



L'amélioration génétique des critères qualitatifs en aviculture

CHAPUIS Hervé⁽¹⁾, LE BIHAN-DUVAL Elisabeth⁽²⁾,
MAILLARY Ludovic⁽¹⁾, BEAUMONT Catherine⁽²⁾

(1) SYSAAF, Station de Recherches Avicoles, INRA, 37380 Nouzilly

(2) Station de Recherches Avicoles, INRA, 37380 Nouzilly

RESUME

Les caractères discrets sont des caractères prenant un nombre limité de valeurs. Ils sont généralement impliqués dans la description des critères de qualités. Peu d'études génétiques leur ont été consacrées jusqu'ici. Le développement de modèles adaptés permet désormais de les étudier rigoureusement. Les caractères concernés sont nombreux, et vont des problèmes d'aplomb aux colorations indésirables. Des héritabilités élevées ont été estimées, qui démontrent la faisabilité d'une sélection sur ces caractères. Les sélectionneurs disposent désormais des outils nécessaires pour progresser aussi rapidement que possible.

SUMMARY

In animal production, some traits exhibit a limited number of values. These so-called discrete traits are often involved in the description of quality traits. Until now, few genetic studies were dedicated to discrete traits. Recent development of relevant models and methods allows for thorough analyses. Many traits are involved, from lameness to feather color. High heritability coefficients were estimated for these traits, thus demonstrating the potential benefits of selection. Useful software is now available, allowing for optimized genetic gain.

Introduction

Les productions animales ont vu leur niveau de performance s'améliorer considérablement au cours des dernières décennies. Si ce progrès est dû, pour partie, à l'amélioration des techniques d'élevage, la génétique, au travers de la sélection, y a incontestablement contribué de façon importante.

En France, les travaux menés par l'INRA ont permis la mise au point de modèles mathématiques et de logiciels adaptés pour l'évaluation et le choix des candidats à la sélection. Les premiers caractères étudiés ont été les caractères de production (poids vif, poids de découpe) dont la distribution est, le plus souvent, approximativement normale. C'est pourquoi la théorie génétique sous-jacente utilise les propriétés de cette distribution de référence.

Aujourd'hui, sous la pression des

consommateurs, les préoccupations des filières se sont déplacées vers des objectifs faisant une part plus large à des critères qualitatifs, tels que la sécurité alimentaire, la typicité des produits, et le respect du bien-être animal. L'aviculture n'échappe pas à cette tendance.

Or, la plupart des critères de qualité mesurés présentent une distribution dite discrète car ils prennent un nombre limité de valeurs (de 2 à 10 modalités distinctes), et se distinguent en cela des caractères classiquement sélectionnés. Ce type de distribution, plus délicat à analyser que le précédent, requiert des modèles et des logiciels d'analyse particuliers, désormais disponibles. Le but de cet article est de présenter brièvement les fondements mathématiques de l'évaluation génétique de ces caractères, et d'en présenter quelques applications, potentielles ou déjà réalisées en aviculture.

1. Bases mathématiques de l'évaluation génétique

Le principe de la sélection est de conserver, pour la reproduction, les animaux supposés transmettre à leur descendance une supériorité pour les caractères d'intérêt économique. Ce potentiel génétique ne peut être mesuré. Il doit être estimé. Pour cela, une modélisation de la performance est nécessaire.

1.1. La modélisation de la performance

La performance (également appelée phénotype) d'un animal résulte de l'action conjuguée de sa valeur génétique (appelée aussi génotype noté **G**) et de l'effet global de l'environnement **E** selon la formule :

$$P = G + E$$

Le génotype **G** est supposé résulter de l'action conjuguée de nombreux gènes. Il se décompose en valeur

génétique **A** et en terme d'interactions à un même locus (dominance **D**) ou à différents loci (épistasie **I**) :

$$G = A + D + I$$

De son génotype **G**, un individu ne transmet à sa progéniture que la moitié de ses allèles, ce qui correspond, en espérance, à la moitié des effets de ses allèles (soit $1/2 A$) car ni les paires alléliques ni, en général, les combinaisons particulières d'allèles de gènes différents ne sont transmissibles. Ainsi, le terme additif est le seul exploitable en sélection. Les termes d'interactions sont valorisés en cas de croisement.

Depuis les travaux de Fisher (1918), on suppose que **A** résulte de l'addition des effets infimes d'un grand nombre de gènes (modèle polygénique). Selon la théorie, la somme de telles contributions suit une distribution normale ou gaussienne, du nom de son inventeur.

