

Objectifs et méthodes de gestion génétique de populations cynicoles d'effectif limité

Rochambeau H. de

in

Rouvier R. (ed.).
Races et populations locales méditerranéennes de lapins : gestion génétique et performances zootechniques

Zaragoza : CIHEAM

Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 8

1990

pages 19-27

Article available on line / Article disponible en ligne à l'adresse :

<http://om.ciheam.org/article.php?IDPDF=91605003>

To cite this article / Pour citer cet article

Rochambeau H. de **Objectifs et méthodes de gestion génétique de populations cynicoles d'effectif limité**. In : Rouvier R. (ed.). *Races et populations locales méditerranéennes de lapins : gestion génétique et performances zootechniques*. Zaragoza : CIHEAM, 1990. p. 19-27 (Options Méditerranéennes : Série A. Séminaires Méditerranéens; n. 8)



<http://www.ciheam.org/>
<http://om.ciheam.org/>

Objectifs et méthodes de gestion génétique des populations cunicoles d'effectif limité

H. DE ROCHAMBEAU

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE,
STATION D'AMELIORATION GENETIQUE DES ANIMAUX.
B.P. 27, 31326 CASTANET-TOLOSAN CEDEX, FRANCE

RESUME - Les notions de population de lapin domestique, de race, de souche sont définies. La population locale est définie comme étant une population géographique. La race est une population homogène pour les caractères sélectionnés suivant le standard. Cette sélection peut opérer à l'origine, sur une race fermière, synthétique, Mendélienne (rex, Angora). Les souches sont des populations d'effectif limité, sélectionnées ou non. Les raisons, conséquences, les mesures de l'évolution de la variabilité génétique dans une population d'effectif limité non sélectionnée sont rappelées. Les applications de ces concepts établis antérieurement ont été faites pour la gestion génétique des souches de lapins. Les exemples qui sont donnés concernent la souche A 1077 qui a été créée en 1967 à partir d'animaux d'origine Néo-Zélandaise Blanche et qui est sélectionnée depuis 1975. Elle se compose de 11 groupes de reproduction de 3 mâles et 11 femelles. Sa souche témoin A 9077 se compose de 11 groupes de reproduction de un mâle et de 4 femelles. Une souche Castor rex 55 est sélectionnée sur le poids total de la portée au sevrage par femelle et par unité de temps. Elle est conduite en générations chevauchantes. Elle se compose de 8 groupes de reproduction de deux mâles et de huit femelles. En conclusion, les méthodes de gestion génétique des populations de lapins d'effectifs limités se résument: la population est divisée en groupes de reproduction. Des règles organisent le renouvellement et la circulation des reproducteurs entre ces groupes. Le nombre de mâles est élevé par rapport à celui des femelles (1 pour 4).

Mots-clés: lapin, gestion génétique, effectif limité, population.

SUMMARY - "Purposes and methods for genetic management of rabbits from limited population size". Concepts of domestic rabbit population, breed, strain, are defined. Local population is defined as a geographical population. Breed is an homogeneous population for the traits which are selected according to a standard. This selection can act, at the origin, from a local breed from farms or from a synthetic one, or from a Mendelian one (like rex and Angora rabbits). Strains are closed populations with a small number of breeding animals (limited size). They can be selected or unselected. The reasons, consequences, measurements of the evolution of the genetic variability in a closed and limited population size are recalled. Applications of the concepts to the genetic management of rabbit strains had been done. Some examples of applications are given. Strain A1077 which was built in 1967 from animals of New Zealand white origin had been selected since 1975. It is made by 11 "reproduction groups" of 3 males and 11 females each one. Its control strain A9077 is made by 11 "reproduction groups" of one male and 4 females. Castor rex 55 strain is selected for total weaning litter weight per female and per unit of time. The generations are overlapping. It is made of 8 "reproduction groups" of 2 males and 8 females each. It is concluded that methods for genetic management of closed rabbit of limited population size can be summarized by: Population is divided in "reproduction groups", Rules are followed for replacement and moving of breeding animals within and between "reproduction groups", Number of breeding males is high according to the one of breeding females (ratio of 1:4).

Key words: Rabbit. Genetic management. Limited population size.

L'ensemble des lapins domestiques se compose d'une juxtaposition de populations de nature génétique différente. Pour le généticien, une population est un ensemble d'animaux se reproduisant effectivement entre eux. Le

fonctionnement des populations d'animaux domestiques est caractérisé par une action de l'homme. Cette action se renforce lorsqu'on passe d'une population géographique à une race, ou d'une race à une souche. Le stade le

plus simple est celui de la population géographique ou population locale. Les exemples sont nombreux: les populations fermières en France, les Baladi Rouge en Egypte, les populations grises en Egypte.

