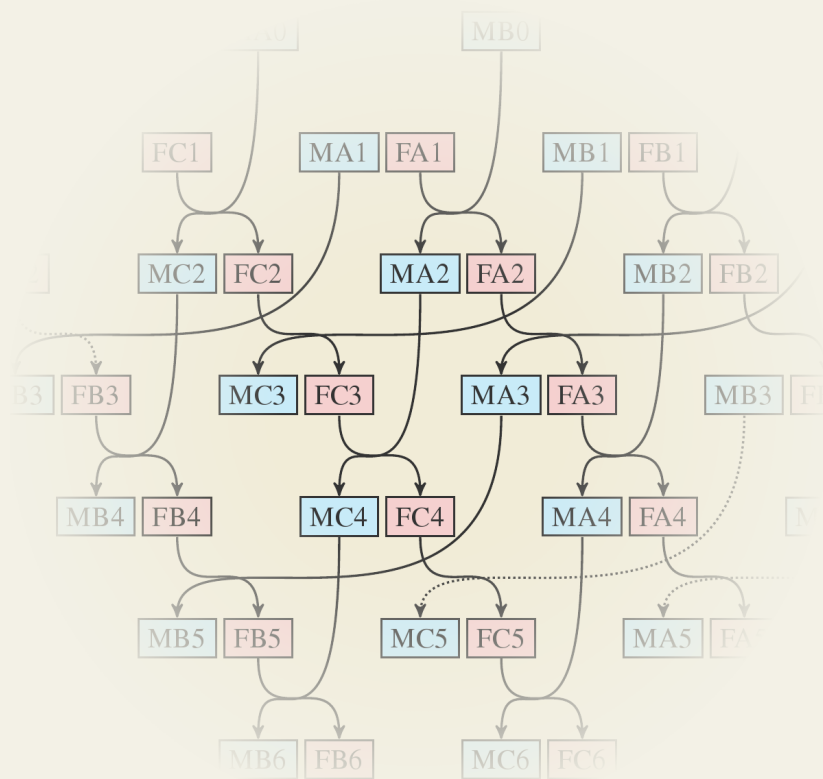


Construction de lignée de consanguinité minimale

Schémas cycliques en circuit fermé et application à la reproduction du rat domestique

Artefact - les Vigies Pirates - juin 2014



*À Kubrick, Karajan, Kundera,
Pousse-Café, Mr. Pickwick, Nikopol, Chich'Kebab, Frère Tuck, Tipiak,
Super Timor, Wikileaks, McCoy, Bourbaki, Backup, Becquerel,
Croquenote, Canard, Ni Clou Ni Vis, Woodewood Chuckchuck, Gary Gygax,
Facteur Cheval, Sapeur Camember, Citizen Kane, Maître Kobayashi.*

Plus y a de gruyère, plus y a de trous...

Avant-propos

Ce document s'adresse à toute personne intéressée par la reproduction sélective et planifiée des rats domestiques, et possédant les bases minimales en génétique et en reproduction. Ici, on ne parlera pas de saillie, de durée de gestation ou d'autres aspects pratiques de la reproduction, mais seulement de projet de reproduction, de programme de sélection, bref, d'élevage dans une optique de stratégie à long-terme et d'amélioration génétique.

C'est la deuxième version d'un document intitulé « Schémas cycliques de reproduction en circuit fermé : Construction d'une lignée de consanguinité minimale » qui a circulé sur l'internet ratophile en 2013 et 2014 sous le surnom de « l'oncle pirate ». Ce premier texte, largement perfectible, présentait surtout le cheminement qui m'a amenée jusqu'au schéma développé ici. J'en ai repris une partie en annexe pour conserver cette dimension historique, mais j'en ai fait évoluer les notations et l'organisation, pour le rendre, j'espère, plus pratique, facile à comprendre et à utiliser. J'encourage tout de même le lecteur à jeter un œil à l'annexe pour comprendre un peu d'où tout cela vient.

Tout a commencé par l'idée un peu folle de « faire sortir » des rats d'une bonne souche de laboratoire pour l'intégrer à un projet de reproduction amateur. Les sortir oui, mais pour quoi faire ensuite ? Comment utiliser au mieux, faire fructifier les bons gènes qu'ils devaient nous apporter ? J'ai commencé à me documenter et à découvrir tout un nouveau monde, qui m'a menée jusqu'ici. J'espère que vous aurez envie de faire ce voyage dans mes pas, avec une chance que je n'avais pas, celle d'avoir un guide !

Je remercie toutes les personnes qui, grâce à leurs remarques et aux discussions que nous avons pu avoir au sujet de la première version, m'ont permis de la perfectionner et d'affiner ma réflexion. En particulier, je remercie Arkane, Vazaha, Vltava, Laurent, Mathilde, YaYa pour leurs relectures attentives et leurs précieux commentaires, ainsi que Balise (et encore Vltava) pour l'incalculable aide au déterrage d'obscures publications antédiluviennes. Et puis Ancalimë, pour nos discussions interminables, pour avoir assez cru en mes élucubrations pour fonder son projet de reproduction dessus, pour les chiffres sortis du LORD, pour Super Timor, pour les autres, et pour l'ensemble de son œuvre !

J'emploie au fil des pages un certain nombre de mots de jargon de l'élevage, certains en français, d'autres en anglais car l'usage les a imposés. Pour faciliter la lecture, ces mots sont regroupés dans un glossaire en fin de document qui en donne une définition succincte. Vous les trouverez signalés dans le corps du texte par la présence d'une *astérisque en début de mot, comme ici, lors de leur première apparition. Je me suis parfois hasardée à traduire des mots anglais sans être certaine qu'il s'agissait de traductions consacrées chez les professionnels, qu'ils soient éleveurs ou universitaires. J'espère qu'ils me pardonneront d'éventuels impairs !

Ce document a été rédigé avec \LaTeX , et notamment avec l'aide des excellents packages graphiques TikZ et PGFPLOTS. Les calculs sont réalisés avec Matlab © et Pedscope © (des alternatives libres et gratuites existent si vous n'avez pas accès à ces logiciels). Les valeurs numériques sont arrondies et données avec 3 chiffres significatifs.

Enfin, une petite précision désagréable mais nécessaire : les textes et schémas présents ici ne sont pas totalement libres de droits. Le petit logo suivant, rappelé à la fin de chaque chapitre, indique que ce document est diffusé sous licence Creative Commons BY-SA.



Cela signifie que vous **pouvez** le réutiliser et le modifier à **condition impérative de me citer**, et de diffuser le travail dérivé sous les mêmes conditions. C'est plutôt permissif, ça me semble vraiment le moins que je puisse demander. Je serai très heureuse de pouvoir discuter avec des lecteurs intéressés, ou d'apporter mon aide à toute personne qui souhaiterait l'exploiter ou le faire évoluer. Ce n'est pas un travail verrouillé et je ne demande pas de royalties, je demande juste à ce que le fruit de mes efforts ne soit pas pillé ou volé, et qu'aucun usurpateur ne s'en attribue les mérites. **Merci de respecter mon travail.**

J'espère qu'il portera ses fruits et que dans quelques années, ces quelques graines plantées donneront naissance à de beaux projets de reproduction dans les rateries francophones, et à de nombreux petits pirates. En vous souhaitant une bonne lecture !

Artefact

Table des matières

Avant-propos	5
1 Introduction	11
1.1 Postulats et objectifs	11
1.2 Observations et motivations	13
1.3 L'élevage en familles non consanguines	14
1.4 Notions de lignée et de consanguinité minimale	17
1.5 Notations et conventions	19
1.6 Quelques précautions et avertissements	21
2 Schéma cyclique à trois groupes	25
2.1 Initialisation	26
2.1.1 Fondateurs et répartition en groupes	26
2.1.2 Génération zéro : naissance des premiers oncles	27
2.1.3 Génération 1 : naissance des premières paires frère-soeur	27
2.2 Étapes d'outcrossing	28
2.2.1 Génération 2 : brassage par paires de groupes	28
2.2.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 2	31
2.2.3 Génération 3 : brassage de chaque paire de groupes avec le troisième	32
2.2.4 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 3	33
2.3 Génération 4 : première génération consanguine	35
2.3.1 Réalisation des portées de génération 4	36
2.3.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 4	38
2.4 Génération 5 : deuxième génération consanguine et installation de la récurrence	41
2.4.1 Réalisation des portées de cinquième génération	42
2.4.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 5	43
2.5 Génération 6 : une petite dernière pour la route	45
2.5.1 Réalisation des portées de sixième génération	45
2.5.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 6	46
2.6 Vue d'ensemble	48
2.6.1 Quelques visualisations génériques supplémentaires	48
2.6.2 Composition du génome et consanguinité	52
2.7 Sélection d'un gène d'aspect	54
2.8 Mission accomplie ?	56

2.9	Conclusion	58
3	Modifications et retrempe	59
3.1	Ajustement du timing	59
3.2	Plans de secours	60
3.3	Retrempe	60
3.3.1	Retrempe simple et conséquence sur la consanguinité	61
3.3.2	Retrempe double et conséquence sur la consanguinité	65
3.4	Insertion d'un quatrième groupe	68
3.5	Conclusion	70
4	Extension à plus de trois groupes	71
4.1	Extension naturelle à 4 et 5 groupes	71
4.2	Représentations en automates et autres schémas	72
4.2.1	Systèmes circulaires	74
4.2.2	Système rotationnel de HAN	74
4.2.3	Système cyclique de Falconer	76
4.2.4	Système cyclique de Cockerham	76
4.2.5	Comparaison des différents systèmes	77
4.3	Conclusion	78
5	Consanguinité	79
5.1	Rappel sur la consanguinité	79
5.1.1	Définitions et signification	79
5.1.2	Calcul par la méthode des chemins	85
5.1.3	Calcul par la méthode tabulaire	93
5.2	Effets, risques et intérêts de la consanguinité	98
5.3	Application aux schémas cycliques	101
5.3.1	Simulations numériques	101
5.3.2	Formules analytiques	106
5.4	Conclusion	110
6	Conclusion	111
	Références	113
	Annexes	114
A	Historique	115
A.1	Le schéma circulaire	115
A.2	Observations sur le schéma circulaire	116
A.3	Du circulaire à l'oncle pirate	117

A.4	Observations sur le schéma de l'oncle pirate	118
B	Le jeu des 9 rats	119
B.1	Solution en cascade	119
B.2	Solution en entonnoir	120
B.3	En route vers une bonne solution	121
	Glossaire	123

1 Introduction

Malgré un recul de près d'une vingtaine d'années sur la reproduction sélective des rats domestiques (les premières « rateries » françaises documentées sur le net datent, au plus loin, de la deuxième moitié des années 1990¹), force est de constater qu'il n'existe pas à ce jour de méthodes de référence pour réaliser une telle reproduction dans le monde amateur² : en raison d'un manque de ressources en français, des spécificités de l'espèce (il n'est pas immédiat de transposer des méthodes d'élevage de chiens, chats, chevaux aux rats) et du renouvellement ultra-rapide des propriétaires de rats domestiques, la méthode de reproduction de chacun reste souvent brouillonne, parfois même pas conscientisée, très variable d'une raterie à l'autre, et rarement fondée sur des bases rationnelles ni a fortiori de connaissances en génétique des *populations. En dehors des articles de Ratlàlà [Barbeau et Vieu, 2006a, Barbeau et Vieu, 2006b] et quelques ressources éparses, l'essentiel des ressources documentaires sur la reproduction du rat se focalisent à une échelle « microscopique » (mon rat est-il un bon reproducteur, mon couple fera-t-il un bon mariage) mais assez peu à l'échelle « macroscopique » (point de vue sur la population, planification sur plusieurs générations). Aussi l'éleveur qui souhaite aller plus loin dans sa démarche sélective se retrouve-t-il un peu perdu et démuné devant l'éventail vertigineux des possibilités, sans savoir forcément par quel bout le prendre, et peut-il rapidement se limiter à naviguer à vue, au coup par coup, sans planification à long-terme, ou se lancer dans des schémas très *consanguins parfois disponibles dans d'autres langues et qui ont leurs inconvénients.

Je plaide pour une reproduction **sélective et planifiée** : **sélective**, car elle vise à *choisir* les reproducteurs pour favoriser certains caractères considérés comme désirables chez le rat domestique, et **planifiée** c'est-à-dire qui déploie une véritable méthode pour parvenir à réaliser cette sélection dans le temps.

Cette première partie énumère quelques remarques et observations sur la manière actuelle de reproduire nos rats, et la planification sous-jacente sur laquelle elle repose sans parfois en être consciente, tout ceci pour introduire les motivations et les fondements du schéma que je propose ultérieurement. Au passage, il permettra d'introduire les conventions de notation et représentation utilisées dans la suite.

1.1 Postulats et objectifs

L'objectif de ce document est de proposer une stratégie planifiée d'élevage de rats domestiques, scientifiquement fondée, et répondant à un certain nombre de contraintes qui seront motivées plus en profondeur dans la suite :

1. Un programme de reproduction logistiquement abordable : il existe certainement un très grand nombre de stratégies possibles pour élever des *lignées de rats domestiques solides et pérennes,

1. Ce qui n'est certainement pas sans rapport avec l'essor d'internet à la même période, qui a favorisé les échanges entre particuliers, tant du point de vue du savoir que de la circulation des rats eux-mêmes.

2. Les professionnels – fournisseur d'animalerie ou d'animaux de laboratoire – disposent certainement de leurs propres méthodes bien établies. Elles sont rarement publiques, et on peut supposer qu'elles ne sont pas logistiquement abordables par des particuliers, et potentiellement discutables du point de vue de l'éthique.

mais je suis partie du principe que si une stratégie impliquait des centaines d'individus et de portées à chaque génération, elle n'intéresserait pas grand monde. Je vise la pratique amateur : je souhaite que le programme de reproduction proposé puisse être réalisé par une personne seule (ou au plus quelques personnes associées), ne souhaitant pas garder plusieurs dizaines de rats chez elle. Le programme doit donc impliquer un nombre le plus petit possible de rats et de portées à chaque génération.

2. Un programme respectant les spécificités du rat et les normes de la reproduction amateur : la courte espérance de vie de nos compagnons, les âges optimaux de reproduction, la durée de gestation, la prolificité ne sont pas les mêmes que chez beaucoup d'espèces domestiques dont la reproduction est, j'ai l'impression, mieux balisée et documentée (chats, chiens, chevaux...). Je souhaite un programme qui respecte la physiologie de la femelle (pas de portée trop jeune ou trop tardive, peu de portées, pas de portées rapprochées) et les normes culturelles (reproduction avec des mâles plus âgés que les femelles, si possible d'au moins un an, et pas trop âgés non plus pour éviter une potentielle infertilité), normes que l'on pourrait bien sûr discuter, mais qui me semblent avoir des intérêts. Je souhaite cependant que le programme soit adaptable à d'autres âges de reproduction si l'éleveur qui s'en empare a d'autres points de vue ou contraintes sur la question.

3. Un programme qui permet la sélection, et donc « l'amélioration » de certains critères choisis au fil des générations : je pars du principe qu'un éleveur amateur ne veut pas seulement faire naître des bébés mignons, mais qu'il a aussi des objectifs dont il veut se rapprocher au fur et à mesure que son travail avance. Il appartient à chacun de définir ses propres critères : des critères de bonne santé et de longévité, des critères esthétiques, des critères de tempérament. Bien sûr, tout n'est pas génétique, et parmi ce qui l'est, tout n'est pas simplement et directement dépendant d'un seul *gène identifiable. Mais pour ce qui l'est, et sur quoi l'éleveur a des leviers, il me semble essentiel qu'une sélection soit possible. Le programme devra donc permettre la collecte et l'utilisation d'informations pertinentes, aiguillant des choix, qui pourront concourir à l'amélioration des critères que l'éleveur aura définis.

4. Un programme en circuit fermé ou quasi-fermé : pour des raisons que je développerai davantage par la suite, je souhaite travailler le plus possible en circuit fermé, c'est-à-dire uniquement ou en grande majorité avec les rats que je fais naître. À partir d'un ensemble de rats de départ (les « *fondateurs »), je veux pouvoir planifier mes reproductions uniquement en interne, sans avoir à faire appel à des reproducteurs externes ou à du « sang neuf ». J'ai un matériau de départ, je veux savoir ce qu'il a dans le ventre et en tirer le maximum des potentialités. C'est un des choix qui vous semblera peut-être le plus discutable ou le plus surprenant à ce stade, mais j'expliquerai pourquoi, et quels en sont les avantages.