L'environnement **E** regroupe l'ensemble des facteurs de variation dus à des effets identifiés. En aviculture, les animaux sont élevés par lots d'éclosion regroupant un grand nombre d'animaux nés le même jour et recevant les mêmes programmes alimentaire, lumineux et sanitaire. Avec le sexe, le lot d'éclosion est l'effet de milieu identifiable le plus fréquemment inclus dans les modèles d'analyse.

Dans chaque modélisation un terme résiduel **R** mesure l'écart entre valeur prédite par le modèle et valeur observée. Ici, le résidu du modèle contient les effets non ou difficilement identifiables qui influencent la performance. Comme la valeur génétique additive, il est supposé résulter de l'addition de multiples facteurs d'amplitude infime et être donc normalement distribué.

D'après le modèle, la performance est la somme de différents effets (valeur génétique, effets du lot et/ou du sexe, terme résiduel) dont la distribution est théoriquement gaussienne. C'est pourquoi la distribution des performances continues est supposée normale, ce qui constitue le plus souvent une bonne approximation de la réalité. La normalité des distributions est donc la clé de voûte des procédures d'amélioration génétique.

Figure 1 : Distribution théorique d'un caractère de croissance (poids vif d'une souche de pintade)

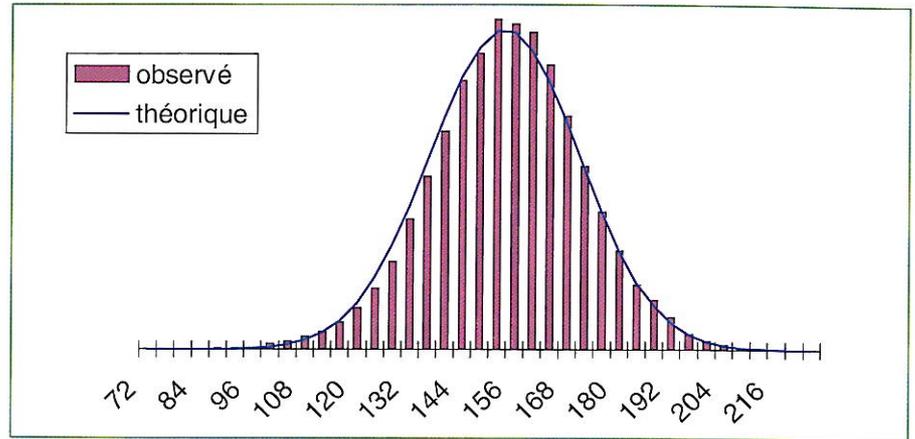
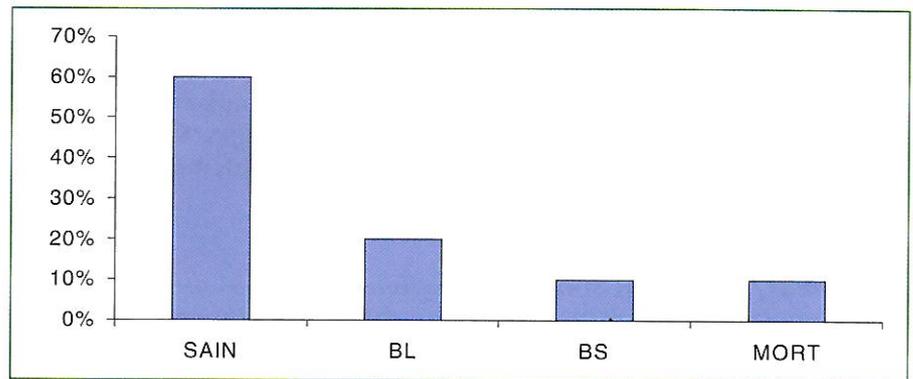


Figure 2 : Distribution des troubles locomoteurs dans une souche lourde de canard de Barbarie. BL = boiterie légère, BS = Boiterie sévère



La **figure 1** confronte distributions observée et théorique du poids vif mesuré dans une lignée de pintade. La cohérence entre les deux, communément observée pour les poids vifs dans la plupart des espèces, permet d'utiliser avec succès les méthodes « classiques » d'indexation (BLUP modèle animal) et d'estimation des paramètres génétiques (REML). La **figure 2** montre un autre cas de figure concernant la répartition des troubles locomoteurs dans une souche lourde de canard de Barbarie. Dans ce cas, l'écart de la distribution observée à la normalité est indéniable et nécessite des développements théoriques particuliers.