Le stade qui suit est celui de la race. Des éleveurs définissent un standard et ils sélectionnent pour la conformité à ce standard. Il existe plusieurs méthodes pour créer une race (ARNOLD, 1980). Le Fauve de Bourgogne est issu d'une population fermière française sélectionnée avec patience. Au contraire de cette race secondaire, le Géant Blanc du Bouscat est une race synthétique. A partir d'un pool génétique comprenant des gènes Angora Albinos, Argenté de Champagne, Géant des Flandres, des éleveurs ont obtenu la race actuelle. Il existe aussi des races mendéliennes qui se distinguent des autres par les effets d'un gène majeur. Le Rex et l'Angora sont des exemples de mutants pour la forme du pelage. Cependant ces races mendéliennes ont aussi été sélectionnées. Pour "domestiquer" une mutation, les éleveurs ont patiemment accumulé autour du gène majeur, des gènes qui contrôlent les caractéristiques actuelles de l'Angora ou du Rex.

Le stade qui suit est celui de la souche. Une souche est une population d'effectif limité sélectionnée pour un objectif plus précis qu'un standard. Pour créer une souche on peut partir d'une ou plusieurs populations et, ou races. Cependant le nombre de générations nécessaires pour homogénéiser un pool génétique obtenu en croisant n races augmente comme une puissance de n . Une souche est une population d'effectif limité, fermée ou presque fermée. Lorsque l'effectif génétique de la population est particulièrement faible, on parle parfois de lignée.

L'exemple de la race Néo-Zélandais Blanc montre que ces concepts sont parfois insuffisants pour décrire la réalité. Une race d'extention mondiale comme le Néo-Zélandais Blanc ne constitue pas une population, au sens où nous venons de la définir. Cet ensemble hétérogène est la réunion de populations géographiques de lapins albinos et de souches d'origine Néo-Zélandais Blanc. Il est clair qu'un tel ensemble n'est pas homogène. Le Néo-Zélandais Blanc, pas plus que le Californien, ne peuvent servir de races de référence dans des comparaisons de races ou de souches. Dans chaque cas, il faut décrire l'origine et les caractéristiques des souches étudiées.

Il existe beaucoup d'exemples de populations cunicoles d'effectif limité comme les souches expérimentales, les souches en sélection, les races en conservation, les souches constituées pour étudier des populations locales... Avant de présenter les méthodes de gestion génétique de ces souches, nous décrirons l'évolution de la variabilité génétique dans une population d'effectif limité. Nous présenterons des outils pour suivre l'évolution de la variabilité génétique. Nous illustrerons les méthodes en étudiant l'exemple de plusieurs populations cunicoles.

I. EVOLUTION DE LA VARIABILITE GENETIQUE DANS UNE POPULATION D'EFFECTIF LIMITE

Nous allons décrire l'évolution de la variabilité génétique en un locus non sélectionné et indépendant de tout locus sélectionné. La figure 1 synthétise le comportement d'une population d'effectif limité.

A. UN TIRAGE ALEATOIRE AVEC REMISE POUR PASSER D'UNE GENERATION A LA SUIVANTE

A la génération n , un individu a 2^n ancêtres. Dès que l'effectif N d'une population est fini, il existe un nombre n tel que $2^n > N$. Les deux parents d'un individu auront *un ancêtre commun*. Nous dirons qu'ils sont *apparentés*. un individu issu d'un accouplement entre deux individus apparentés est *consanguin*. Cet individu consanguin peut posséder *des gènes indentiques* en un locus. Deux gènes sont identiques s'ils dérivent par descendance mendélienne sans mutation d'un même gène ancêtre, présent chez un ancêtre commun.

Dans une population d'effectif limité, les tirages aléatoires des gènes d'une génération à l'autre ont une autre conséquence. La fréquence d'un gène fluctue. L'amplitude de ces fluctuations croît avec le nombre de générations et avec l'inverse de l'effectif de la population. Il n'existe que deux états ultimes: le gène est fixé ou il a disparu. Ce phénomène est *la dérive génétique*. Pour l'illustrer dans un cas simple, il suffit de considérer une population composée à chaque génération d'un frère et d'une soeur. Ces deux individus possèdent 4 gènes non identiques en un locus à la génération initiale. Il est facile de décrire l'évolution en probabilité de la fréquence de l'un de ces gènes.