5. Un programme à *consanguinité minimale : la consanguinité n'est pas un mal en soi bien sûr, mais il ne faut pas faire n'importe quoi avec non plus. Sachant que mon objectif de circuit fermé implique forcément de la consanguinité, son plus gros risque est d'en induire « trop », « trop vite », avec des risques de perte de fertilité et d'expression de maladies *récessives potentiellement graves. Cela risque tout particulièrement d'arriver si je veux travailler sur une mutation très récente, pour laquelle tous les reproducteurs disponibles sont déjà *apparentés... Bien sûr, il faudra définir ce que nous entendons par trop et trop vite. Gardons pour l'instant à l'esprit que l'objectif est d'utiliser la consanguinité de manière raisonnée et raisonnable, de la maîtriser, de l'empêcher de crever des plafonds, de maintenir une certaine diversité génétique, ce que pour l'instant je résume par la formule « consanguinité minimale ».

6. Un programme durable dans le temps : je veux que la stratégie que je définis puisse être poursuivie sur un grand nombre de générations, sans me retrouver coincée à une génération donnée sans savoir « quoi faire après ». Je ne compte pas sur ma bonne étoile, je ne veux pas laisser de « trou » que j'espère pouvoir combler plus tard sans savoir encore comment je m'en sortirai : tout

sera planifié et programmé longtemps à l'avance, sans inconnues.

Bien sûr, tous ces objectifs sont interdépendants, et parfois contradictoires. Donc il va essentiellement s'agir de trouver le meilleur compromis entre tous. J'ai l'orgueil de considérer que ma proposition finale remplit le contrat, mais ça, ce sera à vous de me le dire à la fin. Je vous propose maintenant de voir un peu plus en détail comment j'ai abouti à cet ensemble d'objectifs.

1.2 Observations et motivations

Si l'on regarde un peu ce qui se fait aujourd'hui dans la communauté, on peut tirer un certain nombre de constats de départ :

- Nos plans, quel que soit le nombre de générations que l'on essaie d'y inclure, relèvent toujours un peu de la navigation à vue pas forcément très méthodique ;
- Quand on essaie de mettre de la méthode, c'est souvent sans bases rationnelles ou scientifiques, un peu à l'instinct ;
- Quand on fait des plans, il y a rapidement des cases vides que l'on espère combler plus tard en trouvant ailleurs de bons reproducteurs externes, ce qui coince très souvent ;
- On n'a aucune lignée à proprement parler, et même si l'on mettait la main sur une vraie lignée on ne saurait pas vraiment comment l'exploiter sans repartir dans une série de mariages non consanguins un peu désordonnés, ou taper directement dans des consanguinités élevées, ce qui me semble audacieux par rapport au cheptel disponible.

Alors, peut-on creuser un peu ça pour planifier avec davantage de méthode ?

Je vois beaucoup de gens démarrer la reproduction avec un rat disons « quelconque » (ce n'est pas péjoratif, mais disons qu'il n'a ni forces ni faiblesses particulièrement identifiées) en disant : « *je vais améliorer en le croisant avec un rat d'une bonne lignée, et à la génération d'après encore je choisirai un partenaire d'une bonne lignée* ». Passons provisoirement sur le mésusage du mot **lignée** (on y reviendra) et admettons ici qu'il désigne une *famille bien suivie, avec une généalogie assez complète pour sembler informative.

Je ne jette la pierre à personne là-dessus, j'ai aussi commencé en pensant comme ça. Donc : à chaque génération, il faut que je trouve un reproducteur externe de bonne qualité. Or, des familles bien suivies, avec suffisamment d'étages connus dans la généalogie, il n'y en a pas tant que ça, donc c'est très angélique de penser que l'on va trouver les bons reproducteurs pour améliorer sa branche à chaque fois. D'autant que le propriétaire d'un rat de « bonne lignée », lui, préfère plutôt marier son rat à un autre rat « de bonne lignée » pour continuer à améliorer sa famille, plutôt que de risquer de faire un mauvais mariage avec un rat issu d'une famille où tout est encore à faire... Si on parie juste sur le fait que l'on trouvera, dans le futur, les bons reproducteurs, il faut compter sur sa bonne étoile.

Il y a un autre problème à cette ébauche de méthode, a priori basée uniquement sur des mariages non consanguins (**outcrossing*), c'est qu'elle « consomme » un grand nombre de rats et de familles, et fonctionne comme un entonnoir. Si l'on s'interdit absolument la consanguinité, le nombre de familles disponibles est divisé par deux à chaque génération, puisqu'en mariant deux familles, on en obtient une, et on s'interdit la reproduction avec tous les membres des deux familles dont est issue la génération courante. Tôt ou tard, on va avoir un problème.

Le nombre peut contourner ce problème. S'il y a beaucoup de reproductions, un grand brassage au-delà d'une certaine masse critique, la consanguinité induite devient négligeable car on arrive à faire suffisamment de générations non consanguines avant d'avoir à recroiser des rats ayant des *ancêtres communs. Ce modèle de « grande population » peut tout-à-fait perdurer en reproduction

certaines contrôlée mais très proche de l'aléatoire. Force est de constater que la population de rats domestiques en France ne permet pas vraiment de fonctionner comme cela. La communauté est aujourd'hui constituée de microcosmes imperméables les uns aux autres (tel ou tel forum, tel ou tel sous-réseau sur facebook), avec un nombre très réduit de familles un tant soit peu construites. Si l'on rajoute un critère esthétique dans les objectifs de sélection, c'est encore pire, car pour certains gènes d'aspect de plus en plus rarement rencontrés dans le circuit amateur internet (mock mink³, RED⁴) ou d'autres tout juste apparus en Europe continentale (cama rex, harley, dwarf, stippel⁵) la population de *porteurs des *allèles mutés est encore plus réduite. Dès lors, on est sur un modèle de « petite population » qui va poser des problèmes.

Concrètement, compte tenu du nombre limité de familles et de reproducteurs, vouloir construire un travail de reproduction sur plusieurs générations amène mécaniquement assez vite à deux options :

- Faire de la consanguinité (elle devient inévitable à mesure que l'on marie entre elles les familles connues), avec tous les risques que ça peut impliquer, surtout si elle est entre parents proches.
- Abaisser ses exigences de généalogie et finir par « taper » dans des rats d'origine inconnue (animalerie).

Il n'y a pas de miracle. On se retrouve obligés tôt ou tard de naviguer là-dedans. Et de choisir entre les risques de la consanguinité, et les risques de l'inconnu inhérent aux mariages non consanguins et à la reproduction de rats de généalogie inconnue.

1.3 L'élevage en familles non consanguines

Allons un peu plus loin sur l'outcrossing et ses conséquences dans une petite population.

Supposons que nous construisons pas-à-pas une famille en pur outcrossing, dans l'objectif d'obtenir une portée de quatrième génération, et que nous dessinons son arbre généalogique. La représentation est ici classique : chaque rat (mâle en bleu et femelle en rose) est produit par le mariage de son père et de sa mère, son père est produit par le mariage de son grand-père paternel et de sa grand-mère paternelle, etc. Le temps s'écoule de bas en haut (pas forcément à la même vitesse dans toutes les branches, si l'on ne reproduit pas tout le monde au même âge). Chaque rat est désigné, « codé » par trois caractères : une première lettre, M ou F, pour son sexe ; une deuxième, A, B, C, D... assimilable à l'affixe et transmise par la mère ; un chiffre, qui désigne le numéro de la génération. Par exemple, MD2 est un mâle de deuxième génération et dont l'affixe (le « nom de famille », transmis par la mère) est D.

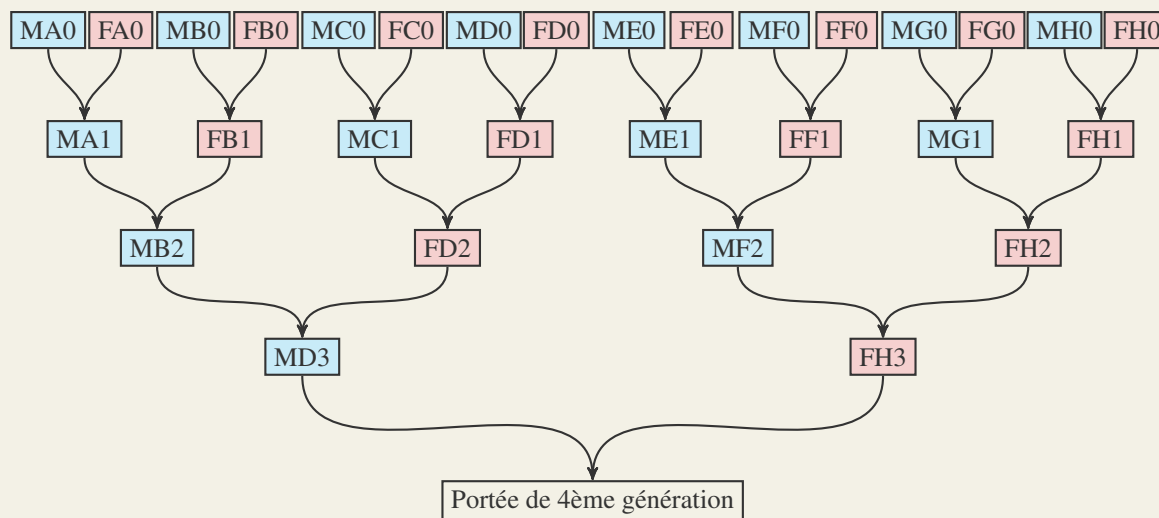
L'arbre généalogique ascendant de notre portée de quatrième génération non consanguine, s'il

3. Il est difficile d'affirmer que ces gènes sont « en voie d'extinction » ou menacés, n'ayant pas de visibilité sur l'ensemble du cheptel français. Outre l'observation des rats mis à l'adoption dans la rubrique de petites annonces de notre forum préféré, le LORD peut cependant nous fournir à ce sujet une petite indication. Le 6 juin 2014, j'ai cherché tous les rats déclarés comme homozygotes pour le gène mock mink : rats mock, havane mock, double mink, platine mock etc., vivants, âgés de moins d'un an pour les femelles et de moins de deux ans pour les mâles (donc plus ou moins reproductibles). J'ai trouvé un total de 8 rats, dont 6 sont fortement apparentés.

4. Pour le RED, la situation est moins critique : avec la même méthodologie que précédemment, j'ai trouvé 265 individus potentiels reproducteurs, dont cependant 99 sont sans généalogie, et les autres répartis sur 70 affixes différents. En supposant que ces 70 sources ne sont pas apparentées entre elles, sur un modèle qui exclut à la fois les mariages consanguins et le recours à des reproducteurs sans généalogie, ces familles n'en formeraient plus qu'une seule dans 6 générations.

5. Le LORD recense 4 stippel, 11 dwarfs et 22 harleys vivants. Certains ne se trouvent pas en Europe. Le cama rex n'est pas une option disponible sur le LORD.

est complet (parfaitement connu sans trous jusqu'à la quatrième génération), ressemble à cela :



Il y a plusieurs observations à faire sur ce schéma. D'abord, la « production » de cette portée de quatrième génération implique que j'aie démarré avec 16 rats (la génération zéro) n'appartenant pas à la même famille (non apparentés). Au fil de mon parcours, j'ai utilisé 16 rats, 8 de leurs enfants, 4 de leurs petits-enfants, 2 de leurs arrière-petits-enfants pour aboutir à ma quatrième génération, soit au total, $2 + 4 + 8 + 16 = 30$ rats. Si je veux une génération de plus avec un *pedigree sans trous, il va m'en falloir 62. Et pour une sixième, 126. Le nombre de rats augmente comme les puissances de deux (à un petit décalage près, de deux unités). C'est donc, d'une certaine manière, un modèle insoutenable à long-terme, par l'explosion de l'effectif et l'impossibilité, au bout d'un certain moment, d'avoir autant de rats non apparentés et traçables. Il n'est soutenable que dans une population « infinie », c'est-à-dire suffisamment grande pour que je ne retombe pas de sitôt sur un cousin, grâce aux multiples brassages et générations qui vont séparer mes rats d'autres potentiels reproducteurs. Quand on travaille sur la population des rats domestiques « avec pedigree » disponibles dans la communauté d'amateurs, je pense que ce n'est pas le cas, et qu'il faut opter pour des modèles de petite population. C'est d'autant plus vrai si l'on souhaite travailler sur un gène d'aspect en particulier : pour quelques gènes comme le RED ou le mock mink, il ne reste plus que quelques « familles avec pedigree » en France, et peut-être seulement quelques dizaines d'individus que j'ai une chance de trouver typiquement dans les circuits habituels des éleveurs amateurs fréquentant internet (voir la note en page 14).

Mais admettons donc que j'ai ma quatrième génération, ou même ma cinquième ou ma sixième, peu importe. Qu'est-ce que je fais ensuite ? Parmi les familles qui comportent autant de générations, la plupart sont déjà apparentées à la mienne. Donc j'ai le choix entre aller chercher un rat qui aura beaucoup moins de pedigree que le mien, ou faire de la consanguinité. Dans le premier cas, je vais introduire une part d'incertitude aussi importante que le candidat aura peu de généalogie : à la limite, je vais prendre un rat d'animalerie, qui va introduire 50 % de *génome inconnu dans ma génération suivante, avec un fort risque de mettre à bas le travail patiemment accumulé, sans compter le risque de ruiner ma belle réputation de raterie sérieuse. Dans le deuxième, je suis au pied du mur pour faire des croisements consanguins que je n'ai pas préparés, sur une base outcrossée donc par essence peu stable et peu prédictible.

Supposons quand même que l'on parvient à tourner un certain temps sans avoir à recourir à la consanguinité. Il existe un autre problème, celui de la « latence » (le délai) entre l'acquisition

de l'information valable sur les ancêtres et le moment de la sélection des reproducteurs. Ne faire que de l'outcrossing, c'est introduire des incertitudes à chaque étape sans jamais avoir le temps de savoir ce que l'on a entre les mains (en particulier parce que l'espérance de vie du rat est courte et que l'intervalle entre deux générations est donc très court). Les lignes bougent sans arrêt, sans avoir de possibilité de stabiliser les choses. Imaginons, dans l'arbre précédent, que je m'apprête à réaliser le mariage de MD3 avec FH3. Pour simplifier complètement, on va supposer que tout le monde est reproduit à 6 mois et que le temps de gestation est négligeable (oui, c'est bourrin, mais ça simplifie). MD3 et FH3 ont six mois, leurs parents ont 12 mois : qu'ils soient en bonne santé, c'est normal (le contraire serait inquiétant). Leurs grands-parents ont 18 mois : ça commence à être un peu intéressant, mais ce n'est pas encore un âge très critique, si c'est une grosse catastrophe on le sait peut-être déjà, mais on ne sait pas encore comment ils vont vieillir, s'ils auront beaucoup de tumeurs, etc. La génération qui nous donne une information *vraiment* intéressante est celle des arrière-grands-parents : MA0, FA0, MB0, FB0 etc., qui arrivent à deux ans. Mais ces rats là ne vont contribuer chacun qu'à 6,25 % du génome des petits à naître entre MD3 et FH3. Tout a été brassé et dilué, la sélection généalogique n'est alors pas extrêmement pertinente. Évidemment, on reproduit rarement les mâles à 6 mois, justement pour améliorer ce recul. La sélection en outcrossing fonctionne si elle est déployée en accordéon : on reproduit beaucoup (et tard) ; quand le recul arrive, le temps ayant passé, on élague des branches, on garde les meilleurs, et on recommence (en les reproduisant beaucoup). Mais notre décision d'élaguer ou de ne pas élaguer repose sur des bases assez minces. Seul le nombre va nous aider à avancer. Aussi, une reproduction sélective basée entièrement basée sur l'outcrossing ne peut fonctionner que si beaucoup de rats sont reproduits à chaque génération (des limitations strictes du nombre de reproducteurs sont à mon avis un non-sens dans ce modèle), avec une reproduction tardive des mâles, pour avoir un recul à la fois intéressant en terme d'âge et proche en terme génétique.

De tout cela, je tire les observations et contraintes suivantes : nous sommes dans une **petite population**, qui conduit **soit à faire de la consanguinité, soit à abaisser ses exigences** en terme de généalogie des reproducteurs et à introduire une large part d'incertitude à chaque génération ; l'outcrossing ouvert ne permet pas vraiment de tirer des conclusions sur les qualités des animaux de chaque génération, car ils sont déjà trop différents de ceux de leurs ancêtres sur lesquels on finit par avoir de l'information ; il implique également un grand nombre d'individus et de portées, quasi inabordable par une seule personne logistiquement parlant.