Les méthodes statistiques appropriées permettent, une fois le modèle établi, d'estimer les paramètres génétiques (héritabilité, corrélations génétiques) et la valeur génétique transmissible à la descendance des candidats à la sélection. L'héritabilité (notée h^2) d'un caractère représente le rapport de la variabilité génétique additive à la

variabilité observée. Ce coefficient synthétique, compris entre 0 et 1, est propre à chaque caractère et lignée. Bien qu'il n'existe pas de règle absolue en la matière, une héritabilité est qualifiée de faible en dessous de 0,2 (ex : caractères de reproduction comme la fertilité chez la poule pour laquelle l'héritabilité est de 0,05-0,15) et forte au-delà de 0,4 (cas des caractères de croissance comme le poids vif). Une h^2 de 0,3 permet d'espérer un progrès notable si l'effort est porté essentiellement sur l'amélioration du caractère en question.

1.2. Evaluation génétique des caractères discrets.

Le principe de l'analyse des caractères discrets consiste à supposer l'existence d'une ou plusieurs variables sous-jacentes continues : ce n'est plus la performance elle-même qui est modélisée, mais une fonction de la probabilité d'observer telle ou telle catégorie. Fondamentalement, on distinguera deux grands types de caractères dis-

crets, selon que les catégories observées soient ordonnées ou non. Le premier cas correspond par exemple aux différents stades de gravité d'une maladie (absence de symptômes/ symptômes légers/ symptômes graves), le second à des tableaux cliniques distincts tels que *varus* (déformation en O des membres locomoteurs) et *valgus* (déformation en X) chez le poulet de chair.

Dans le premier cas (cf. encadré 1) une seule variable sous-jacente est prise en compte, et le phénotype observé dépend de sa valeur relative par rapport à un certain nombre de seuils : on parle du **modèle à seuils**.

Dans le second cas, on modélise plusieurs variables continues sous-jacentes. Celle qui prend la valeur la plus importante (**modèle à compétition ou logistique multinomial**, encadré 2) conditionne alors le phénotype observé.

Contrairement aux caractères de production habituels, il est très difficile d'estimer la valeur génétique individuelle de chaque membre d'une famille. Le modèle d'analyse est familial : la valeur génétique d'un individu est calculée à partir des valeurs génétiques estimées pour ses ancêtres. Ce modèle confère donc la même valeur à tous les membres d'une fratrie *présentant la même note*. Ainsi, l'indice génétique obtenu permet de synthétiser l'ensemble des informations collectées pour éliminer objectivement des familles présentant une forte probabilité d'exprimer un phénotype défavorable.

2. Un large éventail d'applications en aviculture.

La qualité au sens large est au centre des préoccupations de la filière avicole : de celle des produits, qu'elle soit gustative technologique ou sanitaire, celle de l'élevage qui doit respecter le bien-être animal.

Les sélectionneurs avicoles, depuis quelques années, disposent d'outils pour intégrer au mieux ces nouvelles données dans leurs schémas de sélection. L'inventaire qui suit n'est pas exhaustif et n'a d'autre

ambition que de montrer la diversité des applications possibles des travaux menés par le SYSAAF et l'INRA.

■ 2.1. La résistance aux maladies.

Quantifier et augmenter, autant que possible, la résistance génétique des animaux aux maladies est un premier pas vers l'amélioration de la qualité des produits en aviculture. Au delà de pertes économiques évidentes (diminution des performances voire mortalité prématurée des animaux atteints, coût des traitements), les maladies posent également des problèmes d'ordre éthique (peut-on élever des animaux dans des conditions de souffrance évitables ?), et sanitaire (les produits peuvent-ils être mis en circulation sans danger pour le consommateur ?).

Classiquement, on distingue les maladies infectieuses des troubles dits plurifactoriels. Les premières sont dues à un agent pathogène connu (salmonelle, listeria, virus). Les secondes n'ont pas de cause principale identifiée d'où l'intérêt d'une approche génétique qui permettrait de réduire l'incidence des troubles.

2.1.1. La résistance génétique aux salmonelles.

Lors d'infection par les salmonelles, certains animaux meurent, notamment en cas d'infection sévère. Ils sont considérés comme sensibles à la maladie. Parmi les survivants, certains peuvent héberger des salmonelles plusieurs semaines sans présenter le moindre symptôme. Qualifiés de porteurs sains, ils représentent un des principaux obstacles à l'élimination de la bactérie. En effet, ils ne sont pas identifiés comme dangereux par l'éleveur, mais pourtant vont transmettre la maladie à l'homme. La lutte contre le portage est donc un objectif de la filière.