B. LES COEFFICIENTS DE CONSANGUINITE ET DE PARENTE; L'EFFECTIF GENETIQUE

Considérons deux individus X et Y . T_{xy} , *le coefficient de parenté* en X et Y , est la probabilité qu'un gène tiré en un locus quelconque chez X soit identique à un gène tiré au même locus chez Y . F_z , *le coefficient de consanguinité* de l'individu Z est la probabilité que les 2 gènes situés en un locus quelconque de Z soient identiques. Si X et Y sont les parents de Z , nous avons:

$$F_z = T_{xy} = \sum_{i=1}^L \sum_{j=1}^{K_L} \left(\frac{1}{2}\right)^{n_{ij}} (1 + F_{A_i})$$

A_i ($i = 1 \dots L$) est le $i^{\text{ème}}$ ancêtre commun à X et Y . n_{ij} est le nombre d'individus sur la $j^{\text{ème}}$ ($j = 1 \dots K_L$) chaîne de parenté qui va de X à Y en passant par A_i . Si R et S sont les parents de X , et V et W les parents de Y on a la relation:

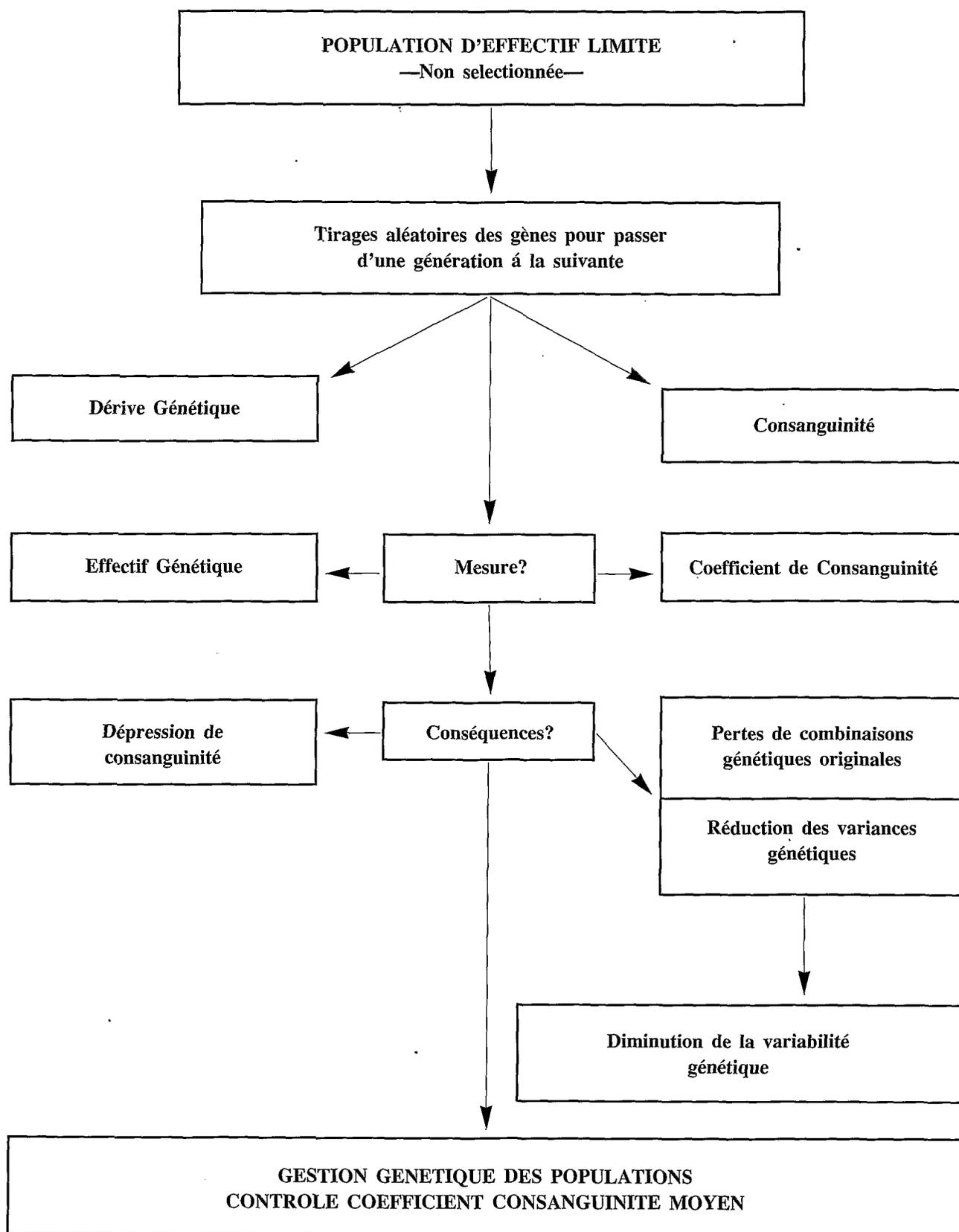


Figure 1: Evolution d'une population d'effectif limité

$$T_{xy} = \frac{1}{2} (T_{xv} + T_{xw}) = \frac{1}{2} (T_{YR} + T_{YS})$$

Si, de plus, X n'est pas l'ascendant ou le descendant direct de Y:

$$T_{xy} = \frac{1}{4} (T_{RV} + T_{RW} + T_{SV} + T_{SW})$$

en remarquant que:

$$T_{RR} = \frac{1}{2} (1 + F_R)$$

L'effectif génétique, N_e , d'une population est l'effectif de la population idéale qui se comporte asymptotiquement de la même façon que la population étudiée. La population idéale est une population fermée de N individus à sexe confondu et à générations séparées.