Donc mon point de vue, c'est que partant de ces contraintes, il vaut mieux planifier méthodiquement, sans parier sur le fait que l'on va toujours trouver le reproducteur externe miraculeux (tout en se ménageant la possibilité d'intégrer un très bon reproducteur externe s'il se présente), et prendre acte de la petite taille de la population pour essayer de l'exploiter à son plein potentiel. Ne pas parier sur les reproducteurs externes du futur, ça veut dire travailler en **circuit fermé** sur un certain nombre de couples de départ (plus il y en a, plus on aura de marge avant d'en arriver à la consanguinité, mais plus ça demandera de logistique), et rester dans ce circuit fermé le temps d'acquérir l'information (le fameux recul) sans en faire entrer de nouvelles. Une fois cette base acquise, et vérification faite qu'elle est suffisamment saine, peut commencer le travail en consanguinité – qui doit être méthodique – et la recherche de bonnes *retremes.

Or il se trouve que la science a quelques réponses à nous apporter sur les « meilleures » manières de faire cela. Il s'agit de **systèmes** de reproduction ; pas seulement un plan mais un schéma récurrent qui peut s'appliquer un certain nombre de fois et qui apporte des garanties théoriques d'optimalité, en termes de contrôle de la consanguinité et de pérennité de la population. Par exemple, on peut s'inspirer de travaux sur la sauvegarde d'espèces menacées ou de races particulières de petit effectif [Djellali *et al.*, 1994, Bertoni, 2000], mais aussi de schémas utilisés en laboratoire pour produire

des *souches non directement consanguines mais toutefois très homogènes [White et Lee, 1998]. Il existe un certain nombre de systèmes de ce type, dits circulaires ou cycliques (il y a une petite nuance que je développerai dans la partie 4.2), qui consistent essentiellement à répartir la population dans différents groupes de départ, et à « faire tourner » les reproducteurs entre groupes d'une manière régulière et méthodique, ce que l'on appelle de manière générale la « reproduction par groupes » (*group mating*) [de Rochambeau et Chevalet, 1985, Nomura et Yonezawa, 1996].

1.4 Notions de lignée et de consanguinité minimale

Si l'on travaille en circuit fermé dans une population de taille limitée voire très limitée, la consanguinité à terme est inévitable, et va produire ce que l'on appelle une **lignée**, c'est-à-dire une population où tous les individus sont apparentés entre eux, et tous descendants d'un même groupe de fondateurs. En fonction de la taille du groupe de départ, et du nombre de générations, cela aboutit à terme à ce que l'on appelle « l'insularité », donc à une *dérive génétique, voire à la *dépression consanguine [Christensen, 2003, Barbeau et Vieu, 2006a]. Mais il peut se trouver des marges de manœuvre à l'intérieur de ces limites et des intérêts à travailler en lignée au moins un certain temps ou avec certains aménagements.

Je fais ici une petite parenthèse sur cette notion de lignée. Je vois souvent des rateries se donner l'ambition de « construire leur lignée », or il faut déjà bien s'entendre sur la définition du mot « lignée ». Pour certains, il s'agit juste de perpétuer la descendance d'un couple fondateur, en milieu ouvert, en trouvant des reproducteurs à l'extérieur à chaque génération ; à mon sens (et c'est aussi l'usage répandu dans les milieux de l'élevage, quelle que soit l'espèce), cela ne suffit pas pour parler de lignée : il s'agit d'une **famille**. Une lignée est un ensemble d'individus tous apparentés entre eux, relativement stable et homogène sans pour autant être des clones, que l'on perpétue en reproduisant majoritairement en circuit fermé, aux retrempes près. Sémantiquement parlant, donc, une lignée fait nécessairement appel à la consanguinité à des degrés divers. D'ailleurs, le mot anglais **linebreeding*, qui s'est popularisé en France dernièrement, signifie littéralement « élevage en lignées ». Si on ne fait que des mariages entre individus non apparentés (*outcrossing*), on perpétue une famille, la descendance d'un ou de quelques rats, mais on ne construit pas une lignée. Là, je dirais, c'est à chacun de voir si son objectif est vraiment de construire une lignée, ou « seulement » (je ne dis pas que c'est « moins bien », c'est juste un autre objectif) de perpétuer sa famille. Partant, si l'objectif est de construire une lignée stricto sensu, la consanguinité sera tôt ou tard à envisager. C'est consubstantiel à la définition d'une lignée.

Donc, qui dit lignée dit consanguinité. D'un autre côté, la consanguinité directe sur des bases mal connues, c'est le risque d'aller dans le mur très vite, ou d'avoir une grosse casse. C'est vrai que le rat est une espèce relativement plus résistante à la consanguinité que d'autres, dans le sens où on peut faire « beaucoup » de croisements consanguins de suite, à partir d'animaux sains, avant que les effets de la consanguinité ne deviennent problématiques. En revanche, comme dans toutes les espèces, la consanguinité, dont l'effet est de produire des *homozygotes, peut quand même faire des ravages même en une seule génération si elle amène à la surface des tares génétiques récessives. Y aller à la bourrine à coup de portées entre frères et sœurs, c'est ce que l'on fait en labo pour construire des **souches** consanguines (le troisième « niveau » de reproduction, en terme d'homogénéité, après la famille et la lignée), et ça se fait au prix de la casse : on verra bien après ce qui a marché ou pas... c'est brutal et à mes yeux incompatible avec une pratique éthique d'amateur passionné.

Comment concilier tout cela ?

Si la consanguinité est consubstantielle à la notion de lignée, il y a pour autant diverses manières de planifier ses mariages pour qu'elle augmente plus ou moins vite. Et parmi toutes ces manières, il s'en trouve qui sont scientifiquement démontrées comme optimales pour que la consanguinité reste **la plus faible possible**. C'est la notion de **consanguinité minimale**. Soyons bien clair, mon objectif ici n'est pas de faire de la consanguinité, mais, partant du constat que l'on va être obligé d'en faire, **d'essayer d'en faire le moins possible**, dans les contraintes que l'on se donne. Pour convaincre tout-à-fait, une simple chose : dans une petite population, la reproduction complètement aléatoire (on laisse mâles et femelles s'accoupler à leur goût) finit par atteindre des taux de consanguinité *plus élevés* que des schémas méthodiques et contrôlés [de Rochambeau et Chevalet, 1985, Nomura et Yonezawa, 1996] dont s'inspire celui que je vais proposer. Ce que l'on cherche, c'est à faire le moins consanguin possible, dans un système fermé, donc : sans avoir à faire appel à des reproducteurs extérieurs si l'on n'en trouve pas, et en stabilisant le génome (le temps d'acquérir les informations de sélection santé et longévité qui nous intéressent) par le biais du circuit fermé. Qui dit consanguinité minimale, dit brassage optimal. L'idée est donc de tirer le meilleur parti et la plus grande diversité possible des individus de départ, sous la contrainte que l'on est, de toute manière, limité sur le nombre d'individus de départ. Donc, essayer de faire le mieux possible avec ce que l'on a, sans espérer qu'autre chose de mieux tombe du ciel.

J'insiste sur ce point de consanguinité minimale car lors des premiers échanges avec d'autres membres de la communauté sur la première version de ce plan, on m'a beaucoup dit « c'est sûrement super, mais je ne me sens pas de faire de la consanguinité ; je suis contre, la consanguinité c'est de l'inceste, ça crée des tares ; ça doit être bien quand on a déjà une bonne base, mais ma famille n'est pas assez bonne ou stable pour ça ». Or, l'objectif n'est **pas** de faire de la consanguinité en soi. L'objectif est d'en faire le moins possible. Une des forces du plan que je propose, à mon avis, c'est qu'il ne contient aucune portée en consanguinité resserrée (**inbreeding*) c'est-à-dire aucun croisement de type père-fille, frère-soeur, ni même oncle-nièce ou entre cousins germains ; la consanguinité ne démarre pas tout de suite, et s'appuie sur des étapes d'outcrossing en circuit fermé qui vont stabiliser les connaissances sur le matériel génétique de départ ; la consanguinité est faible lorsqu'elle apparaît, elle augmente lentement, et les « ancêtres communs » sont déjà morts et enterrés lorsqu'on pratique une portée consanguine doublant leur génome, ce qui permet le meilleur recul possible. Les premières portées consanguines du plan présenté dans la section suivante (qui ne sont pas les premières portées du schéma) ont un coefficient de consanguinité de **4,69 %**, la génération suivante est à **6,64 %**, les ancêtres communs se situent en grande partie à une distance de 4 générations et plus. Des portées à 6,25 % de consanguinité en une seule fois (une portée entre des cousins germains, ou entre un grand-oncle et sa petite-nièce), pour lesquels l'ancêtre commun n'est ni mort ni même forcément très vieux, j'en vois régulièrement, sans catastrophe. On n'est pas du tout, du tout dans les ordres de grandeur de certaines lignées anglaises ou américaines utilisant fréquemment des portées en inbreeding en alternance avec des portées moins consanguines, tel que décrit brièvement dans [Barbeau et Vieu, 2006a].

Au départ, il n'y a que des outcrossing, mais en faisant circuler et en bouclant la boucle, on n'a pas besoin de chercher à l'extérieur. Il ne s'agit vraiment pas de faire de la consanguinité d'emblée sur de l'inconnu ! Après un certain nombre de « tours », la consanguinité commence, mais c'est la plus faible consanguinité possible à partir du *pool fermé que l'on s'est défini au départ (sous des contraintes d'âge de reproduction raisonnables). Au bout d'un certain nombre de générations (qui dépend du nombre de groupes de départ), tous les rats naissants sont tous descendants de tous les rats de départ, et le système décrit comment continuer à les marier entre eux de manière optimale - à les marier de manière consanguine cette fois, en effet. Là, on a construit une vraie lignée, au sens strict. Elle est à consanguinité minimale dans les contraintes de circuit fermé, donc à brassage optimal entre

tout le pool génétique de départ. Elle est relativement stable puisqu'en circuit fermé. Ensuite, il n'y a plus qu'à surveiller le taux de consanguinité et faire des retrempes pour le faire tomber quand il devient trop élevé (évidemment, on ne peut pas tourner en circuit fermé éternellement non plus).

1.5 Notations et conventions

Dans la suite, je vais user et abuser d'arbres et de schémas avec des flèches dans tous les sens et des couleurs partout. Histoire de ne pas s'y perdre, voici quelques conventions et notations respectées au maximum dans le document.

Tous les individus sont désignés par le code à trois caractères introduit précédemment :

- Une lettre pour le sexe : M pour mâle, F pour femelle.
- Une lettre pour le « nom de famille » : A, B, C, etc. Le nom de famille se transmet par la mère.
- Un chiffre pour le numéro de génération : 1 pour la première génération, 2 pour la deuxième, etc.

Par exemple, MC3 est un mâle du groupe C et de troisième génération. Pour écrire des formules génériques, on utilisera la lettre m pour désigner le groupe ($m = A, B, C, \dots$) et la lettre n pour désigner la génération ($n = 1, 2, 3, \dots$). Ainsi, $F(m, n)$ est la femelle du groupe m et de génération n .

Pour simplifier les représentations et les calculs, je suppose que toutes les générations sont exactement séparées de 9 mois, ce qui implique, en arrondissant le temps de gestation à 1 mois (on ne va pas chipoter), que toutes les femelles sont reproduites à 8 mois et tous les mâles à 17 mois (âges à la saillie). C'est **complètement arbitraire**, on peut faire la même chose avec 5 et 11, 6 et 13, 7 et 15 etc. A chaque génération les portées doivent être le plus synchrones possibles, pour ne pas se décaler. Mais de petits ajustements sont possibles, et on peut ralentir ou accélérer le rythme assez facilement, tant que l'on reste assez synchrone (cf. section 3).

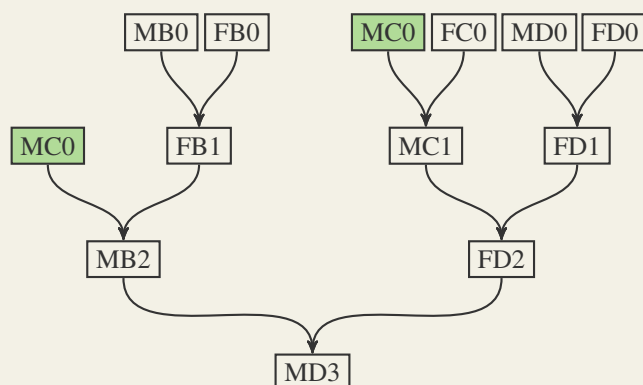
Nous allons alterner entre des schémas de croisement (quelles portées réaliser) entrelacés, et des arbres ascendants traditionnels. Pour repérer rapidement l'un et l'autre, c'est simple :

- Les arbres généalogiques ascendants sont de vrais arbres, tandis que les schémas ont des flèches qui se croisent dans tous les sens et des cycles.
- Dans les schémas de croisement, les filles seront en rose, les garçons en bleu, et on n'utilisera pas d'autre couleur. (Les couleurs rose et bleue ne servent absolument à rien ici, seulement à repérer rapidement la différence entre arbre généalogique ascendant et schéma de croisement, et à visualiser les régularités des schémas cycliques). À gauche, un axe vertical gradué désigne le temps qui passe. L'origine des temps, T_0 , est la date de naissance de la génération 0. Les autres temps sont comptés à partir de celui-ci, et désignent le nombre de mois écoulés depuis la naissance de la génération zéro. Par exemple, à T_{18} , les rats de la génération 0 ont 18 mois, et les rats de la génération 2 naissent. Les temps sont alignés avec les dates de naissance (enlever un mois pour les dates de saillie). L'unité est le mois.
- Dans les arbres généalogiques ascendants, tout le monde est incolore, sauf les ancêtres apparaissant plusieurs fois dans la généalogie, qui eux auront droit à d'autres couleurs (gris, orange, vert...), comme il est de coutume dans les arbres généalogiques classiques pour visualiser la consanguinité. Le temps n'est pas indiqué car il ne s'écoule pas à la même vitesse dans toutes les branches.

Dans les schémas de croisement, la chronologie est respectée, de bas en haut, dans toutes les

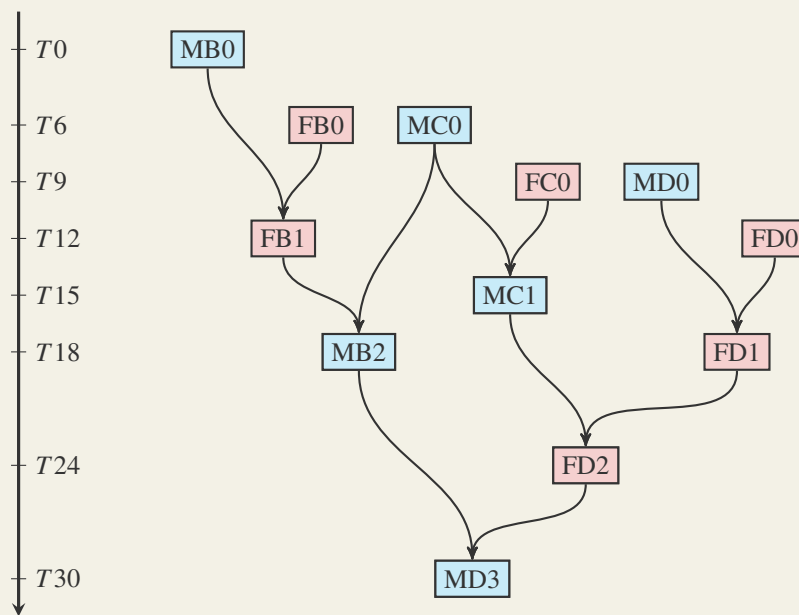
branches, si bien que tous les rats placés sur la même ligne ont le même âge. Ce n'est pas le cas dans les arbres généalogiques classiques (dans l'arbre ascendant « 100 % outcrossing » présenté précédemment, MA0 et FH0 n'ont très probablement pas le même âge, sauf à reproduire des mâles nettement plus jeunes que ne le veut la norme habituelle).