Beaumont *et al.* (1999) ont présenté des estimations d'héritabilité encourageantes pour trois mesures de la résistance aux Salmonelles : survie des poussins ($h^2=0,38$), présence ou absence de salmonelles dans la rate ($h^2=0,30$) et le caecum ($h^2=0,38$) 4 semaines après inocu-

lation et Berthelot *et al.* (1998) estimé à **0,20** l'héritabilité de la résistance au portage intestinal du poussin. Ces trois caractères sont relevés sous la forme d'une donnée binaire pour laquelle l'utilisation des méthodes évoquées plus haut est nécessaire.

Des travaux de recherche sont actuellement en cours, notamment pour rechercher les gènes en cause. Une telle approche pourrait être appliquée à d'autres agents infectieux.

2.1.2. La résistance génétique aux troubles locomoteurs.

Les troubles locomoteurs affectent la quasi-totalité des espèces avicoles, chez lesquelles ils sont responsables de graves souffrances pour l'animal et occasionnent de lourdes pertes, tant directes (par réforme des animaux) qu'indirectes par réduction de la croissance des animaux.

Les travaux de Le Bihan *et al.* (1996) ont permis d'estimer les héritabilités des déformations de type varus ($h^2=0,23$) et valgus ($h^2=0,23$) des membres locomoteurs du poulet de chair. Ces valeurs permettent d'espérer une sélection efficace contre les boiteries. La faible corrélation génétique estimée entre varus et valgus suggère deux étiopathogénies différentes pour ces deux déformations, ce qui a remis en cause le mode de sélection qui utilisait comme critère la note globale de présence ou absence de pattes tordues.

Depuis trois ans, les souches confiées aux SYSAAF présentant des troubles locomoteurs sont sélectionnées en intégrant un indice « boiterie ». Chez le canard de Barbarie (Chapuis *et al.*, 1999) l'héritabilité a été estimée à **0,30** et à **0,28** chez la pintade. Ces valeurs permettent d'espérer des résultats à moyen terme.

Le succès de la sélection est conditionné par l'héritabilité du caractère, l'effort de sélection consenti (rapport du nombre d'animaux gardés au nombre de candidats) mais également par les corrélations entre le caractère discret (qualitatif) et les autres caractères sélectionnés, lesquels présentent une distribution continue. L'estimation de la corrél-

lation génétique entre caractères discrets et continus a fait l'objet de travaux, notamment menés par l'INRA (Janss et Foulley, 1993). Les corrélations génétiques entre boiterie et caractères de croissance et de conformation ont été estimées à la fois chez le poulet de chair (Le Bihan-Duval *et al.*, 1997) et le canard de Barbarie (Chapuis *et al.*, 2001a). Dans ce dernier cas, les estimations obtenues (-0,05 avec le poids vif, -0,08 avec le filet, et -0,18 avec le rendement en filet) suggèrent ici une quasi indépendance entre les deux types de caractère et montrent qu'il est possible de réduire l'incidence des troubles locomoteurs sans réduire le potentiel de croissance des animaux.

2.1.3. Réduction de la mortalité en élevage.

Réduire la mortalité en élevage a une évidente justification économique. Elle répond également à un objectif d'ordre éthique. Différents travaux ont été consacrés à l'analyse et l'amélioration de la longévité en élevage (Ducrocq *et al.*, 1999).

Une approche moins sophistiquée mais plus synthétique consiste à considérer la carrière d'un animal comme la réalisation d'une variable à deux issues possibles selon que l'animal meurt ou non pendant la phase d'élevage. On peut ainsi identifier des familles présentant des gènes de viabilité favorables. Ce type de caractère présente une héritabilité assez faible ($h^2 = 0,10$ chez le canard de Barbarie).

D'un point de vue général, les tableaux cliniques se présentent fréquemment sous une forme bimodale (présence *vs.* absence de maladies) ou discrète avec un nombre peu élevé de modalités, et se prêtent tout à fait aux investigations présentées plus haut. D'autres maladies préoccupent les filières avicoles qui pourraient, sous réserve de disposer des informations adéquates, faire l'objet de semblables analyses : ampoules de bréchet, néphrites, ou encore ascites...

2.2. Qualité des produits

Les techniques d'étude des caractères discrets sont mises à contribution pour certains critères de qualité technologique, mais s'imposent

également, pour les sélectionneurs désireux de marquer leurs produits, comme un moyen de leur donner une signature particulière.