Il n'y a pas de sélection, pas de mutation et les accouplements sont panmixtiques.

Dans une population d'effectif limité composée à chaque génération de N_m mâles et de N_f femelles, l'effectif génétique s'écrit (OLLIVIER, 1981):

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{4N_m} + \frac{1}{4N_f}$$

$\frac{1}{2N_e}$ est l'accroissement (approximatif) de consanguinité par génération dans une population de N_m mâles et N_f femelles.

Pour des populations plus complexes nous avons choisi la formule de Hill (1972). Un peu compliquée de prime abord, cette formule approchée souligne l'importance de la variance du nombre de descendants d'un reproducteur.

$$\frac{1}{N_e} = \frac{7}{16ML} \left(2 + V_{mm} + 2 \frac{M}{F} C_{mm,mf} + \left(\frac{M}{F}\right)^2 V_{mf} \right) + \frac{1}{16FL} \left(2 + V_{ff} + 2 \frac{F}{M} C_{fm,ff} + \left(\frac{F}{M}\right)^2 V_{fm} \right)$$

où L est l'intervalle entre générations.

M (F) est le nombre de jeunes mâles (femelles) qui arrivent à l'âge adulte lors de chaque cycle de reproduction.

V_{mm} est la variance du nombre de descendants mâles d'un mâle.

V_{mf} est la variance du nombre de descendants femelles d'un mâle.

$C_{mm,mf}$ est la covariance entre ces deux nombres.

V_{fm} , V_{ff} et $C_{fm,ff}$ concernent le nombre de descendants d'une femelle.

C. LES CONSÉQUENCES DE LA DERIVE GENETIQUE ET DE LA CONSANGUINITE

Comme nous l'avons rappelé, la structure génique, c'est-à-dire l'ensemble des fréquences des gènes, fluctue aléatoirement dans une population d'effectif limité. Simultanément la structure génotypique se modifie: la fréquence des hétérozygotes diminue et celle des homozygotes augmente. Cette modification provoque une apparition plus fréquente des tares récessives et une homogénéisation des caractères phénotypiques à déterminisme génétique simple. Les caractères quantitatifs sont soumis à la dépression de consanguinité. Simultanément les diverses variances génétiques intra-lignée ont tendance à décroître.

Pour compléter ce bref rappel on peut se reporter aux ouvrages de génétique des populations ou de génétique quantitative (CROW et KIMURA 1970, FALCONER 1960, OLLIVIER 1981, ...)

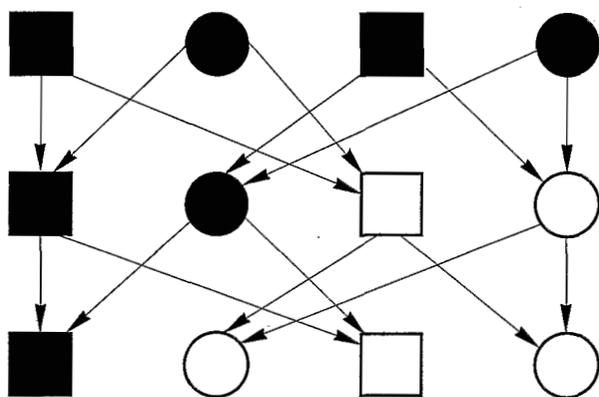
II. LES METHODES DE GESTIONS GENETIQUES DES POPULATIONS D'EFFECTIF LIMITE

Les systèmes d'accouplements réguliers entre quelques individus sont nombreux. La figure 2 présente deux schémas possibles entre quatre individus. Le schéma de Wright retarde le plus possible l'apparition d'un ancêtre commun. A court terme, l'augmentation du coefficient moyen de consanguinité est minimale. Dès la deuxième génération, un ancêtre commun apparaît dans le schéma circulaire de Kimura. A court terme, le coefficient moyen de consanguinité augmente plus vite que précédemment. Cependant à long terme (plusieurs dizaines de générations) le classement s'inverse. Malgré cela, le gestionnaire d'une population d'effectif limité privilégie le court terme. Il choisit donc les schémas dérivés du schéma de Wright (les schémas avec décalage) et non les schémas dérivés du schéma circulaire de Kimura (les schémas sans décalage).