Prenons un exemple un peu consanguin dont voici l'arbre généalogique ascendant :



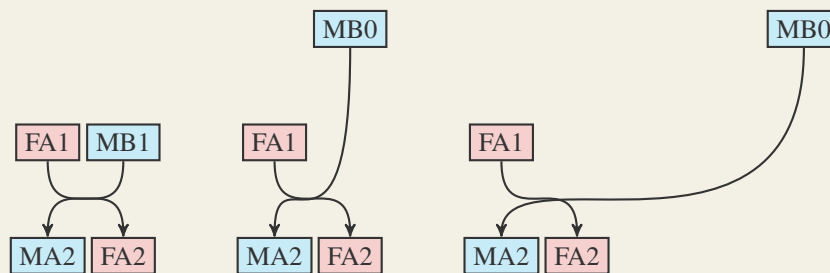
C'est un arbre généalogique tout-à-fait habituel. La couleur verte attire l'attention sur le fait que le rat MC0 apparaît deux fois, une fois dans la branche maternelle et une fois dans la branche paternelle, donc la portée est consanguine. MC0 est à la fois un grand-père et un arrière-grand-père de MD3. La portée consanguine MB2 x FD2 est de type « demi-oncle x demi-nièce » : MB2 est le demi-frère du père de FD2. Cette représentation permet de calculer facilement le taux de consanguinité (voir section 5) qui est ici de **6,25 %**. En revanche, elle présente deux inconvénients : d'abord, elle ne représente pas bien l'écoulement du temps (les rats situés sur une même ligne ne sont pas forcément tous du même âge) ; ensuite, comme on duplique certains rats, on peut facilement « passer à côté » d'un ancêtre commun et oublier de le colorier, surtout quand les arbres généalogiques commencent à grandir et à être de plus en plus encombrants et compliqués. Pour des plans organisés de long-terme utilisant la consanguinité, il peut être avantageux de représenter ce qui se passe d'une autre manière, ce que j'appelle ici des schémas de croisement, où l'on ne duplique pas de rats, et où on ajuste la longueur des flèches pour respecter l'écoulement du temps.

Voici maintenant un schéma de croisement *pouvant* correspondre à l'arbre précédent (qui ne contient pas d'informations temporelles ; je ne peux ici qu'imaginer une chronologie crédible). Les rats sont répartis de haut en bas en ordonnant leurs dates de naissance dans le temps. Par exemple, en choisissant pour origine des temps T_0 la date de naissance du rat le plus âgé du schéma, je sais que ma première portée sera réalisée un an après, puis ma seconde portée (naissance de MC1) trois mois plus tard, etc.



Ainsi, je vois en un coup d'œil quelles portées réaliser quand, et l'âge des ascendants quand je réalise une portée (ce qui me permet aussi d'identifier rapidement quelles fratries arrivent à des âges cruciaux où faire des bilans de santé pour le suivi de mon travail). Par exemple, au moment de marier FD2 et MB2 (mariage à T30), je sais que FB0 et MC0 ont deux ans, donc que c'est un moment tout indiqué pour regarder s'ils sont encore en vie et de quels problèmes de santé ils ont souffert. Je sais combien de temps me prendra la mise en œuvre de mon projet et dans quel ordre le réaliser.

Pour finir, afin d'alléger légèrement les dessins, j'adopte une petite convention supplémentaire. Lorsqu'un couple donne naissance à deux rats (qui sont donc frère et sœur), j'omets les flèches allant du père à la fille et de la mère au fils, et je les représente en gardant seulement deux flèches qui se croisent. Par exemple :



1.6 Quelques précautions et avertissements

Avant d'attaquer le vif du sujet, c'est-à-dire une description étape par étape du schéma minimal que je propose, je tiens à prendre certaines précautions et noter quelques avertissements et remarques, dont l'absence du premier document a causé des incompréhensions.

D'abord, il ne s'agit pas d'une recette magique à appliquer de façon bête et méchante. Je pense qu'il est important de comprendre comment le schéma fonctionne, d'où il sort. D'où ce long préambule, et les compléments historiques en annexe. Ensuite, il ne s'agit pas non plus de jeter à la poubelle

tous ses bons réflexes et ses habitudes : faire rigoureusement le suivi de chaque génération pour voir où on en est, savoir où et quand faire des changements si c'est nécessaire, savoir s'arrêter. On n'est jamais obligé d'appliquer quelque chose à la lettre parce qu'un bout de papier le dit (en dehors du Code Pénal et de quelques bricoles du même genre !).

Ensuite, non, je n'ai pas inventé la lune : les schémas cycliques et circulaires de reproduction en petite population existent dans la littérature scientifique depuis des décennies (la référence la plus ancienne que j'aie trouvée à ce sujet date de 1922), et sont peut-être pratiqués depuis bien plus longtemps (je n'ai absolument pas les connaissances pour le dire). Je me suis contentée d'adapter ce que j'ai lu au cas pratique du rat (longévité et âges de reproduction notamment) et d'en proposer une instanciation particulière a minima.

Il faut aussi rester conscient que je me suis *inspirée* de ce que j'ai lu dans les articles cités en référence, mais qu'il ne s'agit en aucun cas d'une application directe : pour un généticien des populations, une petite population c'est déjà des dizaines voire des centaines d'individus, et idem en nombre de générations. Ces auteurs se préoccupent de sauvegarder une espèce entière. Les groupes sont plus nombreux (au moins quatre) et surtout le nombre d'individus par groupe est beaucoup plus grand, avec plus de portées, et davantage de brassages grâce à ce nombre de portées. Je ne me préoccupe que d'un petit schéma modeste, à l'échelle de quelques rats et de quelques humains, pour créer et pérenniser une petite lignée de rats, éventuellement pérenniser un gène d'aspect qui se raréfie, pas plus.

Le schéma que je propose est un exemple, minimisé à l'extrême en nombre de groupes et de rats, qui ne peut tourner tel quel que sur un nombre modeste de générations, sur quelques années. J'ai choisi cet ultra minimum pour en expliquer plus simplement le principe, pour que les dessins tiennent sur une page sans devenir immenses et inextricables, et parce que c'est vraiment le strict minimum sur lequel ça peut fonctionner un temps. Sur le même principe, on peut en imaginer beaucoup d'autres, avec plus de groupes, plus d'individus par groupe, plus de portées par groupe... tout est possible. Celui que je présente n'a pas la prétention d'être la solution unique ou ultime. En revanche, je pense qu'il a le mérite d'être vraiment abordable logistiquement parlant, impliquant peu de rats, peu de portées, quasiment réalisable par une seule personne, facilement réalisable par deux ou trois personnes qui voudraient s'associer dans un projet collaboratif. N'importe qui peut le faire, sans hypothéquer sa maison et renoncer à tous ses loisirs. Personnellement, je pense que deux schémas parallèles à 4 groupes, les uns servant de retrempe aux autres, pourraient vraiment être encore beaucoup plus intéressants et auraient bien davantage de potentiel. Mais là, on commence à changer d'ordre de grandeur au niveau des ambitions et de la logistique.

Enfin, je voudrais finir avec un mot de sélection, et pourquoi je pense que le plan que je propose n'est pas seulement une bonne méthode pour entretenir une lignée d'une couleur donnée (il est très efficace pour ça, mais je gardais ce secret pour les courageux qui sont arrivés jusqu'ici), mais aussi une méthode efficace pour construire une lignée solide en santé par la sélection. Au tout début de ce document, j'ai parlé de reproduction sélective et planifiée. Jusqu'ici, j'ai surtout parlé de planification. Parlons un peu de **sélection**. Je ne le répéterai pas à chaque étape lors de la description du schéma, mais il faut absolument le garder à l'esprit en permanence. La sélection (et donc, on l'espère, l'amélioration au fil des générations) vient de différents points :

- D'abord, et c'est vrai pour n'importe quel projet de reproduction mais ça va mieux en le disant : la capacité à dire stop si ça ne va pas ! Savoir s'arrêter, savoir *ne pas reproduire* est la base de la sélection.
- Une sélection soigneuse des fondateurs de lignée, évidemment. Tout va reposer sur eux, autant se donner le meilleur départ possible, même si l'on va ensuite essayer d'en tirer le maxi-

mum.

- **Une sélection soigneuse de chaque reproducteur à chaque génération.** Une portée contient en moyenne 12 rats. Dans le plan que je propose, seuls deux d'entre eux (une femelle et un mâle) sont utilisés. Il importe d'essayer de choisir les plus prometteurs dans leur fratrie, dans les limites de ce qui est possible à leur âge de reproduction bien sûr.
- Un choix judicieux des nœuds où effectuer des retrempe. Comme on le verra dans la suite, au cours des premières étapes, les différents groupes ne sont pas totalement homogènes. Un suivi rigoureux et l'identification du groupe le plus faible permet de savoir quel est le meilleur moment et le meilleur endroit du schéma où faire la retrempe (en prenant le meilleur reproducteur possible pour la retrempe, bien sûr).
- Une dissémination progressive des résultats du travail vers d'autres personnes. Puisque deux rats de chaque portée sont reproduits dans le plan, cela laisse largement de quoi faire adopter les autres à des rateries qui pourront les insérer dans leurs propres projets, faire leurs propres sélections. Ces dérivations apporteront du recul, des informations complémentaires, des plans de secours pour plus tard.

Je pense que seule une compréhension bien maîtrisée des mécanismes et motivations de ce plan permet de l'utiliser non seulement pour planifier, mais aussi pour sélectionner qualitativement. C'est pourquoi ce dossier inclut autant de bavardage, une bibliographie et des parties d'approfondissement, que je pense nécessaires. Le dossier se présente comme suit : dans la section 2, je construis un plan de reproduction de la manière la plus détaillée possible, étape par étape. À chaque étape, un bilan du recul acquis, de la consanguinité et des diagnostics à effectuer avant de passer à l'étape suivante sont proposés. Évidemment, c'est un joli plan lisse et idéal et on sait que les choses ne se passent jamais comme prévu ; la section 3 développe quelques solutions de repli si quelque chose se passe mal, et présente quand et comment effectuer les meilleures retrempe pour garder la maîtrise de la consanguinité. Dans la section 4, on trouvera également quelques pistes de modification pour étendre le schéma à davantage de groupes, et pour transiter entre deux schémas utilisant un nombre différent de groupes, ainsi qu'un certain nombre de schémas alternatifs qui existent dans la littérature scientifique sur le sujet (je vous jure que c'est super intéressant !). Comme il s'agit d'un plan utilisant des portées faiblement consanguines (*linebreeding*), et bien que j'évoque le sujet à chaque étape du pas-à-pas, il m'a semblé utile de proposer une section consacrée à la consanguinité, son sens génétique et les calculs qui en dérivent, en section 5. La modélisation mathématique et informatique rebutera peut-être les plus scientophobes parmi mes lecteurs, mais le début de la section est abordable par tous et à mon avis importante si vous ne vous sentez pas à l'aise avec le concept de consanguinité. Cet ensemble de chapitres se termine par une bibliographie, n'hésitez pas à aller lire des choses supplémentaires sur le sujet, ça ne fait jamais de mal ! Enfin, pour les plus passionnés, et parce que je pense que c'est tout de même intéressant de comprendre d'où tout cela sort, une annexe à vocation historique reprend de manière légèrement modifiée la première version du document « oncle pirate » pour en expliquer la genèse.

Si vous ne vous sentez pas à l'aise avec la notion de consanguinité, ou avec les méthodes de calcul du taux de consanguinité, vous pouvez commencer par lire directement le début de la section 5. Elle est indépendante du reste pour une grosse moitié et vous aidera à vous sentir d'attaque pour reprendre ensuite à la section 2.

La section 2 peut également se lire quasiment indépendamment du reste, et être appliquée comme une recette de cuisine. Ce n'est évidemment pas ce que je conseille. J'ai réalisé une version « aide-mémoire » sous forme de fiches et débarrassée de tout le bavardage, qui peut aider à ne pas se perdre si l'on souhaite mettre en œuvre le plan que je propose. Elle est disponible sur demande, n'hésitez pas à m'envoyer un mail, je serai très heureuse de discuter avec vous. Si vous souhaitez imprimer le

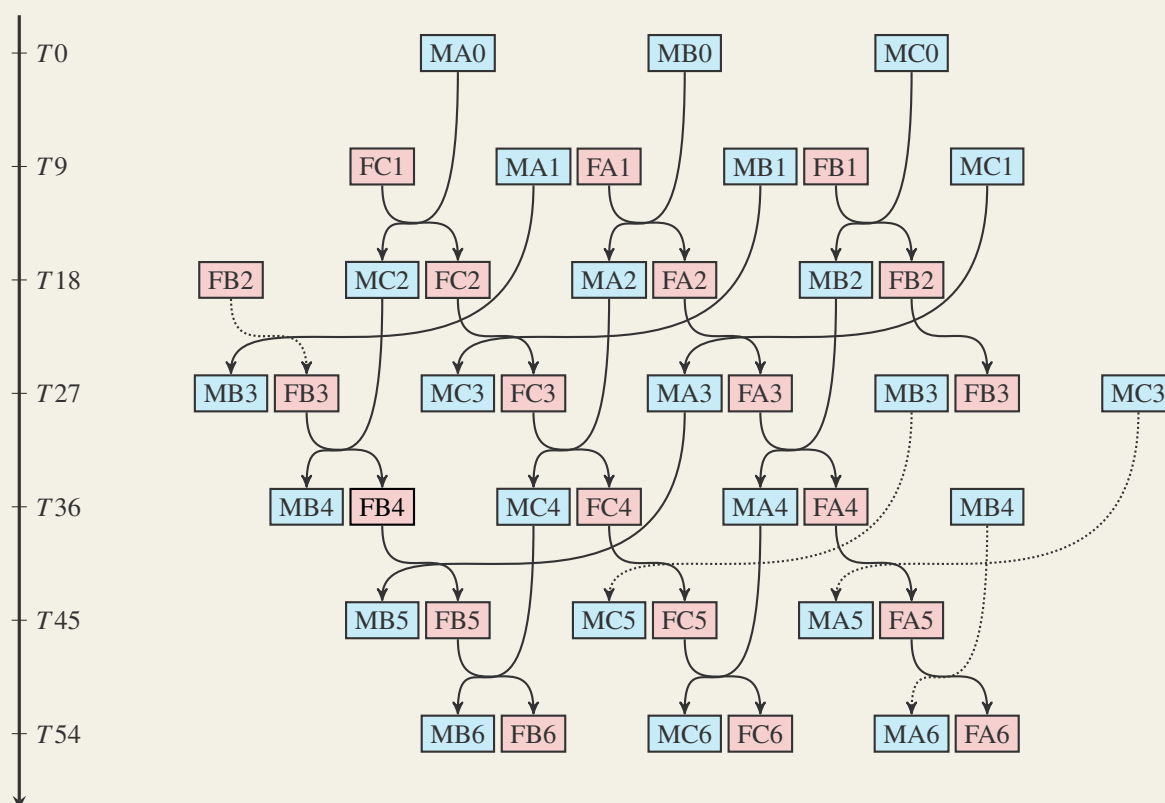
document, je tiens également à votre disposition une version sur fond blanc (ça économise un peu d'encre).

Il ne me reste plus qu'à vous laisser entrer dans le vif du sujet. J'ai détaillé chaque étape du plan au maximum, avec plusieurs représentations graphiques différentes en plus des explications textuelles, pour qu'il soit le plus accessible possible et que chacun ait une chance de trouver au moins une manière d'expliquer qui lui parle. La section 2 est accessible à tout débutant motivé et pourvu d'un papier et d'un crayon. Les suivantes sont plutôt des parties d'approfondissement, avec certains aspects un peu plus techniques, mais aussi des explications que j'ai essayé de rendre les plus accessibles possibles si vous avez besoin de mieux comprendre certaines notions, comme la consanguinité. Il y a un peu de maths, mais si vous êtes fâchés avec les maths, essayez de voir ça comme du tricot : c'est presque pareil !

Bonne lecture et à bientôt !

2 Schéma cyclique à trois groupes : « l'oncle zigzag »

Cette section construit pas-à-pas un schéma cyclique à trois groupes, de consanguinité optimale sous les contraintes du nombre de rats, du nombre de portées et la contrainte de génération, par une stratégie appelée « évitement maximal de la consanguinité » (*maximum avoidance of inbreeding*), qui consiste à chercher à chaque étape quels sont les mariages les moins consanguins que l'on peut réaliser. Une fois « terminé » (en fait, il ne se termine jamais, mais nous le construirons ensemble étape par étape seulement jusque là, puisqu'ensuite il ne fait que se répéter), il ressemblera à ça :



Si on louche un peu dessus, on peut presque voir apparaître des régularités. C'est un treillis, un tricot. Et on peut très bien imaginer le prolonger en largeur ou en hauteur. C'est une des beautés de la chose (à mon avis, mais vous avez le droit de me dire que j'ai des goûts douteux). C'est grâce à la régularité qu'il va effectivement être de consanguinité minimale (sous certaines contraintes en tous cas), sans déséquilibre et prolongeable (presque) à l'infini.

L'objectif de la section est d'être capable de lire ce plan, de le reconstruire étape par étape, et donc de comprendre comment il peut s'étendre en longueur (générations 7, 8 et au-delà) et éventuellement en largeur (nombre de groupes).