2.2.1. Couleur des pattes des poulets de Bresse

Le poulet de Bresse constitue la seule Appellation d'Origine Contrôlée (A.O.C) sur le marché français de la volaille. La communication est fondée sur les éléments suivants : « Pattes bleues, Plumes blanches, Crête rouge : les couleurs nationales ». Nous nous sommes intéressés à la coloration des pattes car l'intensité du bleu est notée pour chaque animal du troupeau de sélection. Trois niveaux sont distingués: 1 = pattes blanches ou claires, 2 = pattes d'un bleu peu soutenu, et 3 = pattes d'un bleu ardoisé qui est la note recherchée.

Dans les deux lignées étudiées, l'héritabilité est élevée (0,32 et 0,45), ce qui démontre l'existence d'une composante génétique exploitable par sélection.

2.2.2. Nombre d'ongles noirs chez la Géline de Touraine

La tendance actuelle en aviculture est la recherche de produits « authentiques », porteurs d'une image positive auprès du consommateur. L'INRA et le SYSAAF se sont associés au Syndicat Interprofessionnel de la **Géline de Touraine** pour réhabiliter une race de poule du terroir, à la saveur réputée : la Géline de Touraine. Le travail de sélection effectué a consisté à alourdir et surtout homogénéiser le produit afin

qu'il satisfasse au standard de la race. Le critère étudié ici est le nombre d'ongles noirs car le standard exige des animaux dont les pattes sont noires avec des ongles blancs. Il s'agit d'un critère présentant 9 modalités : de 0 à 8 ongles noirs.

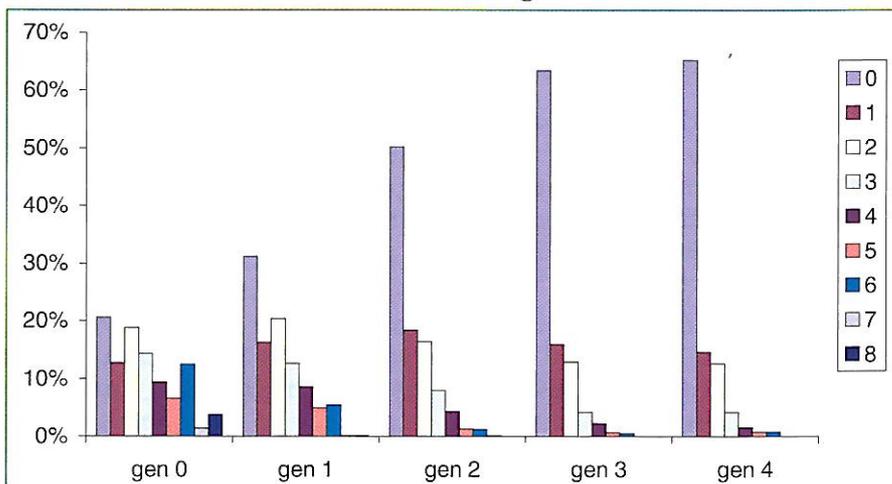
L'analyse de l'évolution du nombre d'ongles noirs (**figure 3**) montre qu'il a été fortement réduit au cours des générations : on observe en effet une nette augmentation, principalement au début de la sélection, de la fréquence d'animaux sans ongles noirs. L'héritabilité de ce caractère est de 0,36, ce qui explique la rapidité des progrès observés.

La sélection des caractères discrets permet donc d'affirmer la typicité des produits avicoles issus d'une filière désireuse de fournir des produits haut de gamme. A ces deux exemples s'ajoute une multitude d'autres applications potentielles sur lesquelles reposent des stratégies commerciales dans un marché fortement concurrentiel : l'obtention d'un plumage uniforme ou de pattes d'un coloris particulier peut permettre d'emporter un marché. Pour certains caractères de coloration, les héritabilités estimées sont très élevées (de 0,4 à 0,8) et suggèrent l'existence de gènes à effets majeurs.

2.2.3. Qualité technologique de la viande de volaille.

Le modèle à compétition permet également d'analyser de façon rigoureuse certains pourcentages et autres quotients. En effet il existe une

Figure 3 : Evolution de la fréquence observée du nombre d'ongles noirs chez la Géline de Touraine au cours de générations de sélection.



dépendance statistique entre la moyenne et la variance d'un pourcentage, ce qui est un obstacle à l'utilisation de telles données comme un caractère continu ordinaire.