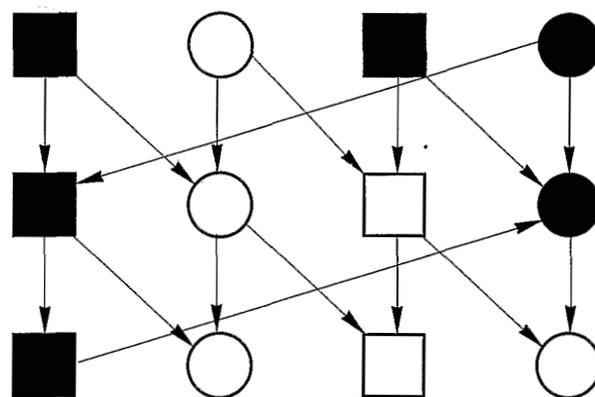
A. DEFINITION DES TROIS REGLES FONDAMENTALES

En collaboration avec CHEVALET, nous avons défini une méthode de gestion génétique des populations d'effectif limité (ROCHAMBEAU et CHEVALET, 1985). L'effectif des populations étudiées était de quelques dizaines ou quelques centaines de femelles.

Considérons une population composée de 10 groupes de reproduction. Un groupe de reproduction comprend deux mâles et huit femelles. Les individus reproduisent



Le schéma de Wright



Le schéma circulaire de Kimura

Figure 2: Deux systèmes d'accouplement réguliers

deux ans puis ils sont réformés. Les mâles et les femelles d'un an sont accouplés entre eux, tout comme les mâles et les femelles de deux ans. La figure 3 présente les principaux résultats obtenus. Nous comparons l'évolution du coefficient de consanguinité moyen de la population sur une période de 20 ans. Initialement, les coefficients de consanguinité et de parenté sont nuls.

Les mâles et les femelles d'un groupe de reproduction sont accouplés ensemble. Les femelles issues de ces accouplements restent dans le groupe de leur mère. Les mâles issus de ces accouplements, sont affectés à un autre groupe. Dans le cas d'un schéma *sans décalage*, ils sont affectés chaque année au même groupe. Dans le cas d'un schéma *avec décalage*, ils sont affectés chaque année à un groupe différent. Conformément aux études théoriques, le schéma avec décalage donne de meilleurs résultats.

Il peut sembler plus simple de diminuer le nombre de groupes de reproduction en gardant constant l'effectif de la population: 5 groupes de 4 mâles et 16 femelles au lieu de 10 groupes de 2 mâles et 8 femelles. Une diminution du nombre de groupes de reproduction provoque une augmentation plus rapide du coefficient de consanguinité moyen de la population. Par contre une variation du nombre de femelles par groupes de reproduction a très peu d'influence sur l'évolution de ce même coefficient. Pour réduire encore l'augmentation du coefficient de consanguinité il faudrait accroître le nombre de mâles. L'intervalle entre générations est aussi un paramètre important de l'évolution du coefficient de consanguinité moyen. Si au lieu de renouveler les reproducteurs tous les deux ans nous les renouvelons tous les ans, le coefficient de consanguinité moyen augmente plus vite.

L'ensemble des travaux que nous avons réalisés nous a permis de dégager trois règles fondamentales:

- faire des groupes de reproduction.
- faire circuler les mâles ou les femelles entre les groupes de reproduction.
- augmenter le nombre de mâles effectivement utilisés et les renouveler rapidement.

Le choix de faire circuler les mâles ou les femelles entre les groupes de reproduction a des conséquences sur l'évolution du coefficient de consanguinité, mais aussi sur les contraintes zootechniques d'application de ces schémas.

III - APPLICATION AUX POPULATIONS CUNICOLES

A - CONSTITUTION DES GROUPES DE REPRODUCTION

Chez le lapin, un groupe de reproduction est un ensemble de mâles et de femelles qui sont accouplés ensemble pendant un intervalle de temps donné. Cet intervalle est de quelques mois.

Dans la maternité, le groupe de reproduction correspond souvent à un groupe de cages adjacentes. Pour des raisons zootechniques, un groupe de reproduction comprend au moins deux mâles. L'un d'entre eux est parfois mis en réserve. Si le nombre de femelles le permet il est préférable d'utiliser simultanément les 2 mâles.