Une autre formalisation possible, sans graphique, est d'écrire des « règles » décrivant chaque portée par les codes d'identification des parents et des enfants produits par le mariage de ces parents. En notant m le groupe (A, B, C... bouclé sur lui-même de manière que $C+1 = A$ et $A-1 = C$) et n la génération, toutes les portées du schéma s'écrivent, de manière systématique :

$$\text{Pour toute génération } n \text{ impaire} \quad M(\mathbf{m} + \mathbf{1}, n - 1) \times F(m, n) \rightarrow (M(m, n + 1), F(m, n + 1))$$

$$\text{Pour toute génération } n \text{ paire} \quad M(\mathbf{m} - \mathbf{1}, n - 1) \times F(m, n) \rightarrow (M(m, n + 1), F(m, n + 1))$$

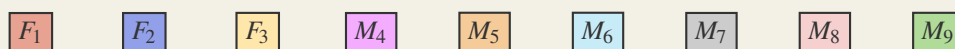
Par exemple, en prenant $m = A$ et $n = 12$, je peux lire *directement* qu'une portée de treizième génération est réalisée en mariant MC11 et FA12, et que cette portée donne naissance à FA13 et MA13. Cela peut servir si l'on est paumé dans un schéma (les limites graphiques imposent de faire se croiser certaines flèches...) et surtout pour calculer les taux de consanguinité quand on avance en génération (voir section 5).

2.1 Initialisation

Dans la première version des schémas « oncle pirate », j'avais supposé que l'on disposait d'emblée de trois trios (oncle, frère, sœur), sans représenter leurs ancêtres, ce qui rendait le calcul de consanguinité obscur et ne permettait pas de démarrer vraiment « de zéro ». J'ai décidé de rajouter cette étape pour rendre la consanguinité plus visible.

2.1.1 Fondateurs et répartition en groupes

On va donc supposer que l'on dispose de neuf fondateurs de lignée, six mâles et trois femelles, dont on peut considérer qu'ils ne sont ni individuellement consanguins, ni mutuellement apparentés⁶. Pour recoller correctement avec les notations ultérieures et vu qu'ils sont tous issus de familles différentes, ils ne possèdent ni affixes ni numéro de génération, mais sont simplement repérés par un chiffre unique en indice. Pour bien souligner qu'ils ne sont pas de la même famille, ils se voient chacun attribuer une couleur différente, qui nous servira ultérieurement à repérer la consanguinité dans les arbres ascendants binaires classiques. Voilà donc nos fondateurs de départ.



Je répartis arbitrairement ces fondateurs dans trois groupes, chaque groupe comportant une femelle et deux mâles. En fonction des données sur les fondateurs, leur âge, les objectifs de création

6. Le lecteur familier de l'élevage sera sûrement surpris de cette répartition inhabituelle, puisqu'il est généralement admis qu'il faut davantage de femelles que de mâles dans un cheptel, les femelles étant « immobilisées » par les gestations. Ici, il faut bien retenir que nous sommes dans une configuration très minimale, avec trois couples reproducteurs par « saison » de reproduction, et que le cheptel est globalement composé du même nombre de femelles et de mâles. S'il y a davantage de mâles au début, c'est un simple effet de bord, dû au fait que l'on s'impose des contraintes d'âge et de génération dans les portées, à savoir que les femelles sont toujours accouplées avec un mâle plus âgé, issu de la saison de reproduction précédente. En régime stationnaire, on aura bien 3 femelles et 3 mâles par génération. Par ailleurs, avoir « beaucoup de mâles » n'est pas contradictoire avec les principes posés par [de Rochambeau et Chevalet, 1985], à savoir une circulation et une réforme rapide des mâles pour l'optimisation de la consanguinité en petite population. Enfin, pourquoi trois groupes ? Parce qu'à un groupe et deux groupes, c'est très consanguin et pas intéressant. Le schéma à trois groupes est le plus petit schéma que j'aie trouvé qui remplit les objectifs de départ.

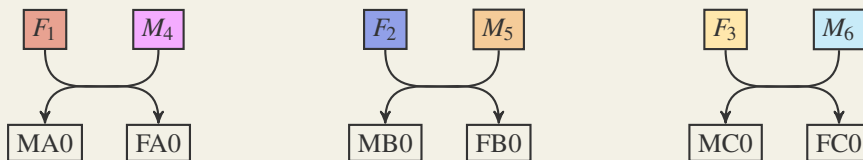
de lignée (la présence de *porteurs ou d'homozygotes pour le ou les gènes d'aspect que l'on souhaite favoriser, par exemple), ce choix devrait s'imposer de lui-même. Si ça ne saute pas aux yeux, c'est probablement que cela importe peu !

Fondateurs groupe A Fondateurs groupe B Fondateurs groupe C



2.1.2 Génération zéro : naissance des premiers oncles

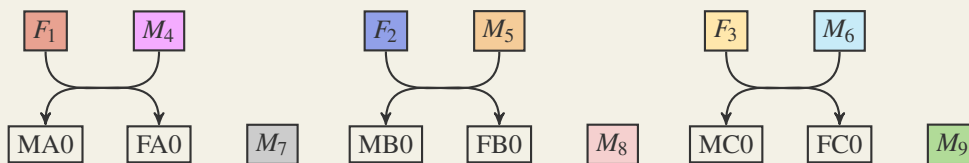
Nous allons utiliser ces fondateurs pour construire nos trois trios (oncle, frère, sœur) de base. En effet, on va voir que le schéma repose sur l'existence, à chaque génération, de trios de ce type qui forment une sorte de « cellule élémentaire ». Nous commençons donc par former trois couples, un dans chaque groupe (la répartition dans les groupes ayant été faite au mieux, cf. ci-dessus). Chaque couple donne naissance à un mâle et une femelle qui forment la génération zéro : chaque mâle obtenu dans cette étape va devenir le « premier oncle » des triplets de base de chaque groupe. Notons que l'on aurait pu appeler cette génération la génération 1, c'est juste une convention de matheux qui aime bien faire démarrer les suites à zéro.



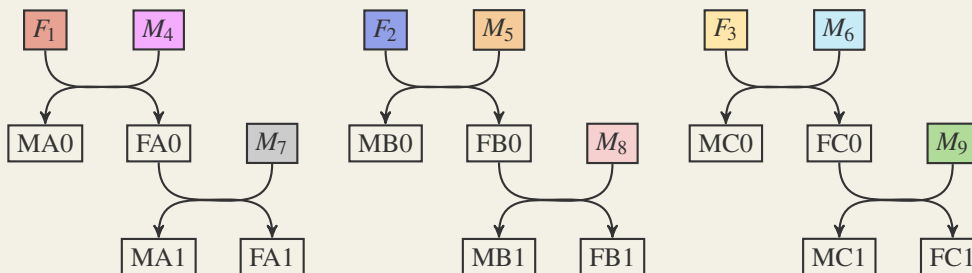
J'ai mes oncles, il ne me reste plus qu'à produire leurs neveux et leurs nièces en faisant appel aux trois fondateurs que j'ai laissés de côté.

2.1.3 Génération 1 : naissance des premières paires frère-sœur

J'intercale mes derniers fondateurs à côté de leurs fiancées respectives :



puis je réalise les portées correspondantes, qui me fournissent mâles et femelles de la génération 1.



Si l'on dispose déjà de rats pourvus de généalogie, il est possible que l'on ait déjà sous la main des triplets (oncle, frère, sœur) sans avoir besoin de les faire naître soi-même. C'est d'ailleurs la solution que je recommande, car il faut être conscient que tant que l'on sera en circuit fermé (donc aussi longtemps que l'on décidera de ne pas faire de retrempe), tous les rats à naître descendront exclusivement des neuf fondateurs. Autant donc les choisir avec le plus grand soin possible et éviter de les choisir au pif et sans background. Remarquons également que la répartition initiale dans les groupes A, B et C est ici parfaitement arbitraire. Cependant, on peut avoir des raisons de les répartir d'une manière ou d'une autre, par exemple en fonction de leur type si l'on souhaite sélectionner certains gènes d'aspect avec le schéma, ou s'ils possèdent déjà des liens de famille, auquel cas il faudra réfléchir un peu.

Par la suite, je ne ferai apparaître les fondateurs que dans les arbres ascendants mettant en évidence la consanguinité. Afin d'alléger les autres schémas et faire apparaître leur régularité en treillis, ils ne seront pas systématiquement représentés.

2.2 Étapes d'outcrossing

Les premières étapes du plan sont des étapes d'outcrossing. **Il n'y a pas de consanguinité** au début, c'est important de le souligner. Ce n'est donc pas plus risqué que n'importe quel outcrossing classique. Simplement, comme on va rester en circuit fermé, sans apport extérieur, on peut considérer que l'information que l'on va acquérir avec le recul des premières portées a davantage de sens et de valeur. Justement parce que l'on ne fait rien rentrer d'extérieur ou d'inconnu, on peut considérer que l'on stabilise déjà mieux que sur le modèle d'outcrossing ouvert, qui multiplie par deux le nombre de familles impliquées à chaque étape.

Si je vous donne les trois triplets (MA0, MA1, FA1), (MB0, MB1, FB1) et (MC0, FC1, MC1) et que vous les reproduisez autrement que ce que je propose, tôt ou tard vous ferez plus de consanguinité que moi, sauf si vous retombez sur mon schéma, un schéma équivalent à renumérotation près, ou un schéma très similaire⁷. D'où l'importance d'être méthodique dès le début. On ne fait pas les outcrossing au hasard mais d'une manière ordonnée et optimale pour garantir la pérennité de la suite. C'est comme un tricot : chaque rang de mailles prépare le suivant, on ne peut s'accrocher que sur un rang sans faute.

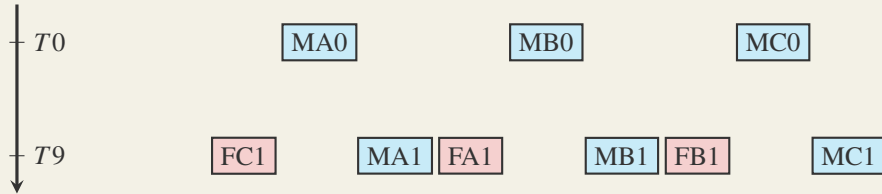
2.2.1 Génération 2 : brassage par paires de groupes

Chaque « oncle » du triplet rencontre la sœur du groupe « à sa gauche ». Évidemment, nous sommes sur une feuille de papier (ou un écran), donc l'oncle qui est complètement à gauche n'a personne à sa gauche ! Donc comme c'est un schéma qui boucle sur lui-même, pour boucler la boucle il faut imaginer que tous les schémas sont collés non pas sur une feuille plate, mais sur un cylindre comme un rouleau de sopalin, avec le bord gauche qui se recolle sur le bord droit. Ainsi, l'oncle le plus à gauche a, à sa gauche, la sœur la plus à droite. Pour représenter cela, il m'arrivera de dupliquer un rat au bord gauche ou au bord droit, ou d'employer des flèches pointillées signifiant « flèche qui passerait par l'arrière du rouleau de sopalin », si l'on veut.

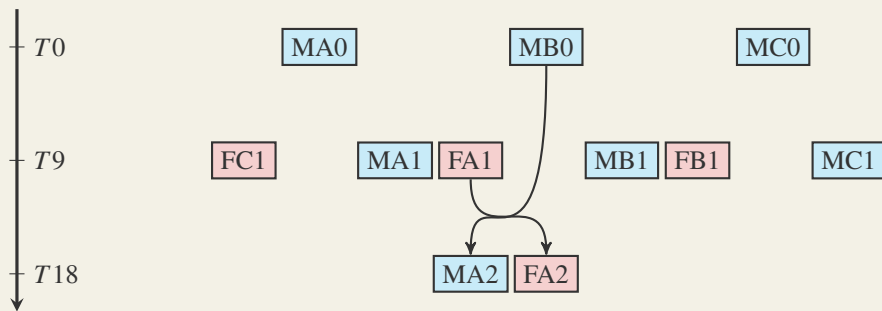
Donc, remplaçons d'abord nos oncles, frères et sœurs sur un nouveau plan (ici, on oublie les fondateurs pour simplifier, et on rétablit le bleu pour les garçons et le rose pour les filles, parce que ça

7. Faites l'exercice si ça vous amuse, avec un papier ou un crayon, et essayez de trouver une solution : vous allez forcément aboutir à un schéma circulaire ou cyclique (voir le « jeu des 9 rats » en annexe).

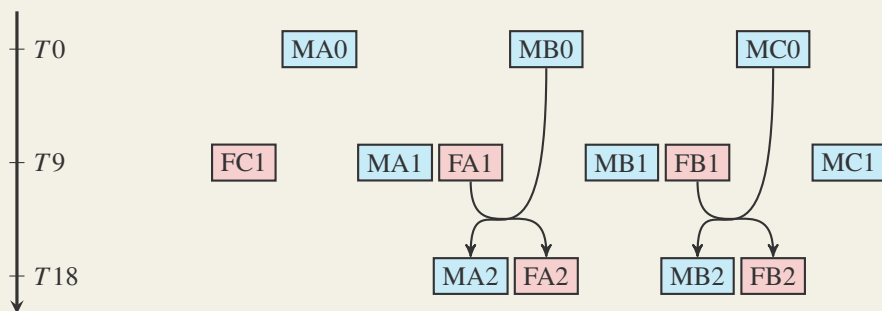
va nous aider à voir la régularité apparaître). Pour une simple raison d'encombrement et de lisibilité, j'ai juste déplacé FC1, qui était tout à droite du schéma précédent, et qui se retrouve tout à gauche, parce que ça m'arrange pour dessiner.



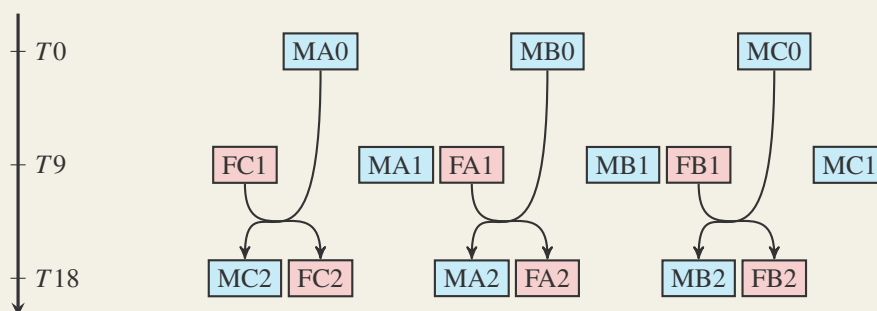
Je réalise mon premier mariage entre l'oncle du groupe B, MB0, et la sœur du groupe qui se trouve à sa gauche, c'est-à-dire la sœur du groupe A, FA1. Notons que j'aurais pu partir de l'autre côté et marier MB0 avec FC1, ça aurait été exactement équivalent en version symétrique, comme dans un miroir. Il faut juste choisir l'un des deux et s'y tenir.



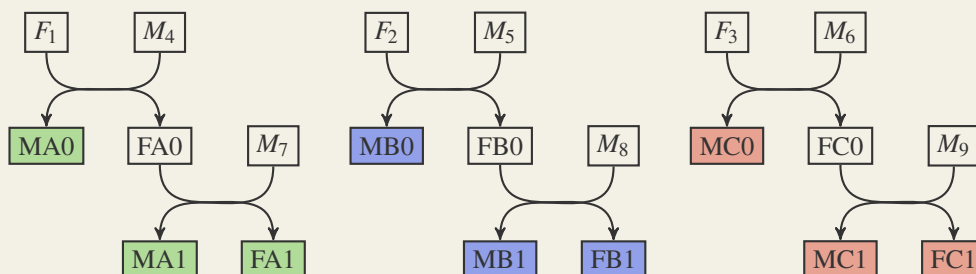
Je fais de même avec l'oncle du groupe C et la sœur du groupe B. Pourquoi ? Et bien c'est simple : si je marie l'oncle du groupe C avec la sœur du groupe A, sachant que j'ai déjà marié l'oncle du groupe A avec la sœur du groupe C, il me restera ensuite l'oncle du groupe B, et la sœur du groupe B, or je ne veux pas les marier, puisque je ne veux pas faire de consanguinité ! Je n'ai donc pas le choix.



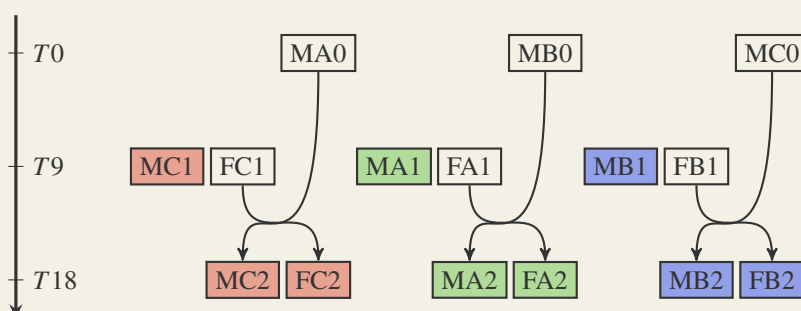
Et pour finir, la boucle est bouclée en mariant l'oncle restant, du groupe A, avec la femelle à sa gauche, qui est la femelle du groupe C (la suite des groupes, A B C, est en fait circulaire, A B C A B C A... donc le groupe C est bien à la gauche du groupe A). Là encore je n'ai pas le choix puisque ce sont les deux seuls qui me restent, et ça tombe bien, puisque j'ai fait trois croisements tous non consanguins. Comme il n'y a pas moins consanguin que « pas consanguin », je suis bien à consanguinité minimale. Bon, d'accord, là c'était quand même facile, mais ça va quand même poser les bases pour la suite.



