de croissance entre les âges de 30 et de 77 j. Pour réduire l'intervalle entre générations, le protocole initial prévoyait que les animaux de renouvellement seraient issus des premières portées. Chaque semaine, nous classions les animaux qui venaient d'avoir 77 j d'après leur vitesse de croissance post-sevrage. Les 10% meilleurs mâles et les 50% meilleures femelles entraient dans le lot des animaux pré-sélectionnés. Lors de la constitution de la génération suivante, nous choisissons les animaux qui avaient eu la plus forte vitesse de croissance parmi les animaux pré-sélectionnés.

Analyse des réponses à la sélection

Pour calculer les différentielles de sélection, nous avons pondéré les performances des reproducteurs sélectionnés par leur nombre de descendants vivants à 77 j. Pour calculer la différentielle de sélection cumulée, nous avons cumulé les différentielles de sélection observées dans la souche sélectionnée, puis nous avons retranché les différentielles de sélection observées dans la souche témoin.

Nous avons estimé la réponse à la sélection par génération en calculant le coefficient de régression des différences entre les moyennes de souches sélectionnée et témoin sur le nombre de générations. Nous avons utilisé comme estimation de l'héritabilité réalisée le coefficient de régression de la réponse sur la différentielle. Nous avons enfin estimé le coefficient de régression de la réponse corrélée pour un autre caractère sur la réponse observée pour le caractère sélectionné. Nous avons comparé à 0 ces divers coefficients par un test de Student.

La fitness se définit comme la valeur sélective ou la valeur reproductive d'un génotype. Elle peut se mesurer dans l'absolu en calculant le nombre de descendants par parent. Elle peut aussi s'évaluer relativement à un génotype (Crow & Kimura, 1970). Pour l'analyser, nous avons choisi comme critère le nombre total de lapins vivants à 77 j produits par les femelles d'une génération, et nous avons rapporté ce nombre au nombre de femelles mises à la reproduction. Ce critère globale est le produit de 3 critères analytiques:

- le rapport du nombre de femelles ayant eu au moins un lapereau vivant à 77 j sur le nombre de femelles mises à la reproduction;
- le nombre moyen de portées par femelle ayant eu au moins un lapereau vivant à 77 j;
- le nombre de lapereaux vivants à 77 j par portée.

Ce critère global intègre donc la fertilité, la prolificité et la viabilité des souches étudiées.

Analyse génétique et démographique complémentaires

Parallèlement, nous avons déterminé plusieurs paramètres génétiques et démographiques des souches étudiées (Vu Tien Khang, 1983). A partir des généalogies des animaux depuis la génération F_1 , nous avons calculé des probabilités d'origine des gènes relativement aux parents de cette génération ainsi que des coefficients de cosanguinité et de parenté. Pour calculer ces coefficients, nous avons utilisé

un programme qui exploite les relations existant entre les coefficients de parenté d'individus de générations successives (Chevalet, 1971). Pour pouvoir comparer la souche témoin et la souche sélectionnée, nous avons défini un effectif efficace de fondateurs E_F . Nous avons calculé cet effectif pour chaque sexe. Dans un sexe où il y a L fondateurs, le fondateur i a une contribution p_i au génome de la population à un instant donné. L'effectif efficace de fondateurs s'écrit par analogie à l'effectif efficace d'allèles défini par Crow & Kimura (1970):

$$E_F = \frac{1}{L \sum_{i=1} p_i^2}$$

Nous avons calculé aussi des effectifs génétiques. Pour une génération donnée nous avons distingué:

- le nombre de reproducteurs « mis à la reproduction ». Ce sont des reproducteurs qui ont été accouplés pour la première fois vers l'âge de 5 mois;
- le nombre de reproducteurs « efficaces ». Un reproducteur « efficace » a eu au moins un descendant vivant à 77 j;
- le nombre de reproducteurs « utiles ». Un reproducteur « utile » a eu au moins un reproducteur « efficace » parmi ses descendants.

A partir des nombres de reproducteurs « efficaces » et des nombres de descendants « efficaces » de ces reproducteurs, nous avons calculé un effectif génétique (Hill, 1972).

RÉSULTATS

La Figure 1 illustre l'évolution des caractères mesurés dans les 2 souches. La vitesse de croissance post-sevrage et le poids à 77 j ont progressé dans la souche sélectionnée et ils sont restés constants dans la souche témoin. Les tailles de portée ont fluctué d'une génération à l'autre, mais elles ont toujours été plus faibles dans la souche sélectionnée que dans la souche témoin.

Réponse directe à la sélection (Tableau II)

En moyenne, 7% des mâles et 35% des femelles furent sélectionnés, ce qui correspond à une intensité de sélection espérée de 1,4. Nous avons obtenu une différentielle de sélection moyenne de 4,45 g sur la vitesse de croissance post-sevrage soit une intensité réalisée de 0,95. L'existence d'une différentielle de sélection moyenne de 0,70 g dans la souche témoin a réduit d'autant la différentielle de sélection cumulée qui s'est élevée à 30 g.

Simultanément, nous avons observé une réponse cumulée égale à 6,9 g, soit une fois et demi l'écart type phénotypique initial. Nous avons estimé l'héritabilité réalisée à 0,23. Le coefficient de régression de la réponse sur le numéro de génération était égal à 0,83 g, soit 2,2% de la vitesse de croissance post-sevrage observée sur les animaux de la génération G_0 .