Un exemple de critère d'intérêt est ici le pourcentage de fibres musculaires à métabolisme glycolytique ou oxydatif. Les premières sont caractéristiques des muscles blancs (filet), et les secondes des muscles rouges (cuisse). Chez le Porc, des travaux ont été menés pour augmenter le pourcentage de fibres oxydatives dans le jambon et améliorer les qualités gustatives du produit.

Chez le Poulet et la Dinde, la variabilité de ce pourcentage ne semble pas suffisante dans le filet pour entamer une telle démarche. Elle le serait en revanche chez le Canard qui, de plus en plus, fait l'objet de découpes. La méthodologie présentée fournit au chercheur un nouvel angle d'attaque pour traiter les données délicates que sont les pourcentages, fréquemment rencontrés en zootechnie.

■ 2.3. Qualité de la reproduction

La compétitivité d'une parentale femelle dépend en grande partie du nombre de poussins éclos, lui même lié au nombre d'œufs pondus mais aussi au taux d'éclosion. Si les sélectionneurs, depuis longtemps, contrôlent la ponte de leurs lignées femelles et cherchent à augmenter le nombre d'œufs, l'amélioration génétique des performances de couvoir pose quelques difficultés car le taux d'éclosion semble présenter une héritabilité assez faible, de l'ordre de 0,10 (Beaumont *et al.*, 1993 ; Chapuis *et al.*, 2001b). Le gain à espérer est donc limité, d'où l'importance d'une analyse rigoureuse.

L'utilisation du modèle logistique hiérarchisé permet de prendre en compte les difficultés théoriques liées aux pourcentage en considérant les deux logits suivants :

$$\mu_1 = \frac{\text{Proba}(\text{œuf infertile})}{\text{Proba}(\text{œuf fertile})}$$

et $\mu_2 = \frac{\text{Proba}(\text{œuf non éclos sachant qu'il est fertile})}{\text{Proba}(\text{œuf éclos sachant qu'il est fertile})}$

où $\text{Proba}(\)$ désigne la probabilité d'un événement.

Ainsi les deux causes d'échec possibles sont évaluées : l'infertilité de l'œuf et la mortalité embryonnaire survenue au cours du développement après fécondation. Les phénomènes qui interviennent sont complexes et le modèle doit encore être affiné avant d'être employé en routine dans la plupart des lignées avicoles françaises.

3. Conclusion

Les caractères discrets ont été jusqu'ici peu étudiés et souvent sélectionnés de façon empirique. Aujourd'hui l'existence de programmes informatiques adaptés rend possible une évaluation génétique optimale des animaux sur ces caractères. Ils permettent ainsi de rationaliser le choix des candidats à la sélection et de mesurer, a posteriori, l'évolution obtenue après quelques générations de sélection. Cependant, les critères qualitatifs sont souvent subjectifs. Dans ces conditions, la notation est intimement liée à l'homogénéité des animaux, en particulier pour les notes (de couleur, d'emplumement...). Les différences entre classes ne sont pas constantes, ce qui risque d'introduire un biais dans les calculs. Encore plus que pour les caractères dits « classiques », la qualité des mesures est primordiale pour espérer tirer profit des modèles sophistiqués mis en œuvre.

Exploitant les travaux de l'INRA, la centaine de lignées avicoles gérée par le SYSSAF bénéficie actuellement d'une évaluation génétique adaptée aux critères de qualité. Les héritabilités estimées sont généralement fortes ($\approx 0,3$) et démontrent l'efficacité d'une sélection sur ces caractères.

Pour certains caractères, comme la coloration du plumage, des héritabilités extrêmement élevées ont été estimées, ce qui suggère l'existence de gènes majeurs expliquant une proportion importante de la variabilité de ces critères. A terme, la recherche de QTL (Quantitative Trait Locus), zones du génome contrôlant ces caractères, permettra de préciser le déterminisme génétique de ces caractères, ce qui pourrait permettre l'application des outils de la génétique moléculaire au cas particulier des caractères discrets.

A plus court terme, cependant, il faut poursuivre l'estimation des corrélations génétiques entre caractères discrets et les autres critères sélectionnés afin de prévenir d'éventuelles réponses défavorables à la sélection. Il faut également affiner le modèle génétique d'analyse de ces données pour en tirer le maximum d'information. Ces travaux, qui impliquent la simulation des données de sélection (pour pouvoir comparer estimations et vraies valeurs) permettront également de démarrer une étude approfondie des modalités d'introduction de ces nouveaux critères dans les schémas de sélection avicoles.