Les mâles de génération 1 ne servent à rien ici. Ils sont juste là pour servir d'oncle la prochaine fois. Avant cette étape, nous avons nos trois triplets (oncle, frère, sœur) : (MA0, MA1, FA1) en vert ; (MB0, MB1, FB1) en bleu ; (MC0, MC1, FC1) en rouge.



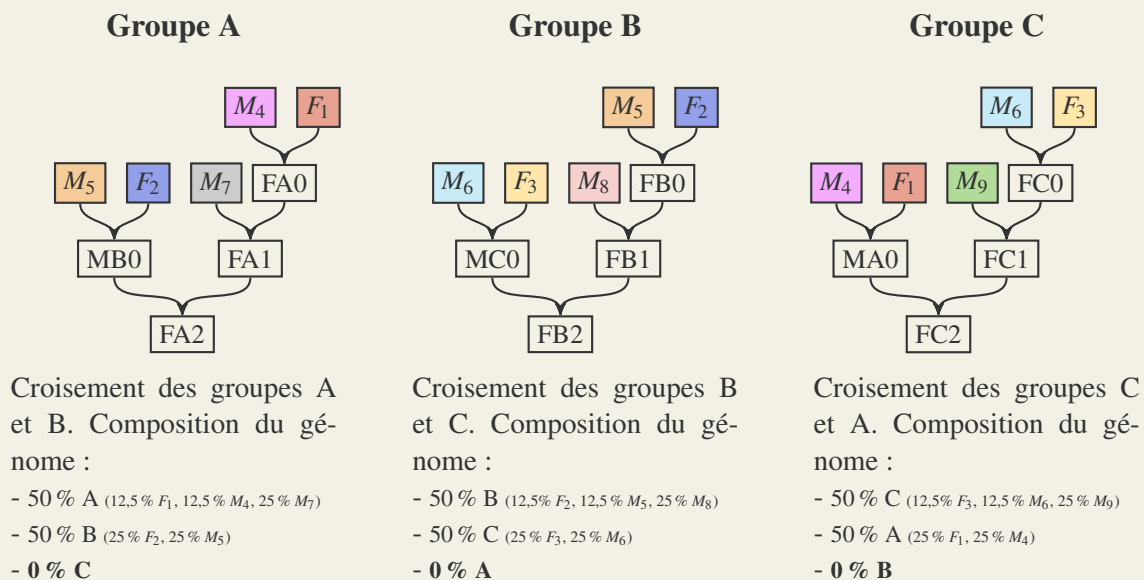
On peut bien vérifier que MA1 et FA1 sont frère et sœur et que MA0 est leur oncle, et idem dans les deux autres groupes. À l'issue de l'étape suivante, que nous venons de réaliser et qui comporte donc trois portées synchronisées, nos trois triplets sont désormais, tout simplement : (MA1, MA2, FA2) ; (MB1, MB2, FB2) ; (MC1, MC2, FC2). MA1 est bien l'oncle de MA2 et FA2, qui sont frère et sœur, et pareil dans les deux autres groupes. On a juste ajouté un numéro, on n'a plus qu'à faire glisser. On peut à nouveau l'observer en coloriant les trios de chaque groupe.



Je voudrais ici insister pour bien enfoncer le clou, car le surnom « oncle pirate » donné au projet et mes explications nébuleuses du premier document ont créé une confusion à ce propos : **personne ne se reproduit avec son propre oncle !** La dénomination oncle, frère, sœur est interne à un groupe (intra-groupe), mais les reproductions se font entre groupes différents (inter-groupe). Donc chaque femelle reproduit avec « le rat qui joue le rôle de l'oncle dans le groupe d'à côté », et non avec son propre oncle (ce qui serait trop consanguin pour remplir notre objectif de consanguinité minimale).

2.2.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 2

Observons les arbres ascendants des femelles de la génération 2 (c'est pareil pour les mâles, qui sont leurs frères). Les trois branches permettent de voir qu'il n'y a aucune consanguinité (dans un arbre donné, aucun fondateur n'apparaît deux fois). Chaque groupe est bâti à partir de deux des trois groupes précédents, le troisième étant absent. Notons que chaque individu de la génération descend de 5 fondateurs. On peut ainsi calculer la composition du génome des individus de cette génération, selon la proportion apportée par chacun des fondateurs impliqués, que l'on appellera aussi « contribution génétique ». Elle se calcule simplement de proche en proche en se souvenant qu'un individu reçoit la moitié de son génome de son père, et l'autre moitié de sa mère. Ainsi, FA2 reçoit 50 % de son génome de sa mère FA1, dont le génome est composé à 100 % de gènes issus des fondateurs du groupe A, donc FA2 a 50 % de gènes issus du groupe A. Si on remonte au dessus, FA1 a 50 % de son génome qui vient de son père M_7 , donc au total, 50 % x 50 % = 25 % du génome de FA2 provenant de M_7 . On fait le même calcul pour les autres fondateurs et les autres groupes et on aboutit à :



Cette structure par paires est intéressante, car le suivi dans le temps de cette génération va nous permettre d'inférer (déduire) des propriétés, forces et faiblesses des groupes de départ en les comparant deux-à-deux.

En terme de recul, lorsque les portées de génération 2 naissent, tous les rats de génération 0 ont 18 mois. Si on a appliqué le même timing lors de l'initialisation, cela veut dire que les femelles fondatrices (les mères de la génération 0) ont 27 mois (si elles ne sont pas mortes), ce qui est déjà un âge plus que respectable, et en tous cas suffisant pour faire un bilan de leur santé et de celle de leurs frères et sœurs. Idem pour les pères de la génération 1, M_7 , M_8 et M_9 , qui ont également 27 mois. Les pères de la génération 0 (M_4 , M_5 et M_6) ont 36 mois s'ils sont encore en vie. Si c'est le cas, c'est une très bonne nouvelle ; sinon c'est le moment de regarder à quel âge et de quoi ils sont morts, ainsi que leurs frères et sœurs. Évidemment, il faut garder à l'esprit que tous les problèmes de santé ne sont pas génétiques ! Certains le sont, d'autres sont purement environnementaux, d'autres (sans doute la plupart) sont un mélange bien plus complexe de multiples vulnérabilités génétiques et de facteurs extérieurs. Au moment de faire les bilans (c'est vrai ici, et ce sera vrai à chaque fois que l'on parlera de faire un bilan), il sera important de regarder toutes les informations disponibles (une tumeur oui

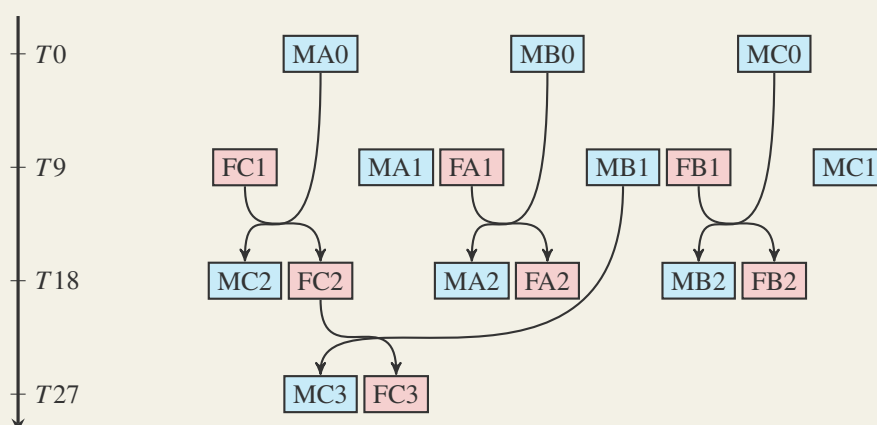
mais a-t-elle été analysée ? et ce carcinomachin, là, c'est connu pour être héréditaire ou pas ? et lui, quand il a eu sa pneumonie, tous ses potes de cage ont été malades après avoir passé 3 semaines dans un courant d'air pendant que l'on repeignait le salon, ou il a été malade tout seul ?). L'interprétation des données de santé reste assez subjective et sujette à discussion, ça fait partie de l'art de l'éleveur de fixer ses critères et de sentir si quelque chose a l'air de se transmettre (se retrouver chez plusieurs rats de la même portée élevés dans des conditions et des endroits très différents par exemple, ou être documenté comme héréditaire dans la littérature scientifique...). Il ne s'agit pas de tout arrêter à la première tumeur non plus.

Bref, on va considérer que l'on a déjà un bon recul sur le patrimoine transmis par les fondateurs à cette deuxième génération (à peu près autant que l'on puisse espérer savoir), même si les générations 0 et 1 sont encore un peu jeunes (9 et 18 mois) pour en tirer des conclusions sur les résultats des premiers croisements. Mais c'est surtout à la suivante que tout cela sera crucial pour décider si l'on démarre le linebreeding ou pas. Les fondateurs seront alors suffisamment âgés pour que le recul sur le santé commence à être vraiment valable. Bien évidemment, ce bilan est à adapter si vous avez choisi un autre timing.

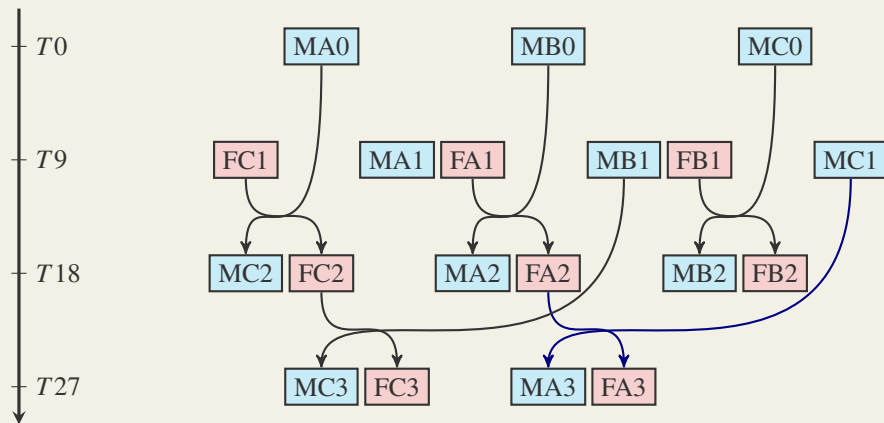
2.2.3 Génération 3 : brassage de chaque paire de groupes avec le troisième

La première idée qui pourrait venir à l'esprit (cf. annexe) pour la troisième génération serait de recommencer exactement à l'identique, en envoyant à nouveau chaque oncle vers la sœur du groupe de gauche. Malheureusement, si l'on faisait ça, on serait déjà consanguin, alors qu'il existe un moyen de ne pas commencer la consanguinité à cette étape : changer de sens et, cette fois, les envoyer à droite (ou deux fois à gauche, ce qui ici revient au même puisqu'on a trois groupes). Les raisons précises étant développées en annexe, je ne m'étends pas ici, voyons plutôt ce que l'on va faire concrètement. Il est facile de se convaincre que si ce n'est pas consanguin, c'est que c'est bien toujours une méthode de consanguinité minimale (on ne peut pas faire moins consanguin que non consanguin).

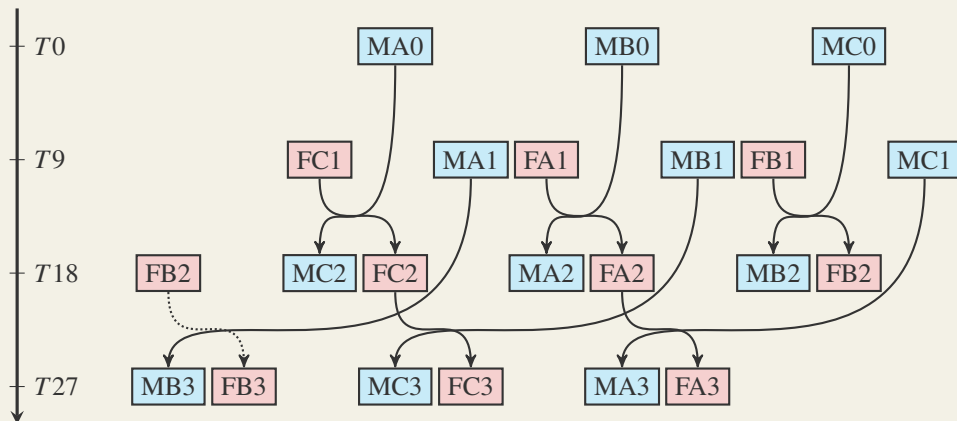
On reprend là où on en était précédemment, et cette fois, au lieu de marier l'oncle du groupe B (MB1) avec la sœur du groupe à sa gauche (FA2), on le marie avec la sœur du groupe à sa droite, FC2.



De la même manière, au lieu de marier l'oncle du groupe C (MC1) avec la sœur du groupe à sa gauche (FB2), on le marie avec la sœur du groupe à sa droite, FA2. Les flèches commencent à se croiser, donc je leur ai ajouté ici une couleur pour éviter les confusions. **Attention, il n'y a pas de mariage FA2 x MB1 !**

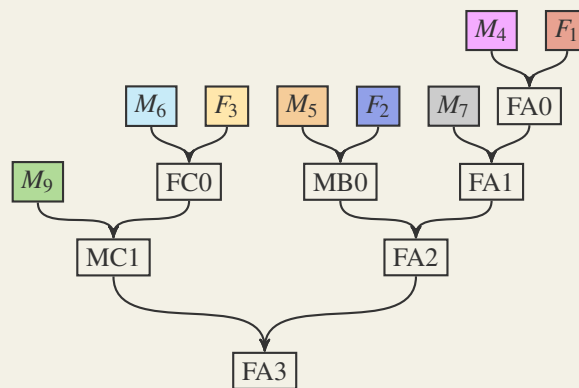


Il nous reste à dessiner le troisième mariage de cette génération, qui est logiquement le mariage entre l'oncle et la sœur pas encore utilisés, FB2 et MA1. Problème sur notre feuille, qui n'est malheureusement pas un rouleau de sopalin : si l'on dessine les flèches sur le schéma actuel, ça va se croiser de partout, ce sera illisible, et surtout la régularité n'apparaîtra pas immédiatement, ce qui est dommage pour une méthode qui est par construction extrêmement régulière (schéma cyclique). Pour contourner ce problème, nous « recopions » simplement FB2 de l'autre côté de la feuille. Et nous pouvons maintenant dessiner notre dernier mariage, qui a exactement la même « forme » que les deux précédents.



2.2.4 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 3

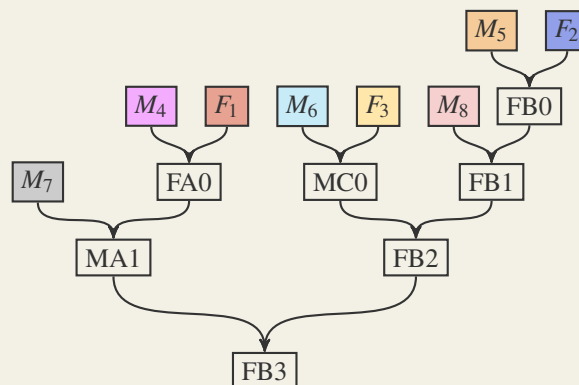
Nous pouvons vérifier sur l'arbre ascendant de FA3 qu'il n'y a toujours pas de consanguinité. Elle descend de 8 fondateurs, le seul fondateur absent de sa généalogie est M_8 .