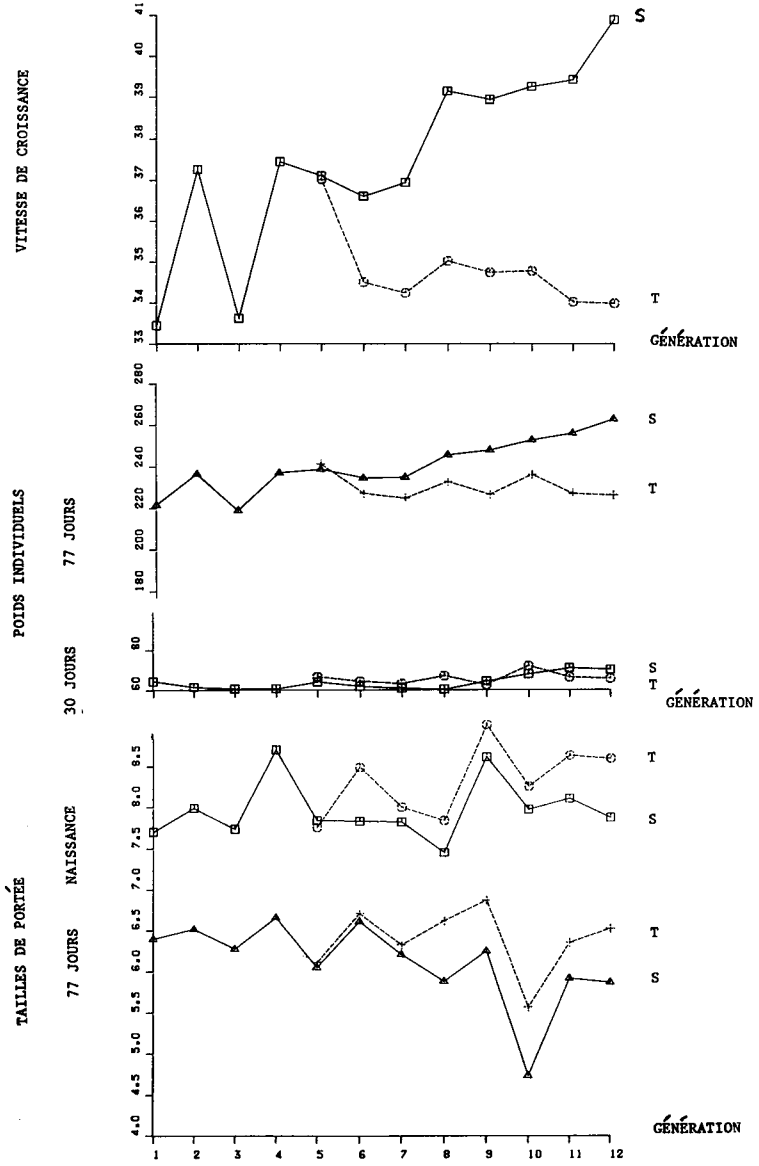


Fig. 1. Vitesse de croissance post-sevrage en g, poids individuel à 30 et à 77 j en dg, nombre de lapins vivants à la naissance et à 77 j. (s = souche sélectionnée; T = souche témoin).

Tableau II. Intensités et différentielles de sélection réalisées dans les souches sélectionnées et témoin, réponse à la sélection pour la vitesse de croissance post-sevrage.

Génération	G ₁	G ₂	G ₃	G ₄	G ₅	G ₆	G ₇	G ₈	Moyenne
Nombre de candidats	307	301	451	505	224	486	178	373	
% d'individus sélectionnés	7,8 ¹ 39,0 ²	8,0 39,9	5,3 26,6	3,2 15,8	7,1 35,7	3,3 16,5	9,0 44,9	4,3 21,4	7,0 34,9
Intensité de sélection espérée	1,42	1,42	1,64	1,90	1,48	1,88	1,34	1,76	1,39
Différentielle souche sélectionnée	4,09	4,69	6,18	3,99	4,34	3,61	4,16	4,57	4,45
Intensité de sélection réalisée	0,93	0,81	1,30	0,89	1,09	0,74	0,84	0,88	0,95
Différentielle souche témoin	-0,75	1,11	1,29	0,48	0,29	0,76	1,08	1,33	0,70
Différentielle de sélection cumulée	4,84	8,42	13,31	16,82	20,87	23,72	26,80	30,04	33,79
Réponse cumulée	0,08	2,08	2,67	4,09	4,17	4,45	5,36	6,88	b ₁ = 0,83 ** b ₂ = 0,23 **

¹ Mâles

² Femelles

b₁ Coefficient de régression de la réponse sur le numéro de la génération.

b₂ Coefficient de régression de la réponse sur la différentielle.

** Significatif au seuil de 1%

Réponse corrélée (Tableau III)

Poids individuel à 30 (sevrage) et 77 j

Faible pour le poids individuel au sevrage (184 g soit 1,4 fois l'écart type phénotypique initial), la différentielle de sélection cumulée était 4 fois plus élevée pour le poids individuel à 77 j (1 756 g soit 5,8 fois l'écart type phénotypique initial). Nous avons observé une réponse corrélée de 366 g pour le poids individuel à 77 j de 1 g pour la vitesse de croissance post-sevrage s'est accompagné d'un gain de 58 g pour le poids à 77 j.

Nombre de lapins vivants à la naissance et à 77 j

La différentielle de sélection cumulée était négative ($-3,83$ lapins soit 1,6 fois l'écart type phénotypique initial) pour le nombre de lapins nés vivants, et pratiquement nulle pour le nombre de lapins vivants à 77 j (0,10 lapin). L'analyse, génération par génération, des différentielles de sélection dans les 2 souches a montré que ces différentielles étaient toujours positives et assez élevées sauf pour le nombre de lapins nés vivants dans la souche sélectionnée.

La réponse corrélée observée sur le nombre de lapins vivants à la naissance et à 77 j était, respectivement, de $-0,72$ et $-0,96$ lapin. Une augmentation de 1 g de la vitesse de croissance post-sevrage s'accompagnait d'une diminution de 0,10 du nombre de lapins nés vivants.

Nombre de lapins vivants à 77 j par femelle mise à la reproduction (Tableau IV)

Dès les premières générations, le critère global de «fitness» a pris des valeurs plus faibles dans la souche sélectionnée que dans la souche témoin. Cette tendance était d'abord due à une diminution du pourcentage de femelles ayant fait au moins une portée.