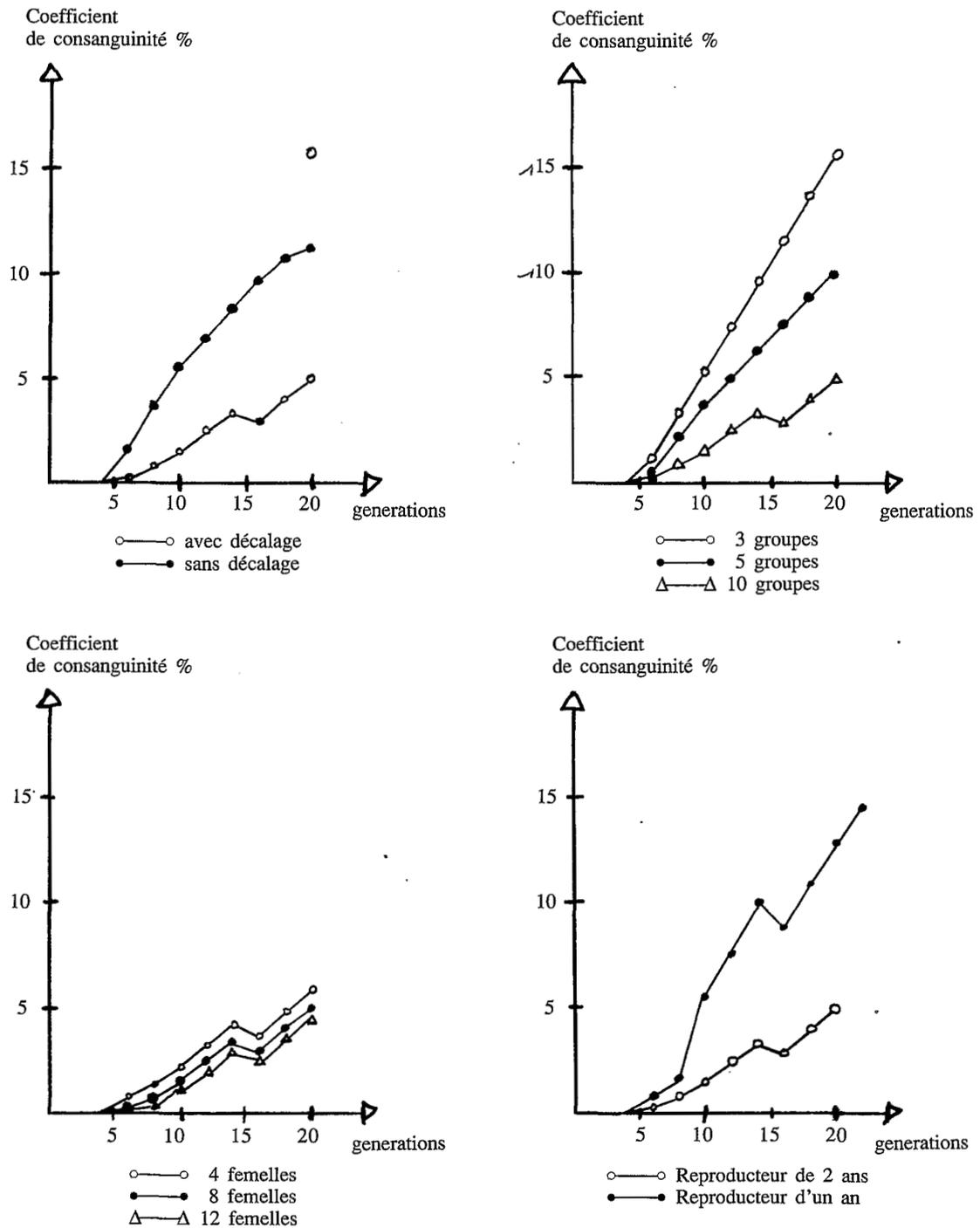


Figure 3. Evolution du coefficient de consanguinité moyen dans une population de 20 mâles et 80 femelles.

Les mâles et les femelles d'un groupe de reproduction procréent un ensemble de descendants mâles et femelles qui est parfois appelé famille. Les mâles et les femelles issus d'une famille ne peuvent pas être placés dans le même groupe de reproduction. Il existe deux façons principales d'affecter les individus d'une famille. Les mâles restent dans le groupe de reproduction à la place de leur père; leurs soeurs sont alors affectées aux autres groupes de reproduction de la population. Il est aussi possible de faire l'inverse: les femelles restent dans le groupe de reproduction dont elles sont issues; leurs frères sont affectés à un autre groupe de reproduction. Dans les exemples que nous allons présenter c'est surtout la première méthode qui est utilisée.

B. QUELQUES EXEMPLES

Ces exemples concernent des souches conduites à la Station d'Amélioration Génétique des Animaux. La souche 1077 a été créée en 1967 à partir d'animaux d'origine Néo-Zélandaise Blanche. La souche Castor Rex 55 a été créée dans le courant des années 1970 à partir de diverses populations Rex.