Le génome du groupe A de troisième génération est composé comme suit :

- 25 % issus des fondateurs du groupe A (6,25 % F_1 , 6,25 % M_4 , 12,5 % M_7)
- 25 % issus des fondateurs du groupe B (12,5 % F_2 , 12,5 % M_5)
- 50 % issus des fondateurs du groupe C (12,5 % F_3 , 12,5 % M_6 , 25 % M_9)

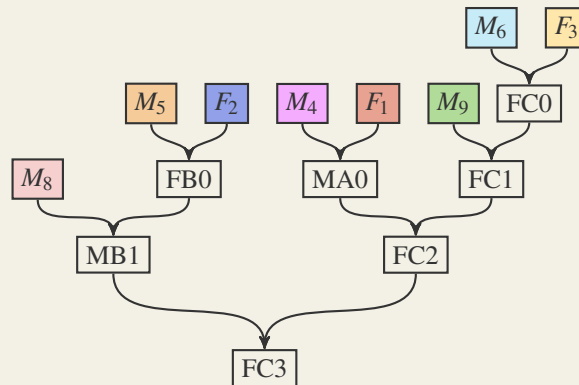
Exactement de la même manière, FB3 n'est pas consanguine. Elle descend également de 8 fondateurs, mais cette fois le fondateur absent de sa généalogie est M_9 .



Le génome du groupe B de troisième génération est composé comme suit :

- 25 % issus des fondateurs du groupe B (6,25 % F_2 , 6,25 % M_5 , 12,5 % M_8)
- 25 % issus des fondateurs du groupe C (12,5 % F_3 , 12,5 % M_6)
- 50 % issus des fondateurs du groupe A (12,5 % F_1 , 12,5 % M_4 , 25 % M_7)

Sans aucune surprise (j'espère que vous en êtes désormais convaincus), FC3 n'est pas consanguine, descend également de 8 fondateurs, et ne descend pas de M_7 .



Le génome du groupe C de troisième génération est composé comme suit :

- 25 % issus des fondateurs du groupe C (6,25 % F_3 , 6,25 % M_6 , 12,5 % M_9)
- 25 % issus des fondateurs du groupe A (12,5 % F_1 , 12,5 % M_4)
- 50 % issus des fondateurs du groupe B (12,5 % F_2 , 12,5 % M_5 , 25 % M_8)

À ce stade, il est intéressant de remarquer que la part de génome dans les trois branches n'est pas encore équilibrée. (Un peu contre-intuitivement, d'ailleurs, dans chaque groupe, la part de génome majoritaire n'est pas celle de l'étiquette du groupe, donc il faut faire attention lors du suivi). Cela peut être intéressant pour la sélection, en fonction des retours de suivi sur chaque fondateur, et des retours futurs sur cette génération, qui permettra éventuellement de décider où faire la meilleure retrempe. Si par exemple on s'est aperçu que les fondateurs du groupe B et leurs frères et sœurs ont eu un peu plus de tumeurs que dans les autres groupes, et que l'on soupçonne une vulnérabilité génétique là-dessous, on pourra abaisser leur part de génome en remplaçant MC3 par un rat extérieur entre la quatrième et la cinquième génération (voir section 3).

2.3 Génération 4 : première génération consanguine

Puisqu'on s'apprête à faire nos premières portées (légèrement) consanguines, il convient de faire un bilan d'étape précautionneux. Lorsque les femelles de génération 3 arrivent à l'âge où l'on a prévu de les faire saillir, soit 8 mois, les âges des générations précédentes se répartissent comme suit :

- Les fondateurs de première ligne, M_4 , M_5 et M_6 , auraient 53 mois s'ils étaient en vie. Il semble raisonnable de supposer qu'ils sont tous décédés. Le bilan de santé et de longévité est complet sur eux.
- Les fondatrices F_1 , F_2 , F_3 , ainsi que les fondateurs de deuxième ligne, M_7 , M_8 et M_9 , auraient 44 mois s'ils étaient en vie, autrement dit, on peut supposer qu'ils sont tous morts (s'ils ne le sont pas, c'est une très bonne nouvelle pour la lignée, quelle que soit leur évolution ultérieure !). Le bilan de santé et longévité est donc complet sur eux.
- La génération 0 a 35 mois. Il est probable que la plupart nous aient quittés. Le bilan de santé et longévité peut être considéré comme complet pour eux.
- La génération 1 a 26 mois. C'est un âge charnière, donc il convient de se pencher particulièrement sur cette génération ! Le taux de survie, l'âge moyen de décès pour ceux qui sont partis, les causes de décès, la fréquence des différents problèmes (tumeurs opérées ou non, abcès, infections respiratoires etc.) et leur âge d'apparition doivent être scrutés.
- La génération 2 a 17 mois. C'est encore jeune, mais il peut y avoir déjà quelques problèmes détectables.

- La génération 3 a 8 mois. C'est bien jeune, seuls des soucis de caractère ou de sociabilité sont éventuellement détectables à cet âge. Chaque chose en son temps !

On peut donc considérer que le recul est suffisant pour entamer un travail en consanguinité (sous réserve qu'aucune catastrophe ne soit apparue entre temps évidemment). En effet, comme on va le voir tout de suite, la consanguinité à cette étape va se faire *exclusivement sur le génome des fondateurs*, pour lesquels le recul est excellent à ce stade, à la fois par le suivi de ce qu'ils sont devenus eux-mêmes (ainsi que leurs frères et sœurs et ascendants éventuels), mais aussi par le suivi de leurs enfants et petits-enfants, assez âgés pour tirer des informations utiles, et qui nous informent « rétroactivement » sur les fondateurs.

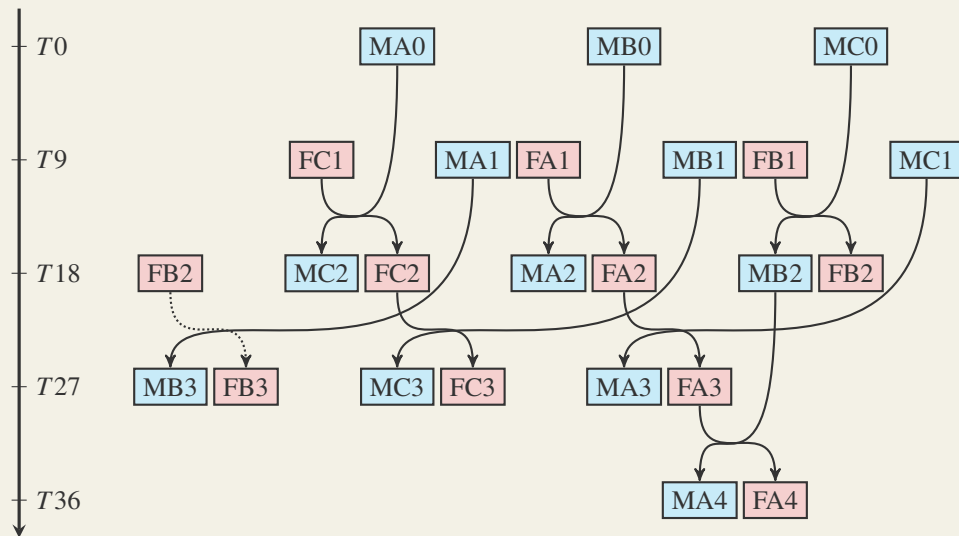
Là encore, bien sûr, il faut adapter le bilan au rythme que l'on a choisi. À titre d'exemple et seulement pour cette fois, supposons que l'on ait choisi un rythme plus précoce, avec des portées tous les 6 mois, donc des femelles saillies à 5 mois par des mâles de 11 mois (vous voyez, je suis une vraie libérale : je propose un plan qui marche aussi pour des reproductions de rats jeunes !). Dans ce cas, les âges se répartissent ainsi au fil des générations :

- Les fondateurs de première ligne, M_4 , M_5 et M_6 ont 35 mois s'ils sont en vie. Le bilan de santé et de longévité est déjà probablement assez bon sur eux.
- Les fondatrices F_1 , F_2 , F_3 , ainsi que les fondateurs de deuxième ligne, M_7 , M_8 et M_9 , ont 29 mois, pour ceux d'entre eux qui sont encore en vie. Étant donné que l'on va réaliser une portée consanguine qui va renforcer leur part de génome, c'est un poil court, mais on a déjà des indicateurs précieux : s'ils sont toujours en vie, il semble raisonnable de tenter une première portée consanguine (une portée entière qui arrive en bonne santé à 27 mois est une très bonne portée !). Si les 3/4 d'entre eux sont morts de cancers à prédisposition génétique, il peut être temps de reconsidérer sérieusement son engagement dans le projet.
- La génération 0 a 23 mois, donc approche de l'âge charnière et va apporter de l'information nouvelle, mais on peut espérer que le bilan n'est pas encore complet pour eux (sinon, c'est qu'ils sont tous morts avant deux ans, et ce n'est pas une bonne nouvelle pour nous). En gros, on a perdu une génération de recul par rapport au rythme 8/17, mais l'info commence à arriver quand même, donc on n'est pas complètement à vide non plus pour savoir ce qu'a donné notre toute première portée.
- La génération 1 a 17 mois, c'est encore assez jeune, mais quelques problèmes peuvent être apparus, sinon, tant mieux.
- La génération 2 a 11 mois et la génération 3 a 5 mois, il n'y a pas grand recul sur eux, mais ce n'est pas très grave car il n'y a aura à ce stade aucune consanguinité sur leur génome.

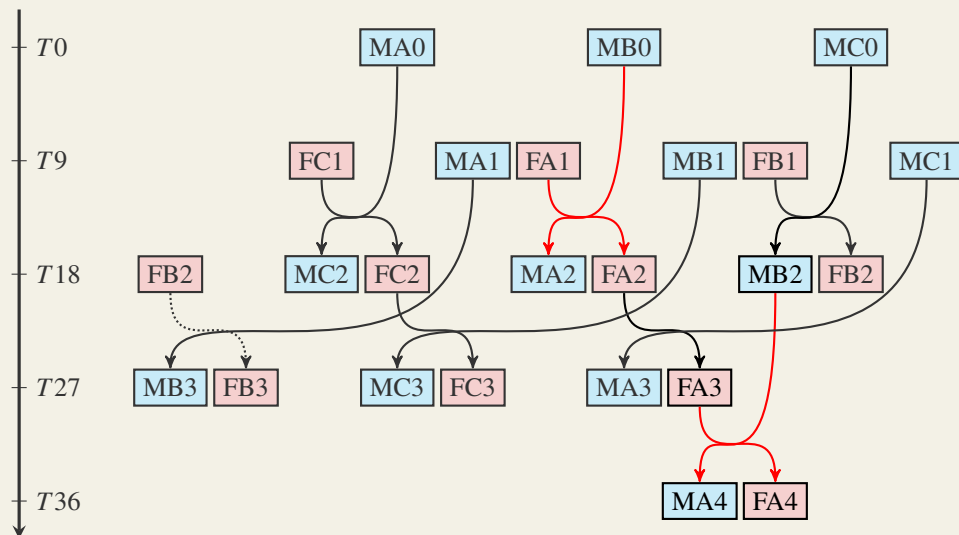
C'est un tout petit peu plus risqué, mais on est très loin de lancer une portée père x fille avec un mâle de 18 mois, il existe déjà pas mal d'informations disponibles. Il n'y a, au moins, aucun risque de lancer une consanguinité sur le gène qui donne d'affreux cancers à 12 mois ! Il faudra juste être encore plus prudent lors du prochain bilan.

2.3.1 Réalisation des portées de génération 4

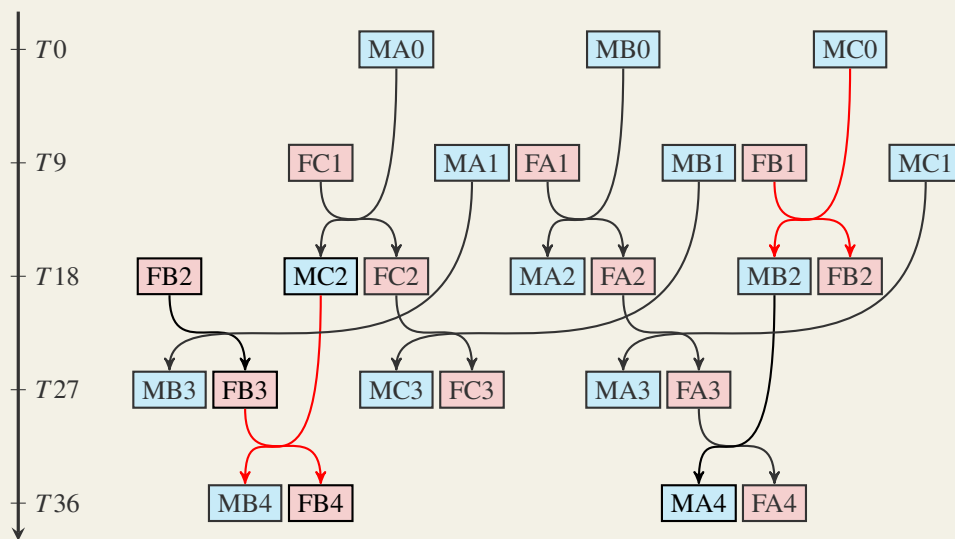
À partir de cette portée, on va se contenter de reproduire ce que l'on a fait précédemment : un coup à droite, un coup à gauche. Le passage de la génération 3 à la génération 4 est rigoureusement identique au passage de la génération 1 à la génération 2, et va dessiner le même treillis. Pour commencer, marions donc FA3 avec MB2. Pourquoi ? Et bien on n'a pas vraiment le choix : si je la marie avec MA2, je la marie avec son oncle maternel, ce qui est plus consanguin. Si je la marie avec MC2, c'est un peu moins évident, mais ce serait plus consanguin aussi. Donc go pour MB2 !



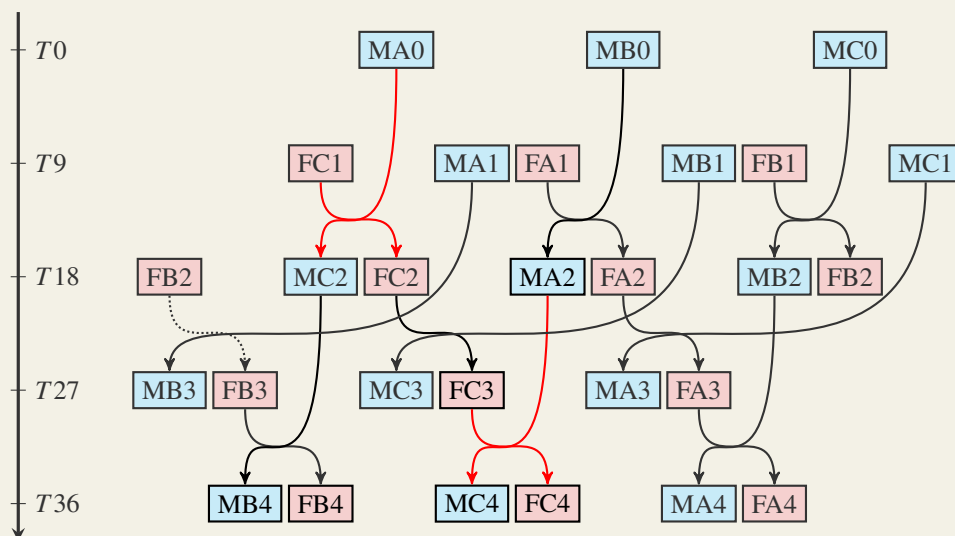
Remarquez la similarité des deux portées en rouge sur le schéma suivant. Nous sommes exactement en train de reproduire ce qui s'est passé deux étages au-dessus. Seuls les numéros de générations ont changé.



On fait de même pour le groupe B. Observez à nouveau la régularité sur les deux portées en rouge sur le schéma ci-dessous. Tout ce qui s'est passé entre la ligne de la génération 0 et la ligne de la génération 2, se reproduit à l'identique entre la ligne de la génération 2 et la ligne de la génération 4. Là encore, on a juste ajouté deux unités à chaque numéro de génération.

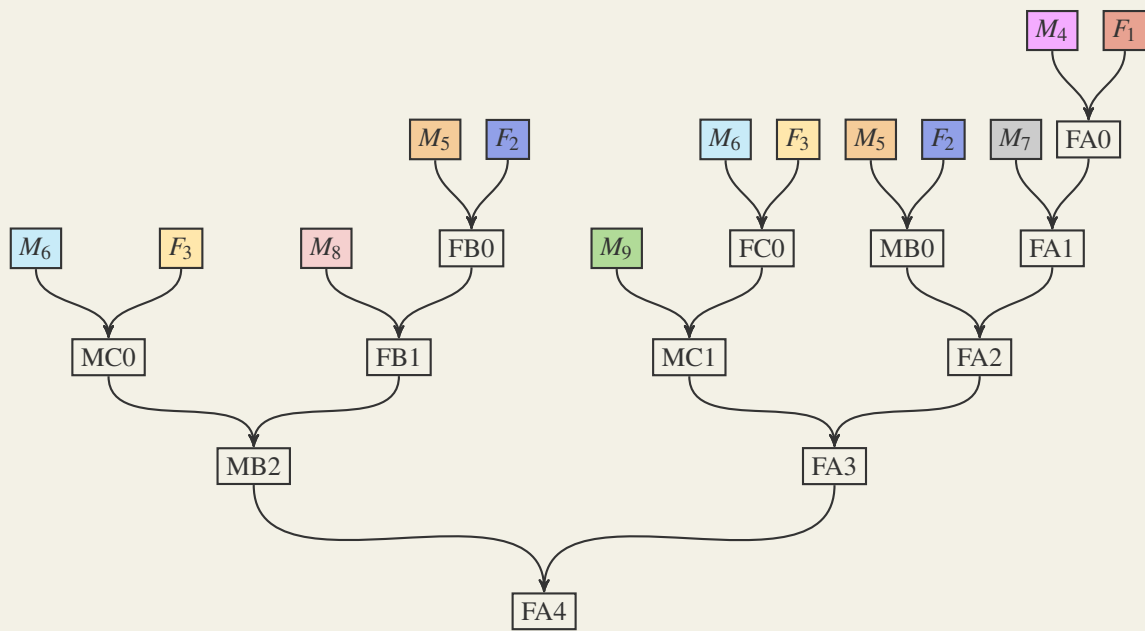


À nouveau sans surprise, la boucle est bouclée avec une troisième portée parallèle pour le groupe C.