Probabilités d'origine des gènes, nombres efficaces de reproducteurs et coefficients de consanguinité

Nous avons utilisé 15 mâles et 31 femelles pour créer la souche. Les gènes des reproducteurs de la génération F_1 provenaient seulement de 12 mâles et de 26 femelles. Lors de la création de la souche témoin, le nombre de fondateurs n'était plus que 9 mâles et 21 femelles. Par la suite, la souche témoin a conservé des gènes de tous ces fondateurs alors que les gènes d'une femelle fondatrice disparaissaient dans la souche sélectionnée. La figure 2 illustre la contribution de chaque ancêtre lorsque l'expérience de sélection s'est achevée. Dans la souche sélectionnée, les 4 mâles ou les 10 femelles les plus influents ont fourni plus de 43% des gènes de la souche. Dans la souche témoin, la contribution des fondateurs était plus équilibrée. Pour atteindre ce même pourcentage de 43%, il fallait attendre la 13^e femelle fondatrice. La souche sélectionnée possédait 4,05 fondateurs mâles «efficaces» et 8,97 fondateurs femelles «efficaces». La souche témoin possédait, elle, 4,30 fondateurs mâles «efficaces» et 13,51 fondateurs femelles «efficaces».

Tableau III. Différentielles et réponses pour les caractères corrélés.

Numéro de la génération		G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	G_6	G_7	G_8	b_3^1
Poids individuel à 30 j	Différentielle souche sélectionnée	39	14	53	51	9	100	14	29	
	Différentielle souche témoin	22	-10	29	1	-2	41	20	21	
	Différentielle cumulée	17	41	64	114	124	182	176	184	
	Réponse cumulée	-27	-26	-24	-66	17	-41	39	43	10
Poids individuel à 77 j	Différentielle souche sélectionnée	230	236	342	328	212	269	209	243	
	Différentielle souche témoin	-4	45	89	24	15	77	71	85	
	Différentielle cumulée	234	425	677	891	1087	1280	1418	1576	
	Réponse cumulée	-25	74	101	130	214	168	291	366	58**
Nombre de lapins vivants à la naissance	Différentielle souche sélectionnée	0,26	-0,40	0,32	-0,20	0,34	-0,89	0,58	0,95	
	Différentielle souche témoin	2,54	-0,05	0,43	1,53	0,52	0,15	0,03	0,39	
	Différentielle cumulée	-2,28	-2,63	-2,74	-4,47	-4,64	-5,69	-5,16	-3,83	
	Réponse cumulée	0,18	-0,66	-0,18	-0,39	-0,61	-0,28	-0,53	-0,72	-10*
Nombre de lapins vivants à 77 j	Différentielle souche sélectionnée	0,79	0,74	0,85	0,57	0,28	-0,07	1,14	0,88	
	Différentielle souche témoin	0,92	-0,02	0,52	1,52	0,66	0,25	1,02	0,44	
	Différentielle cumulée	-0,13	0,63	0,97	0,01	-0,37	-0,18	-0,06	0,10	
	Réponse cumulée	-0,06	-0,10	-0,12	-0,73	-0,62	-1,94	-0,43	-0,96	-0,17

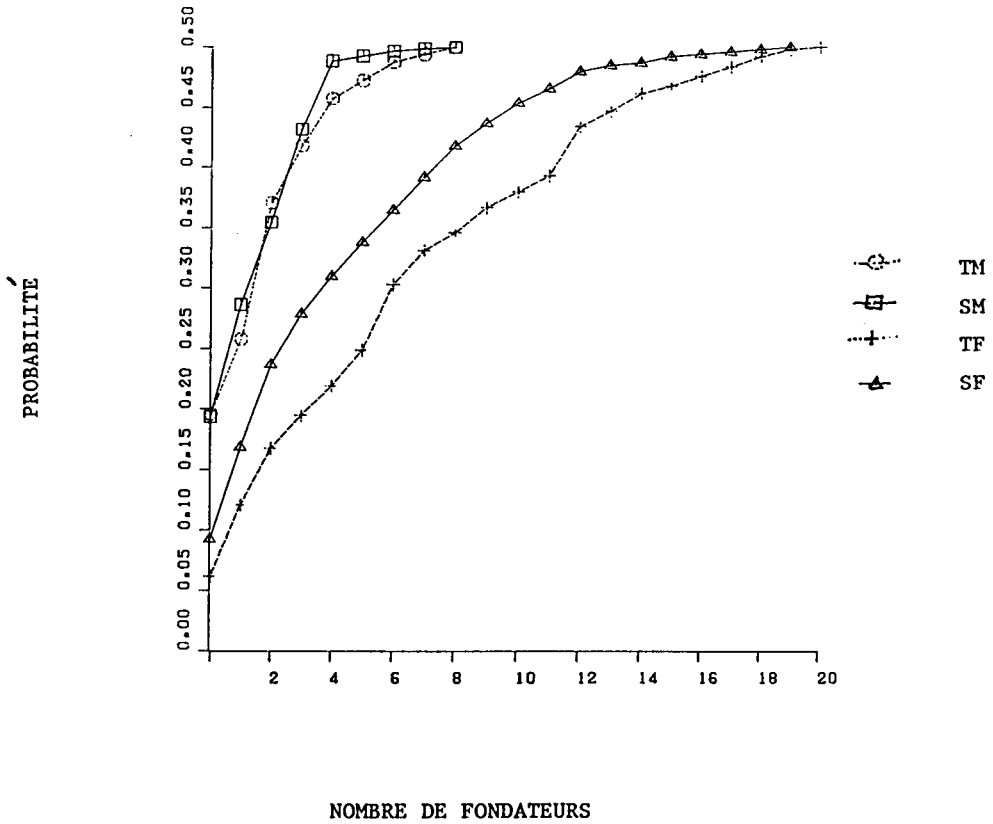
¹ Coefficient de régression de la réponse corrélée sur la réponse directe.