1. La souche témoin 9077

En 1975 la souche 1077 a été séparée en deux: d'une part une souche qui allait être sélectionnée sur la taille de portée au sevrage, et d'autre part une souche témoin, la souche 9077.

Depuis cette date, cette souche est maintenue sans sélection à l'aide d'un plan d'accouplement défini par MATHERON et CHEVALET (1977).

La souche se compose de 11 groupes de reproduction de un mâle et de quatre femelles. Lors du passage d'une génération à la suivante, chaque mâle laisse un fils et un seul; chaque femelle laisse une fille et une seule.

Le mâle du groupe i est un fils du mâle du groupe i de la génération précédente. Sa mère est tirée au hasard parmi les femelles du groupe de reproduction. Les quatre femelles qui constituent le groupe i à la génération $n+1$ sont des filles de quatre femelles qui étaient respective-

ment dans les groupes $i-1$, $i-2$, $i-3$ et $i-4$ à la génération n . Intra-groupe les femelles ont un numéro d'ordre que conservent leurs filles. Cette méthode est illustrée par les figures 4 et 5.

Lors de la création de la souche témoin le coefficient moyen de consanguinité était d'environ 0,05. Après 10 générations, l'augmentation du coefficient moyen de consanguinité de la souche 9077 devrait être de 0,085.

2. La souche sélectionnée 1077

En 1975, un plan d'accouplement afin d'optimiser le progrès génétique a été défini pour la souche 1077 (MATHERON et ROUVIER, 1977). Cette souche est sélectionnée sur la taille de la portée au sevrage, (MATHERON et POUJARDIEU, 1984).

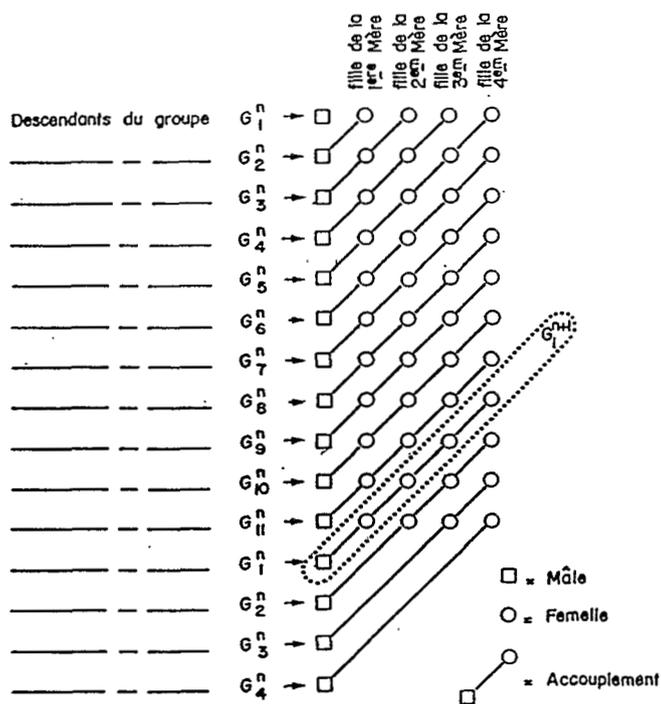


Figure 4: Réalisation pratique des groupes de reproduction une fois les animaux rangés en familles de père.

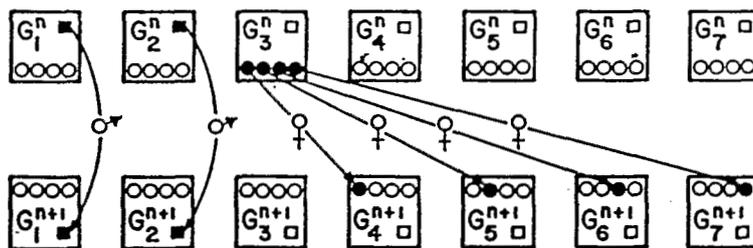


Figure 5: Constitution des groupes de la génération (n+1) à partir des individus issus des groupes de reproduction de la génération (n).

	♂ 1.1	♂ 2.1	♂ 3.1	♂ 14.1			
Famille 1.	♀ 1.1	♀ 1.2	♀ 1.3	♀ 1.14	♂ 1.1	♂ 1.2	♂ 1.3
Famille 2.	♀ 2.1	♀ 2.2	♀ 2.3	♀ 2.14	♀ 2.1	♂ 2.2	♂ 2.3
Famille 3.	♀ 3.1	♀ 3.2	♀ 3.3	♀ 3.14	♂ 3.1	♂ 3.2	♂ 3.3
Famille 14.	♀ 14.1	♀ 14.2	♀ 14.3	♀ 14.14	♂ 14.1	♂ 14.2	♂ 14.3
	G1	G2	G3	G14	Mâles utilisés	Mâles de remplacement	

Figure 6: Constitution des groupes de reproduction à partir des origines familiales.