Remerciements

Les auteurs tiennent à remercier l'ITAVI et l'OFIVAL qui ont soutenu le programme d'amélioration génétique de la qualité des produits avicoles mené par le SYSSAF et l'INRA depuis 1997.

Références bibliographiques

Beaumont C., Millet N., Le Bihan-Duval E., Kipi A., Dupuy V., 1997 Genetic parameters of survival to the different stages of embryonic death in laying hens. *Poultry Science*, 76 :1193-1196

Beaumont C., Protais J., Guillot J.F., Colin P., Proux K., Millet N., Pardon P., 1999 Genetic resistance to mortality of day-old chicks and carrier-state of hens after inoculation with *Salmonella enteritidis*. *Avian Pathology*, 28 :31-135

Berthelot, F., Beaumont, C., Mompert, F., Girard-Santosuosso, O., Pardon, P., Duchet-Suchaux, M. 1998 Estimated heritability of the resistance to cecal carrier state of *Salmonella enteritidis* in chickens. *Poultry Science*, 77:797-801.

Chapuis H., Le Bihan-Duval E., Beaumont Catherine, Leterrier Christine, Retailleau Bernard, 2001a Estimation conjointe des paramètres génétiques des troubles locomoteurs et des performances de croissance chez le canard de Barbarie. In : *Quatrième Journées de la Recherche Avicoles, Nantes 27-29 mars 2001*, 389-392

Chapuis H., Le Bihan-Duval E., Beaumont Catherine, 2001b Analyse des données d'éclosivité sous l'angle des caractères discrets. In : *Quatrième Journées de la Recherche Avicoles, Nantes 27-29 mars 2001*, 393-395

Ducrocq V., Besbes B., Protais M., 1999 Genetic improvement of laying hens viability using survival analysis. In : *50th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, 23-26 Aug 1999, Zurich, Switzerland*

Fisher R. A., 1918 The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance. *Trans Roy Soc Edinburgh*, 52 :399-433

Janss L., Foulley J. L., 1993 Bivariate analysis for one continuous and one threshold dichotomous trait with unequal design matrices and an application to birth weight and calving difficulty. *Livestock Production Science*, 33 :183-198

Le Bihan-Duval E., Beaumont C., Colleau JJ., 1996 Genetic parameters of the twisted legs syndrome in broiler chickens. *Genetics Selection Evolution*, 28 :177-195

Le Bihan-Duval E., Beaumont C., Colleau JJ., 1997 Estimation of the genetic correlations between twisted legs and growth or conformation traits in broiler chickens. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 144 :239-259

Wright S., 1934a An analysis of variability in number of digits in an inbred strain of guinea pigs. *Genetics*, 19 :506-536

Wright S., 1934b The results of crosses between inbred strains of guinea pigs, differing in number of digits. *Genetics*, 19 :537-551

LE MODÈLE D'ANALYSE GÉNÉTIQUE DES CARACTÈRES DISCRETS ORDONNÉS MODÈLE À SEUILS (WRIGHT, 1934a,b)

Pour illustrer ce modèle, on peut prendre l'exemple de la boiterie observée chez le canard de Barbarie. Cette pathologie présente une forme légère et une forme grave. Le stade ultime de la boiterie conduit à la mort de l'animal. Avec le cas (heureusement majoritaire) des animaux sains, nous avons 4 catégories distinctes.

La probabilité qu'un individu soit dans la catégorie k est égale à la probabilité d'être entre les seuils S_{k-1} et S_k .

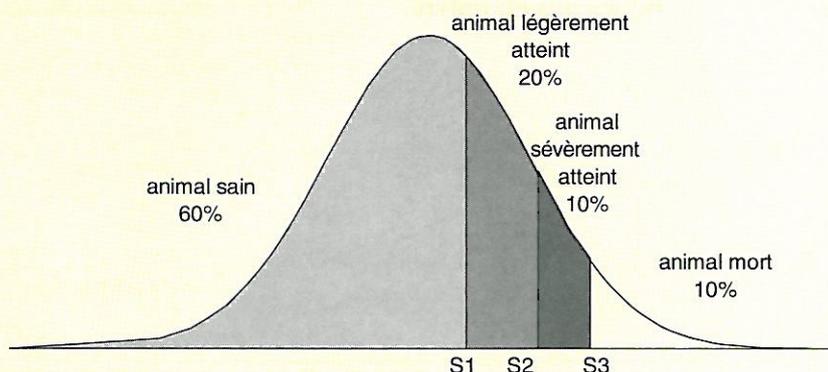
$$\text{ainsi } P_k = \Phi(S_k - \eta_i) - \Phi(S_{k-1} - \eta_i)$$

où :

- P_k est la probabilité d'appartenir à la catégorie k,
- η_i est la valeur de la variable sous-jacente prise par l'animal i.
- $\Phi(x) = \int_{-\infty}^x \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{t^2}{2}} dt$ la probabilité qu'une variable aléatoire normale centrée réduite prenne une valeur inférieure à x.