*: Significatif au seuil de 5%;

** : significatif au seuil de 1%.

Tableau IV. Quelques critères de fitness.

<i>Génération</i>	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	G_6	G_7	G_8	b_3
<i>Souche sélectionnée</i>									
Proportion de femelles ayant fait au moins une portée (%)	67	72	83	48	65	25	38	32	
Nombre de lapins vivants à la naissance en première portée	7,65	7,61	7,74	6,63	8,15	8,00	7,57	7,37	
Nombre de lapins vivants à 77 j en première portée	5,80	6,44	6,12	4,95	5,89	4,80	5,74	5,74	
Nombre de mises-bas par femelle ayant reproduit au moins une fois	1,40	1,65	1,66	2,05	3,19	1,93	2,74	2,16	
Nombre de lapins vivants à 77 j par femelle mise en place	5,7	7,8	8,6	5,8	12,9	3,4	9,3	5,6	
<i>Souche témoin</i>									
Proportion de femelles ayant fait au moins une portée (%)	93	83	68	85	105	53	73	85	
Nombre de lapins vivants à la naissance en première portée	7,41	7,88	7,07	7,29	8,76	8,14	7,66	7,73	
Nombre de lapins vivants à 77 j en première portée	5,76	6,67	6,22	6,50	7,02	4,24	6,00	5,90	
Nombre de mises-bas par femelle ayant reproduit au moins une fois	1,49	1,91	2,07	2,79	3,26	2,57	2,49	3,40	
Nombre de lapins vivants à 77 j par femelle mise à la reproduction	8,4	10,6	8,9	15,6	23,6	7,3	11,4	16,7	
Réponse sur le critère global	-2,7	-2,8	-0,3	-9,8	-10,7	-3,9	-1,9	-11,1	-1,1



TM Mâles de la souche témoin
 SM Mâles de la souche sélectionnée
 TF Femelles de la souche témoin
 SF Femelles de la souche sélectionnée

Fig. 2. Probabilités cumulées d'origine des gènes.

Tableau V. Effectif génétique (Hill, 1972).

<i>Souche sélectionnée</i>										<i>Souche témoin</i>																
1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8			
M	F	Var (mm)	Var (mf)	Cov (mfmf)	Var (fm)	Var (ff)	Cov (fmff)	Ne	M	F	Var (mm)	Var (mf)	Cov (mfmf)	Var (fm)	Var (ff)	Cov (fffm)	Ne	M	F	Var (mm)	Var (mf)	Cov (mfmf)	Var (fm)	Var (ff)	Cov (fffm)	Ne
F ₁	11	28	0,69	4,79	0,45	0,53	1,17	-0,26	30,0																	
F ₂	13	30	1,21	5,31	0,44	0,72	1,18	-0,38	30,3																	
F ₃	15	42	3,40	9,05	0,88	0,74	1,85	-0,22	23,6																	
G ₀	15	24	0,43	6,78	-0,03	0,42	1,66	-0,06	30,5	12	31	0,17	0,85	0,17	0,24	0,45	50,3									
G ₁	10	25	1,49	12,01	2,87	0,48	1,47	0,49	14,2	11	27	0,63	1,29	0,48	0,32	0,32	34,6									
G ₂	7	18	3,10	4,12	0,94	0,36	0,62	-0,22	14,1	12	25	0,56	0,91	-0,11	0,20	0,65	43,9									
G ₃	9	15	0,91	3,11	1,00	0,38	1,23	0,11	18,0	14	30	1,10	2,82	0,68	0,48	0,51	34,1									
G ₄	11	16	0,73	3,47	0,36	0,31	0,86	-0,03	24,4	18	26	0,67	0,57	0,11	0,54	1,22	54,9									
G ₅	6	13	0,89	20,47	0,78	0,64	2,28	0,35	8,0	16	22	1,48	1,06	0,51	0,42	1,06	33,5									
G ₆	8	17	1,75	2,94	-0,63	0,35	1,12	-0,21	22,9	14	25	0,82	0,98	0,36	0,53	0,56	37,0									
G ₇	5	10	0,16	2,24	0,12	0,24	1,76	-0,18	16,5	12	17	1,31	1,06	0,06	1,27	1,17	24,6									

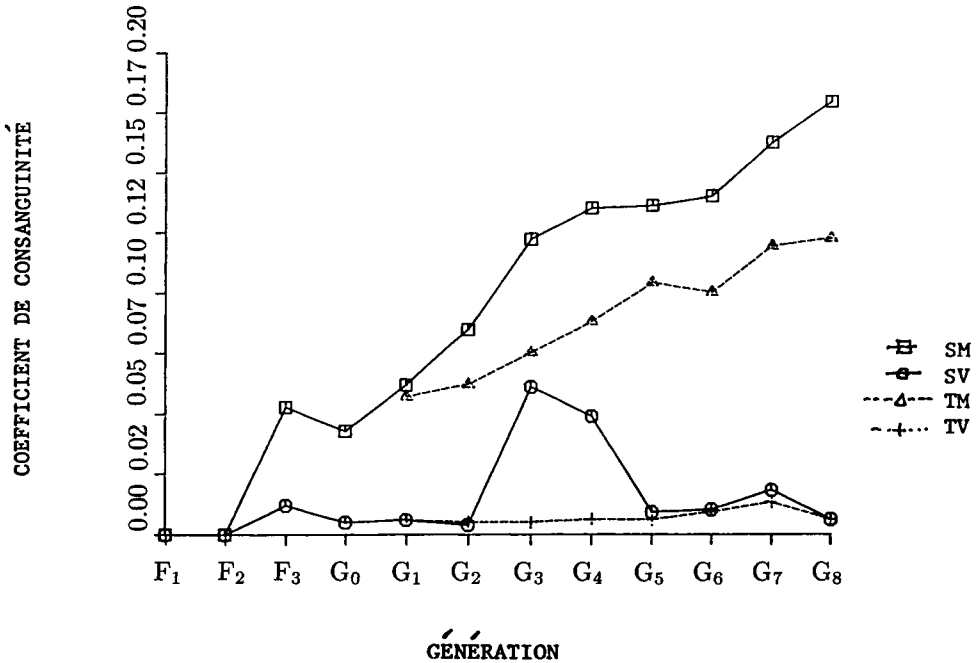
M et F: nombre de reproducteurs mâles et femelles efficaces.