La quinzième génération vient d'entrer en production.

La souche 1077 se compose de 11 groupes de reproduction de 3 mâles et 11 femelles. A la génération suivante les mâles sont remplacés par trois fils de la meilleure femelle du groupe. Onze filles issues des trois ou quatre meilleures femelles du groupe de reproduction i constituent la famille i .

A la génération suivante, les femelles de la famille i sont réparties au hasard entre les 11 groupes de reproduction. La figure 6 illustre ce plan d'accouplement dans le cas d'une population composée de 14 groupes de 3 mâles et de 14 femelles.

Par rapport au plan précédent, ce plan est moins contraignant: il est possible de sélectionner les femelles qui produiront des mâles et des femelles de renouvellement.

Par contre les onze origines mâles sont conservées de génération en génération. On notera que le plan prévoit des accouplements entre mâles et femelles de la même famille dans les onze cases diagonales. Hormis cette diagonale ce plan d'accouplement régularise l'augmentation du coefficient de consanguinité individuel. Ce plan "randomisé" aussi l'effet des mâles lors de l'estimation de la valeur génétique des femelles.

3. La souche *Castor Rex 55*

Cette souche est sélectionnée sur le poids total de la portée au sevrage par femelle et par unité de temps. Contrairement aux souches précédentes elle est conduite en générations chevauchantes (ROCHAMBEAU et al, 1988).

Par rapport aux souches conduites en générations séparées, les souches conduites en générations chevauchantes utilisent moins de cellules de maternité. Une cellule suffit. Par contre les politiques de sélection et d'élimination des reproducteurs, ainsi que l'estimation des valeurs génétiques sont plus complexes. Le système de gestion que nous allons décrire cherche à atténuer ces difficultés.

La souche se compose de huit groupes de reproduction de deux mâles et de huit femelles. Ces groupes sont accouplés comme la souche 1077.

A un instant donné deux cohortes coexistent. Une cohorte est un ensemble d'animaux nés pendant une période de six à huit semaines. Tous les huit mois, l'ensemble des femelles est indexé. Les meilleures femelles procréeront les mâles et les femelles de la nouvelle cohorte. Ils remplaceront les mâles et les femelles âgés de 16 mois.

Les mâles et les femelles de huit mois resteront en production encore huit mois. Les femelles les plus mal indexées de cette cohorte pourront être éliminées.

En conclusion, quelques idées simples résument les méthodes de gestion génétique des populations d'effectif limité qu'elles soient non sélectionnées ou sélectionnées. La population est divisée en groupes de reproduction. Des règles organisent le renouvellement et la circulation des reproducteurs entre ces groupes.

Le nombre de mâles est élevé et ils sont renouvelés rapidement.

Bibliographie

ARNOLD J. (1980): Histoire de quelques races de lapins. In: Le lapin. Ethnozootéchnie n° 27, 61-69.

CROW J.F., KIMURA M. (1970): An introduction to population genetics theory. Harper and Row, New York.

FALCONER D.S., (1960): Introduction to quantitative genetics. The Ronald Press Co., New York.

HILL W.G. (1972): Estimation of genetic change. I. General theory and design of control of populations. Animal Breeding Abstracts, 40, 1-15.

MATHERON G., CHEVALET C. (1977): Conduite d'une population témoin de lapins. Evolution à court terme du coefficient de consanguinité selon le schéma d'accouplement. Ann. Génét. Sel. Anim., 9, 1-13.

MATHERON G., POUJARDIEU B. (1984): Expérience de sélection de la taille de portée chez la lapine. 3ème congrès de l'Association Scientifique Mondiale de Cuniculture, 1, 66-78. Rome.

MATHERON G., ROUVIER R. (1977): Optimisation du progrès génétique sur la prolificité chez la lapin. An. Génét. Sel. Anim. 9, 393-405.

OLLIVIER L. (1981): Eléments de génétique quantitative. Masson, Paris.

ROCHAMBEAU H. de, CHEVALET C. (1985): Minimisation des coefficients de consanguinité moyens dans les petites populations d'animaux domestiques. Génétique, Sélection, Evolution, 17, 459-480.

ROCHAMBEAU H. de, TRAN G., VRILLON J.L. (1988): Description of a selection experiment for total litter weight at weaning per doe and per year in two rex rabbit strains. 4th Congress of the World Rabbit Science Association. 1, 87-95. Budapest.