Le calcul des seuils est donné par la répartition globale des catégories dans la population. Sur la figure, nous avons $S_1 \approx 0,3$; $S_2 \approx 0,9$; $S_3 \approx 1,3$. Pour chaque animal, la valeur prise par la variable sous-jacente dépend de la répartition au sein de sa fratrie, ce qui permet la prise en compte d'une composante génétique.

Représentation de la variable sous-jacente d'un caractère discret ordonné



LE MODÈLE D'ANALYSE GÉNÉTIQUE DES CARACTÈRES DISCRETS NON ORDONNÉS

MODÈLE LOGISTIQUE MULTINOMIAL (LE BIHAN, 1995)

Dans le cas de caractères discrets non ordonnés, on a pris l'exemple du syndrome des pattes tordues chez le poulet de chair, où les déformations peuvent prendre trois modalités, mutuellement exclusives et sans hiérarchie.

Si l'on a n modalités, on définit $n-1$ variables sous-jacentes correspondant aux $n-1$ pathologies prises par référence aux animaux sains, et on obtient pour chaque pathologie k :

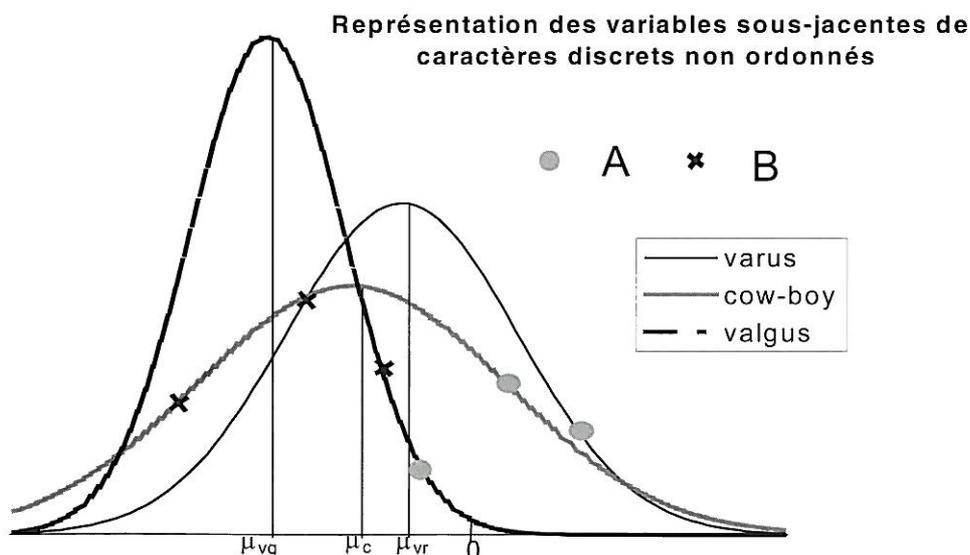
$$\text{logit}_k = \ln \left(\frac{\text{Probabilité de présenter la pathologie } k}{\text{Probabilité d'être sain}} \right)$$

La modalité observée pour un individu est celle qui correspond à la plus forte valeur calculée pour chaque variable sous-jacente. Dans la population, l'incidence respective des pathologies permet de définir les valeurs moyennes μ des variables sous-jacentes respectives, distribuées autour de cette valeur.

	sain	varus (vr)	cow-boy (cb)	valgus (vg)
Fréquence (%)	61	23	12	4
Logit moyen	-	-0,975	-1,626	-2,725

Pour chaque animal, le modèle permet de calculer le logit correspondant à chaque pathologie et ainsi d'en déduire la probabilité d'appartenir aux différentes catégories. Prenons le cas de deux animaux A et B dont les logits sont donnés dans le tableau ci-dessous et sont représentés dans la figure 4 :

Animal	Logit varus	Logit cow-boy	Logit valgus
A	1,558	0,773	-0,875
B	-2,037	-3,135	-1,290



D'après la figure ci-dessus, l'animal A a une forte probabilité de déclencher une formation de type "varus", alors que l'animal B, pour lequel tous les logits sont négatifs, a une forte probabilité d'être indemne des déformations étudiées.