Var (mm) et var (mf): nombre de descendants efficaces mâles et femelles d'un mâle.

Var (fm) et var (ff): même chose pour une femelle.

Cov (mm, mf) et cov (fm, ff): covariances entre ces nombres.

Ne: effectif génétique.



SM Moyenne dans la souche sélectionnée

SV Variance dans la souche sélectionnée

TM Moyenne dans la souche témoin

TV Variance dans la souche témoin

Fig. 3. Moyenne et variance ($\times 10^{-1}$) du coefficient de consanguinité.

Le tableau V présente l'évolution de l'effectif génétique de chaque souche. L'effectif génétique a varié entre 8 et 24 dans la souche sélectionnée. Toujours plus élevé dans la souche témoin, il a varié entre 25 et 55. Une différence du nombre de mâles «utiles» a provoqué cet écart.

A partir de la génération F₂, le coefficient de consanguinité moyen a augmenté régulièrement dans la souche sélectionnée pour atteindre 0,18 à la génération G₈ (Fig. 3). La variance de ce coefficient était généralement comprise entre $0,5 \times 10^{-3}$ et $1,5 \times 10^{-3}$, sauf pour les générations G₃ et G₄ où elle avait atteint respectivement $6,1 \times 10^{-3}$ et $4,9 \times 10^{-3}$. Dans la souche témoin, le coefficient de consanguinité moyen a augmenté plus lentement et sa variance était restée comprise entre 0,5 et $1,5 \times 10^{-3}$.

DISCUSSION

Analyse de la réponse directe

Comme lors de la première analyse (Rouvier *et al.*, 1980), la réponse que nous avons observée dans cette expérience de sélection est plus faible que la réponse calculée à partir des paramètres génétiques de la bibliographie et du protocole. Pour expliquer ce résultat, analysons les composantes de la réponse à la sélection.

L'intensité de sélection réalisée est égale aux 2/3 de l'intensité espérée. Cette différence s'explique d'abord par les problèmes de fertilité observés dans la souche sélectionnée. Ainsi, pour procréer la génération G₃, 21 mâles et 71 femelles ont été « mis à la reproduction » au lieu des 12 mâles et 60 femelles prévus.

Parmi eux, 10 mâles et 46 femelles ont été des reproducteurs « utiles ». L'utilisation de nombreuses remplaçantes explique pourquoi les nombres de reproducteurs qui figurent au Tableau V sont parfois supérieurs à ceux que prévoyait le protocole.

Les contraintes zootechniques inhérentes à la conduite d'une souche cunicole expliquent aussi cette différence. Les 10 mâles utiles de la génération G₂ qui ont servi à procréer la génération G₃ n'étaient pas ceux qui avaient les 10 vitesses de croissance les plus fortes: le 5^e d'entre eux était 12^e et le dernier 24^e. De même la 23^e femelle « utile » était classée 46^e sur sa vitesse de croissance intrasexe et intra génération. La 46^e femelle « utile » était classée 109^e. Entre 77 j et l'âge de la mise en reproduction, certains animaux meurent. On a dû en éliminer d'autres du fait d'un état sanitaire insuffisant.

Dans leur expérience de sélection sur le poids individuel à 112 j, Mgheni et Christensen (1985) ont observé des intensités de sélection proches de celles que nous espérons: 1,42 dans une souche sélectionnée pour un poids élevé (souche haute) et 1,14 dans une souche sélectionnée pour un poids faible (souche basse).

Notre estimation de l'héritabilité réalisée est proche de celles estimées par Rouvier *et al.* (1980) à partir des 3 premières générations de cette expérience ou par Mgheni et Christensen (1985). Ces derniers auteurs estimaient l'héritabilité pour la divergence entre les souches haute et basse à 0,19. Dans la souche haute comparée à une souche témoin, l'héritabilité réalisée était de 0,11. Dans la souche basse, elle était de 0,31. Les valeurs sont inférieures aux estimations obtenues par décomposition de la variance dans des populations non sélectionnées. La valeur de 0,35 est une bonne estimation moyenne (Baselga *et al.*, 1982). Cependant Chevalet (1976) avait estimé l'héritabilité de la vitesse de croissance post-sevrage à 0,18. Les effets maternels estimés pour ce caractère étaient petits, mais il pourrait exister une variabilité génétique de dominance.

Plusieurs hypothèses peuvent expliquer une faible valeur de l'héritabilité. Dans l'expérience que nous avons analysée, l'effectif génétique de la souche sélectionnée était faible (p. 534 et tableau V). Hanrahan *et al.* (1973) ont clairement montré que dans ces petites populations l'héritabilité réalisée était plus faible que dans des populations de plus grands effectifs. L'étude des probabilités d'origine des gènes depuis la création de la souche (p. 534 et figure 2) montre que lors de la génération F₁ 2 mâles ont été très utilisés. Ils étaient responsables de 21% des gènes de la souche. Cela a peut-être réduit la variabilité génétique disponible pour la sélection.

Confronté au même problème, Mgheni et Christensen (1985) ont supposé que les effets maternels agissaient comme une force de rappel. Contrairement à une

pratique courante chez la souris, les tailles de portée n'étaient pas équilibrées à la naissance. Cependant, Masoero (1982) a précisé dans une revue bibliographique que les effets maternels avaient peu d'influence sur la vitesse de croissance post-sevrage. Nous pensons qu'il en va de même pour la dépression de consanguinité. Enfin, il faut se demander si le milieu d'élevage n'a pas limité l'expression du potentiel de croissance des animaux. Cela expliquerait la baisse des performances brutes dans la souche sélectionnée et la souche témoin entre la génération G_1 et la génération G_3 (Fig. 1). Cependant dans la souche témoin cette baisse est peut-être simplement une conséquence de l'arrêt de la sélection dans cette souche (Falconer, 1974).

Analyse de la réponse corrélée

Rouvier *et al.* (1980) avaient observé une réponse corrélée uniquement sur le poids individuel à 77 j après les 3 premières générations de sélection. Les résultats que nous venons de présenter confirment cette observation. Les réponses corrélées sur les poids individuels au sevrage et à 77 j sont cohérentes avec les corrélations génétiques estimées chez le lapin (Vrillon *et al.*, 1979) et avec les résultats obtenus chez la souris (Eisen *et al.*, 1973; McCarty, 1982).

Les réponses corrélées sur les tailles de portée sont à discuter. Il existe chez les mammifères domestiques une corrélation génétique positive et assez forte entre la vitesse de croissance et les tailles de portée (Brien, 1986). Dans les expériences de sélection réalisées chez la souris, une augmentation de la vitesse de croissance s'est accompagnée le plus souvent d'une augmentation des tailles de portée. Il y a cependant des exceptions (Bradford *et al.*, 1979). Doolittle *et al.* (1972) ont supposé que cette corrélation génétique était induite par des effets de milieu favorables. Si ceux-ci ne s'expriment pas, la corrélation disparaîtrait.

Chez le lapin, Vrillon *et al.* (1979) ont montré que cette corrélation génétique n'était pas significativement différente de zéro. Cependant Estany *et al.* (1988) ont observé une augmentation des tailles de portée dans une souche sélectionnée pour la vitesse de croissance. Estany *et al.* (1989) ont aussi observé une augmentation de la vitesse de croissance dans une souche sélectionnée pour la taille de portée. Dans l'expérience que nous avons étudiée, l'analyse des différentielles de sélection a montré que les lapins qui avaient une forte vitesse de croissance provenaient de portées plus petites que la moyenne à la naissance. Par contre, à 77 j, la taille de ces portées était égale à la moyenne. La réponse corrélée sur la taille de portée à la naissance a sans doute été induite par cette différentielle de sélection. La réponse corrélée sur la taille de portée à 77 j n'est pas significative; il y a cependant une tendance assez nette qui ne s'explique pas par une différentielle de sélection. Cette tendance est en partie corrélée à la baisse de la taille de portée à la naissance. Cette tendance pourrait être due aussi à la consanguinité. La taille de portée à la naissance diminue de 0,04 lapereaux pour un accroissement de la consanguinité de 1% (Chai, 1969). Comme le coefficient de consanguinité a augmenté plus vite dans la souche sélectionnée que dans la souche témoin, cela contribuerait à expliquer la baisse de la taille de portée à la naissance.

Cependant d'autres résultats ne sont pas aussi clairs. L'effet de la consanguinité sur les tailles de portée était moins marqué dans une souche sélectionnée sur ce caractère (Poujardieu & Toure, 1980).

Analyse de la réponse corrélée sur la fitness

Nos résultats vont dans le même sens que ceux qui ont été obtenus chez la souris (McCarthy, 1982; Brien, 1986). La sélection pour la croissance post-sevrage s'accompagne d'une baisse de la fertilité et d'une diminution de la durée de la vie reproductive. L'augmentation des tailles de portée ne compense pas ces diminutions. Globalement la fitness est réduite. Cependant la réduction de la fitness que nous avons observée est beaucoup plus forte que celles qui sont décrites dans la bibliographie (Tableau IV). A propos de ce tableau, signalons que la durée de production d'une génération a augmenté progressivement au cours de l'expérience: cet intervalle qui était égal à 4 mois pour la génération G_1 a dépassé 8 mois pour les générations G_5 et G_8 . (La durée de production d'une génération est l'intervalle de temps compris entre la naissance de la première portée et le sevrage de la dernière portée de cette génération).

Il existe plusieurs hypothèses pour expliquer cette dégradation (Eisen *et al.*, 1973; Barria & Bradford, 1981). *Les effets pléiotropiques ou les effets induits par un écart à un poids adulte optimum jouent un rôle primordial.* On a souvent observé un accroissement du poids adulte dans les souches sélectionnées sur la croissance post-sevrage. Dans notre expérience, on n'a pas mesuré ce caractère. La dépression de consanguinité pourrait aussi intervenir. Une expérience chez la souris (Eisen *et al.*, 1973) illustre ces 2 mécanismes (effets induits par la sélection ou dépression de consanguinité). Eisen *et al.* (1973) ont sélectionné sur la vitesse de croissance post-sevrage des souches d'effectifs différents. Une souche se composait de 4 couples, une autre de 8 couples et une troisième de 16 couples. Nous avons calculé les effectifs génétiques de chacune de leurs souches (Hill, 1972). Le Tableau VI résume les résultats obtenus. Eisen *et al.* (1973) ont supposé que, dans la souche composée de 4 couples, c'était essentiellement la dépression de consanguinité qui avait agi. Au contraire, dans la souche composée de 16 couples, la sélection a été plus efficace. L'augmentation du poids à 6 semaines aurait provoqué la dégradation de la fitness.

Dans l'expérience que nous analysons, l'effectif génétique a été en moyenne de 20 et il a varié d'une génération à l'autre entre 8 et 24. A la génération G_8 , le coefficient de consanguinité de la souche sélectionnée était égal à 0,18. Dans la souche témoin il était alors égal à 0,12. Cette valeur est proche de celle prévue par Matheron & Chevalet (1977). La réponse sur le poids à 77 j était égale à 15% du poids moyen initial. Le critère de fitness avait baissé de 50%.

Notre souche se rapproche donc plus de celle composée de 4 couples que de celle composée de 16 couples. *La dégradation de la fitness serait due aussi à la dépression de consanguinité.* Pour étayer cette hypothèse, nous avons remarqué que les générations où la variance du coefficient de consanguinité était élevée dans la souche sélectionnée (générations G_3 et G_4 pour les individus, Fig. 4) correspondent à des générations au cours desquelles la réduction de la fitness a été particulièrement marquée (générations G_4 et G_5 pour les mères, Tableau IV). Nous n'avons pas observé le même phénomène pour la génération G_8 . Howard (1982) avait fait des constatations assez voisines dans une autre souche cunicole. Comme Matheron & Chevalet (1977) l'avaient prévu, la variance du coefficient de consanguinité est restée faible dans la souche témoin.

Tableau VI. Expérience de sélection sur le poids à 6 semaines chez la souris (d'après Eisen *et al.*, 1973).

Table VI. Selection experiment on 6 weeks individual weight (from Eisen *et al.*, 1973).

Souche	Sélectionnée			Témoin
	4 couples	8 couples	16 couples	16 couples
Critère				
Effectif génétique	14	30	62	62
F ¹	0,26	0,13	0,12	0,12
Poids à 6 semaines ²	116	123	138	100
Critère de fitness ²	87	100	80	100

¹ Coefficient de consanguinité moyen à la génération 14.

² Ecart en p.100 par rapport à la souche témoin.

On notera enfin que les animaux de renouvellement étaient le plus souvent issus de première portée. C'est le cas de plus de 90% d'entre eux entre les générations F₁ et G₀, de plus des 2/3 d'entre eux pour les générations G₁ et G₂. Ce pourcentage a varié entre 30 et 50% pour les autres générations. Cette pratique d'élevage a sans doute diminué les effets favorables de la sélection naturelle sur la fitness.

Choix d'un critère de sélection pour la croissance post-sevrage

La vitesse de croissance post-sevrage avait été choisie comme critère de sélection car ce caractère est moins soumis aux influences maternelles que les poids individuels. La réponse cumulée sur le poids à l'âge de 77 j confirme l'efficacité de ce critère. Il reste à atténuer les conséquences défavorables observées au cours de cette expérience.

Il faudrait tout d'abord maintenir la fitness de la souche sélectionnée. Pour cela on pourrait accroître le nombre de mâles « efficaces » et utiliser un plan d'accouplement plus contraignant de façon à augmenter l'effectif génétique et à diminuer la variance du coefficient de consanguinité. Une correction des vitesses de croissance pour les tailles de portées à la naissance pourrait annuler la différentielle de sélection sur ce caractère.

Pour améliorer encore l'efficacité de la sélection, on pourrait corriger les vitesses de croissance pour l'effet "semaine de sevrage". Blasco *et al.* (1983) ont montré l'importance de cet effet. Cependant la correction est complexe car cet effet comprend une composante environnementale et une composante génétique, égale à la valeur génétique moyenne des individus sevrés pendant la semaine.

Par ailleurs il faudrait prendre en compte l'efficacité alimentaire. Poujardieu *et al.* (1974) ont souligné l'importance économique de ce caractère. Mais sa mesure directe est coûteuse et complexe (Vrillon *et al.*, 1979). Masoero (1982) a montré que la vitesse de croissance post-sevrage et l'efficacité alimentaire sont peu liées. Il a proposé de modifier les modalités de mesure de la vitesse de croissance pour accroître la liaison avec l'efficacité alimentaire. A cet effet, il a suggéré de retarder

la fin du contrôle, comme Vogt (1979) qui a sélectionné sur le poids à 120 j, ou de finir le contrôle à poids constant.

On pourrait modifier le critère de sélection. La prise en compte du poids total de muscles, du poids total de gras ou du poids du gras périrénal permet de mieux évaluer l'efficacité alimentaire (Rouvier, 1969). Le poids de ces tissus est, par ailleurs, très héritable (Rouvier, 1970). En sélectionnant sur les poids de tissus maigres ou gras, l'on pourrait probablement améliorer l'efficacité alimentaire, comme Bishop & Hill (1984) l'on fait chez la souris.

CONCLUSION

Cette expérience confirme l'efficacité d'une sélection sur la vitesse de croissance post-sevrage chez le lapin. Nos résultats divergent des expériences décrites antérieurement sur 2 points. Tout d'abord la réponse corrélée sur les tailles de portée a tendance à être négative. Ensuite la dégradation de la fitness est beaucoup plus forte que dans les expériences décrites dans la littérature. Cette dégradation est due aux effets pléiotropiques induits par la sélection mais aussi aux effets induits par le faible effectif génétique de la souche sélectionnée.

RÉFÉRENCES

- Barria N. & Bradford G.E. (1981) Long-term selection for rapid gain in mice. II. Correlated changes in reproduction. *J. Anim. Sci.* 52, 739-747
- Baselga M., Blasco A. & Garcia F. (1982) Parametros geneticos de caracteres economicos en poblaciones de conejos. *In: 2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Madrid, 4-8 October 1982, vol. 6, Plenary Sessions*, Editorial Garsi, Madrid, pp. 471-480
- Bishop S.C. & Hill W.G. (1984) Effects of selection on growth, body composition, and food intake in mice. III. Correlated responses: growth, body composition, food intake and efficiency and catabolism. *Genet. Res.* 46, 57-74
- Blasco A., Baselga M & Garcia F. (1983) Analisis fenotipico de caracteres productivos en el conejo para carne. I. Caracteres de crecimiento. *Arch. Zootech.* 32, 111-130
- Bradford G.E., Barkley M.S. & Spearow J. (1979) Physiological effects of selection for aspects of efficiency of reproduction. *In: Selection Experiments in Laboratory and Domestic Animals* (Robertson A. ed.) Commonwealth Agriculture Bureaux, Farnham Royal U.K., 161-175
- Brien F.D. (1986) A review of the genetic and physiological relationships between growth and reproduction in mammals. *Anim. Breed. Abstr.* 54, 975-997
- Chai C.K. (1969) Effects of inbreeding in rabbit inbred lines, discrete characters, breeding performance and mortality. *J. Heredity* 60, 64-70
- Chevalet C. (1971) Calcul automatique des coefficients d'identité. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 3, 449-462

- Chevalet C. (1976) Estimations des composantes de la variance phénotypique dans une population consanguine. II. Application. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 8, 207-232
- Crow J.F. & Kimura M. (1970) *An Introduction to Population Genetics Theory*. Harper and Row, New York
- Doolittle D.P., Wilson S.P. & Hulbert L.L. (1972) A comparison of multiple trait selection methods in the mouse. *J. Heredity* 63, 366-372
- Eisen E.J., Hanrahan J.P. & Legates J.E. (1973) Effects of the population size on correlated responses to selection for post weaning gain in mice. *Genetics* 74, 157-170
- Estany J. (1987) *Metodologia de la seleccion en lineas de reproduccion in crecimiento de conejos de carne*, Tesis doctoral, Universidad Politecnica de Valencia
- Estany J., Baselga M., Blasco A. & Camacho J. (1988) Estimation of genetic trend of rabbit growth rate by mixed model methodology. *4th World Rabbit Science Association Congress, Budapest, 11-14 October 1988*, Herceghalom vol. 1, pp. 104-111
- Estany J., Baselga M., Blasco A. & Camacho J. (1989) Mixed model methodology for the estimation of genetic response to selection in litter size of rabbits. *Livest. Prod. Sci.* 21, 67-75
- Falconer D.S. (1974) *Introduction à la génétique quantitative* (Traduction de *Introduction to Quantitative Genetics*, Oliver and Boyd, Edinburgh, 1972)
- Hanrahan J.P., Eisen E.J. & Legates J.E. (1973) Effects of population size and selection intensity on short term response to selection for post-weaning gain in mice. *Genetics* 73, 513-530
- Hill W.G. (1972) Effective size of populations with overlapping generations. *Theor. Popul. Biol.* 3, 278-289
- Howard S.B. (1982) *Etudes de quelques facteurs qui influencent la productivité du lapin fournisseur de protéines: conditions climatiques et d'environnement; sélection et consanguinité*, Thèse de docteur-ingénieur, INP de Toulouse
- Lebas F. & Matheron G. (1982) Rabbits. *Livest. Prod. Sci.* 9, 235-250
- McCarthy J.C. (1982) The laboratory mouse as a model for animal breeding: a review of selection for increased body weight and litter size. *In: 2nd World Congress on Genetics applied to Livestock Production, Madrid, 4-8 October 1982, Vol. 5 Plenary Sessions* Editorial Garsi, Madrid, pp. 66-83
- Masoero G. (1982) Breeding and crossbreeding to improve growth rate, feed efficiency and carcass characters in rabbit meat production. *In: 2nd World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Madrid, 4-8 October 1982, Vol. 6 Plenary Sessions*, Editorial Garsi, Madrid, pp. 499-509
- Matheron G. & Chevalet C. (1977) Consanguinité dans une population témoin de lapin. Evolution attendue des coefficients de consanguinité individuel. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 9, 1-13
- Mgheni M. & Christensen K. (1985) Selection experiment on growth and litter size in rabbits. II. Two-way selection response for body weight at 112 days. *Acat Agric. Scand.* 35, 278-286

- Poujardieu B. & Toure S. (1980) Influence de la variation du taux de consanguinité sur les performances d'élevage de lapines utilisées en croisement de souche. *In: 2^e Congrès Mondial de Cuniculture, Barcelone, 15-18 avril 1980*, Vol. 1 pp. 223-232
- Poujardieu B., Rouvier R., Vrillon J.L. & Donal R. (1974) Modèle de la sélection du lapin sur les caractères de croissance et d'efficacité alimentaire. *In: 1st World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Madrid, 7-1 October 1974. Vol. 3 Plenary Sessions*, Editorial Garsi, Madrid, pp. 495-504
- Rouvier R. (1969) Note: variation des besoins d'entretien et de croissance chez les jeunes lapins (42 à 84 jours) de deux races. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 1, 197
- Rouvier R. (1970) Variabilité génétique du rendement à l'abattage et de la composition anatomique de lapins de trois races. *Ann. Génét. Sél. Anim.* 3, 325-346
- Rouvier R. (1981) Les travaux de recherche Français sur la sélection du lapin au cours des dix dernières années. *C. R. Acad. Agric. Fr., séance du 25 mars 1981*, pp. 509-524
- Rouvier R., Tudela F. & Duzert R. (1980) Expérimentation en sélection sur la vitesse de croissance: résultats préliminaires. *In: 2^e Congrès Mondial de Cuniculture, Barcelone, 15-18 avril 1980*, Vol. 1, 244-253
- Vogt D.W. (1979) Selection experiments with domestic rabbits. I. Heritabilities of and genetic correlation between post-weaning average daily gain and cross feed efficiency. *J. Heredity* 70; 421-422
- Vrillon J.L., Donal R., Poujardieu B. & Rouvier R. (1979) Sélection et testage des lapins mâles de croisement terminal: 1972-1975. *Bull. Tech. Dép. Génét. Anim.* 28, INRA, Jouy-en-Josas
- Vu Tien Khang J. (1983) Méthodes d'analyse des données démographiques et généalogiques dans les populations d'animaux domestiques. *Génét. Sél. Evol.* 15, 263-298