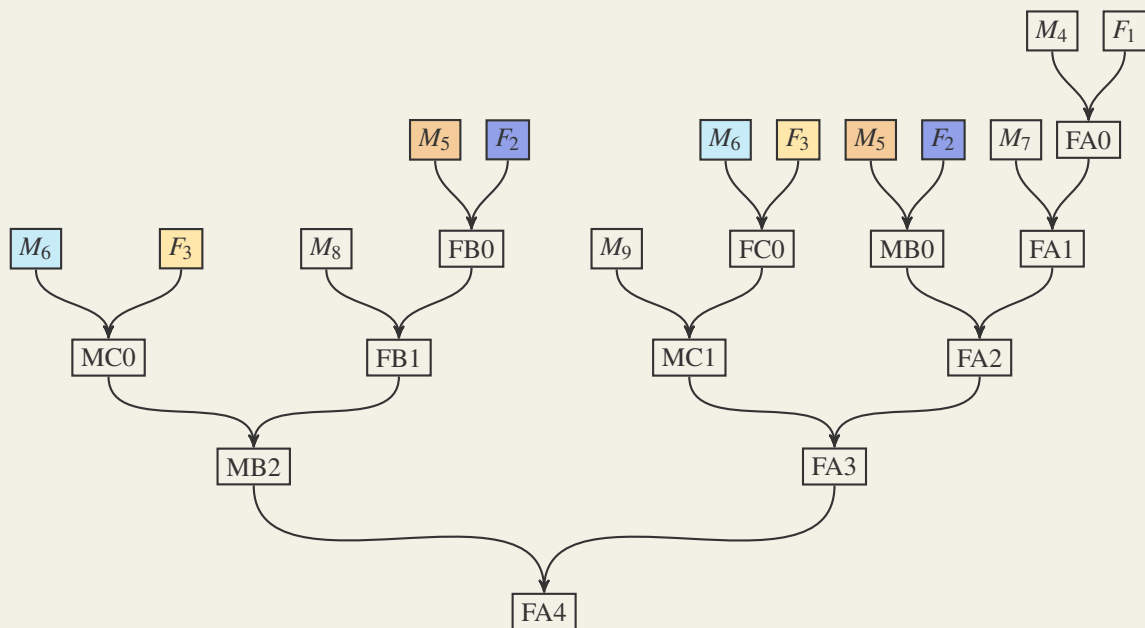


2.3.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 4

À partir du schéma de croisement précédent et en rajoutant les fondateurs, on peut à nouveau construire l'arbre ascendant de chaque branche, qui va cette fois faire apparaître les consanguinités. D'une part, on remarque en effet que les neuf fondateurs apparaissent dans la généalogie, et d'autre part, certains d'entre eux apparaissent deux fois.



Pour bien voir la consanguinité, je supprime les couleurs des fondateurs utilisés une seule fois. Il me reste quatre fondateurs, utilisés chacun deux fois : F_2 , F_3 , M_5 et M_6 .



Ici, la méthode des chemins (voir section 5) peut nous permettre de calculer le taux de consanguinité de la génération 4. Quatre chemins différents relient le père et la mère, via quatre ancêtres communs différents :

- Via F_2 : chemin $MB2 \rightarrow FB1 \rightarrow FB0 \rightarrow F_2 \rightarrow MB0 \rightarrow FA2 \rightarrow FA3$ de longueur 7
- Via M_5 : chemin $MB2 \rightarrow FB1 \rightarrow FB0 \rightarrow M_5 \rightarrow MB0 \rightarrow FA2 \rightarrow FA3$ de longueur 7
- Via F_3 : chemin $MB2 \rightarrow MC0 \rightarrow F_3 \rightarrow FC0 \rightarrow MC1 \rightarrow FA3$ de longueur 6
- Via M_6 : chemin $MB2 \rightarrow MC0 \rightarrow M_6 \rightarrow FC0 \rightarrow MC1 \rightarrow FA3$ de longueur 6

Attention, je ne présente pas ici les chemins et les longueurs de la manière la plus traditionnelle, parce que je trouve ça personnellement plus facile ; j'écris le chemin qui va du père à la mère en passant par l'ancêtre commun (donc en partant du père, en remontant l'arbre jusqu'à l'ancêtre commun, puis en descendant dans l'arbre jusqu'à la mère) et la longueur est exactement le nombre de rats différents que j'ai croisé en route, en comptant une seule fois l'ancêtre commun. C'est équivalent à la formule classique $1/2^{N+P+1}$ (voir section 5 pour le détail). Le taux de consanguinité de la génération 4 est donc :

$$\alpha(4) = \left(\frac{1}{2^7} + \frac{1}{2^7} \right) + \left(\frac{1}{2^6} + \frac{1}{2^6} \right) = \frac{1}{2^6} + \frac{1}{2^5} = \frac{1}{32} + \frac{1}{64} \approx 4,69\%$$

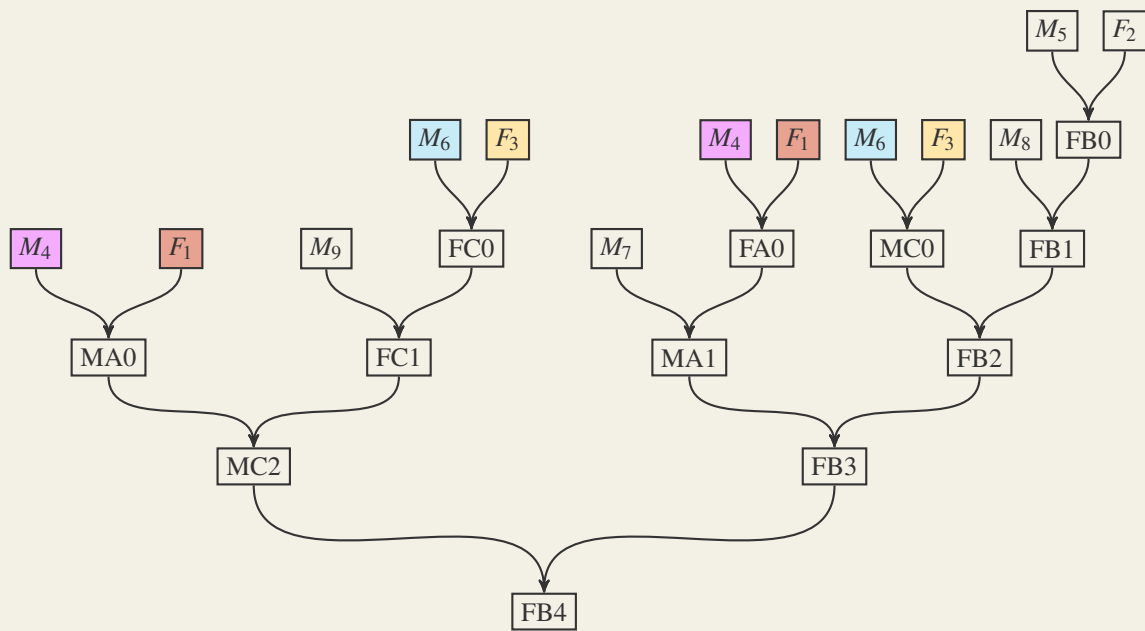
Ce taux est faible : il est compris entre le taux de consanguinité obtenu en un seul coup par un croisement entre deux cousins germains ayant donc 2 grands-parents en commun (6,25 %) et le taux obtenu en un seul coup par un croisement entre deux cousins ayant un seul grand-parent en commun (3,13 %). D'autre part, il faut remarquer que les ancêtres communs sont loin dans la généalogie, donc que l'on a un très bon recul sur eux. Enfin, la consanguinité totale est la somme de plusieurs consanguinités plus faibles sur plusieurs individus, ce qui est à mon avis moins risqué et plus intéressant que réaliser une consanguinité de même taux mais avec un seul ancêtre commun qui concentre tout.

Remarquons à nouveau que comme son nom ne l'indique pas, la consanguinité des membres du groupe A se fait ici sur le génome des groupes B et C. Donc, le suivi dans le temps de cette génération A4 va plus particulièrement nous informer sur le patrimoine des fondateurs du groupe B et du groupe C. D'ailleurs, nous pouvons le vérifier tout de suite en calculant les contributions génétiques dans cette quatrième génération du groupe A. Pour cela, j'ai deux manières de faire. Soit je prend mon arbre et j'écris à côté de chaque rat sa contribution, de bas en haut, en divisant par deux à chaque fois que je remonte d'un étage, et une fois que je suis arrivée à chaque « feuille » (rat sans parents), j'additionne les contributions des rats identiques puis des rats de même groupe. Ainsi FA3 et MB2 contribuent à 50 % ; donc MC0, FB1, MC1 et FA2 contribuent à 25 %, etc., etc. Soit je me souviens que j'ai déjà calculé les contributions dans les générations 2 et 3, et il ne me reste plus qu'à faire la moyenne des contributions génétiques dans la portée B2 et dans la portée A3. Dans les deux cas, j'obtiens pour le groupe A :

- 12,5 % issus des fondateurs du groupe A (3,13 % F_1 , 3,13 % M_4 , 6,25 % M_7)
- 37,5 % issus des fondateurs du groupe B (12,5 % F_2 , 12,5 % M_5 , 12,5 % M_8)
- 50 % issus des fondateurs du groupe C (18,8 % F_3 , 18,8 % M_6 , 12,5 % M_9)

On observe qu'il y a toujours un déséquilibre dans les contributions, car nous sommes encore en phase « d'installation » du schéma. Cette dissymétrie est, comme précédemment, très intéressante pour analyser le suivi des générations précédentes et pour planifier les retrempes.

La même chose se produit pour les groupes B et C, mais pas avec les mêmes fondateurs bien sûr. Construisons l'arbre généalogique ascendant du groupe B. Bien sûr, il ressemble beaucoup au précédent vu de loin, on a juste réalisé des « permutations circulaires » des rats, puisque le schéma est cyclique.



Comparez cet arbre avec le précédent : l'allure est la même, les ancêtres communs se situent dans des cases placées au même endroit qu'avant. Simplement, ce sont désormais F_1 , F_2 , M_4 et M_5 qui sont les ancêtres communs (et donc, la portée B4 nous renseignera davantage sur eux). Le taux de consanguinité se calcule comme précédemment en empruntant les mêmes flèches, sauf que les étiquettes ont changé. L'arbre du groupe C est à l'avenant, avec une consanguinité sur F_1 , F_3 , M_4 et M_6 , et un taux de consanguinité de 4,69 % idem, aussi, je me permets de ne pas le dessiner (mais vous pouvez essayer de le faire en exercice pour vous assurer que ça commence à rentrer !). D'ailleurs, à partir de maintenant, je vais me contenter de dessiner seulement les arbres généalogiques et calculer les taux de consanguinité du groupe A, puisque c'est la même chose pour les autres. Ouh la feignasse.

2.4 Génération 5 : deuxième génération consanguine et installation de la récurrence

Nous avons du recul, plein de rats, un taux de consanguinité faible, un schéma dont la régularité commence à apparaître, et qui nous permet de deviner quoi faire après. Bien sûr, on n'a toujours rien introduit de l'extérieur, donc la consanguinité va augmenter. Il convient donc de refaire un bilan d'étape soigneux, voire d'envisager une retrempe dès maintenant, si un des groupes de fondateurs s'avère moins bon que les autres dans le bilan.

Recensons donc les générations réalisées, leur âge et les informations disponibles. Il suffit de prendre la liste établie 9 mois plus tôt et de l'actualiser :

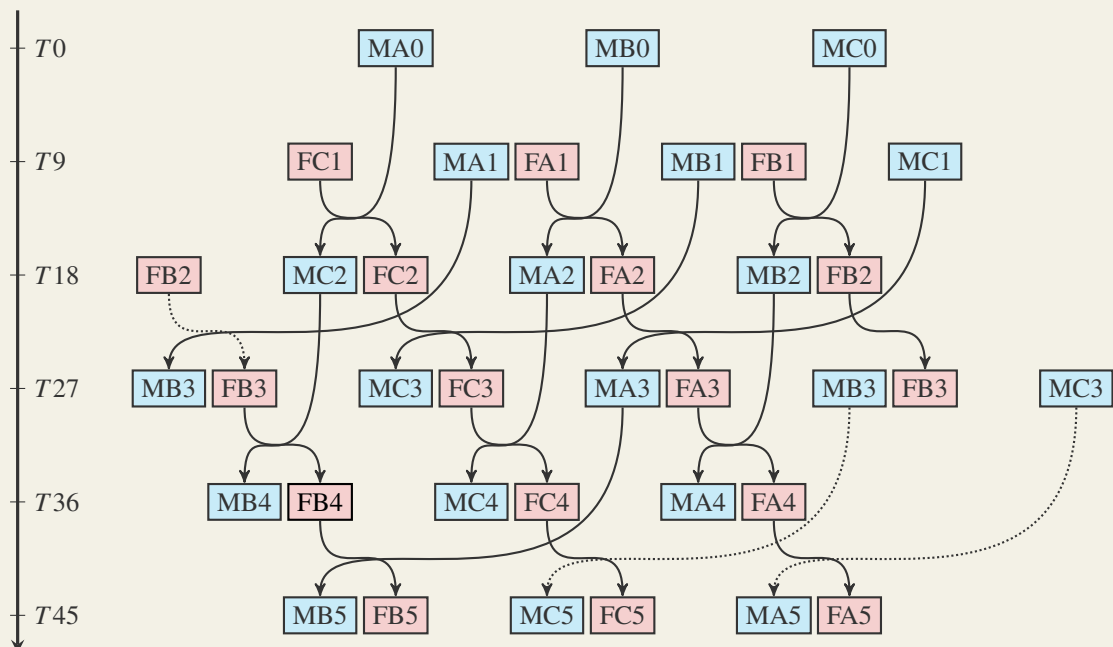
- Les fondateurs de première ligne, M_4 , M_5 et M_6 , auraient 62 mois s'ils étaient en vie, tandis que les fondatrices F_1 , F_2 , F_3 et les fondateurs de deuxième ligne, M_7 , M_8 et M_9 , auraient 53 mois. La génération 0 aurait 43 mois. Leur cas à tous est probablement réglé depuis longtemps. Ce qui tombe relativement bien, puisque tous les futurs ancêtres communs de la génération 5 (que nous nous apprêtons à réaliser) se trouvent parmi ces rats (en fait, les 9 fondateurs + les trois femelles de la génération 0).
- La génération 1 a 35 mois. Les informations de santé et de longévité sont déjà très complètes.

- La génération 2 a 26 mois. C'est la génération qui apporte le plus d'information nouvelle, de par son âge, mais aussi rétroactivement sur les fondateurs. En effet, souvenons-nous que dans cette génération, les contributions génétiques sont distribuées par paires de groupes. Aussi l'étude minutieuse du bilan de santé nous informe-t-elle sur les meilleurs mariages : la rencontre du groupe A avec le groupe B a-t-elle donné de meilleurs résultats ? À moins que ce ne soit la portée C2, qui était composée de gènes des fondateurs A et C à 50-50 ? Voilà une information très précieuse.
- La génération 3 a 17 mois et la génération 4 a 8 mois, peu d'informations à tirer à ce stade, en dehors de l'assurance que tout ne prend pas l'eau. A minima, elles nous informent sur la fertilité et la fécondité (qui sont toujours des paramètres à surveiller lorsqu'on travaille avec de la consanguinité).

Autrement dit, on peut envisager la consanguinité prévue avec une relative sérénité !

2.4.1 Réalisation des portées de cinquième génération

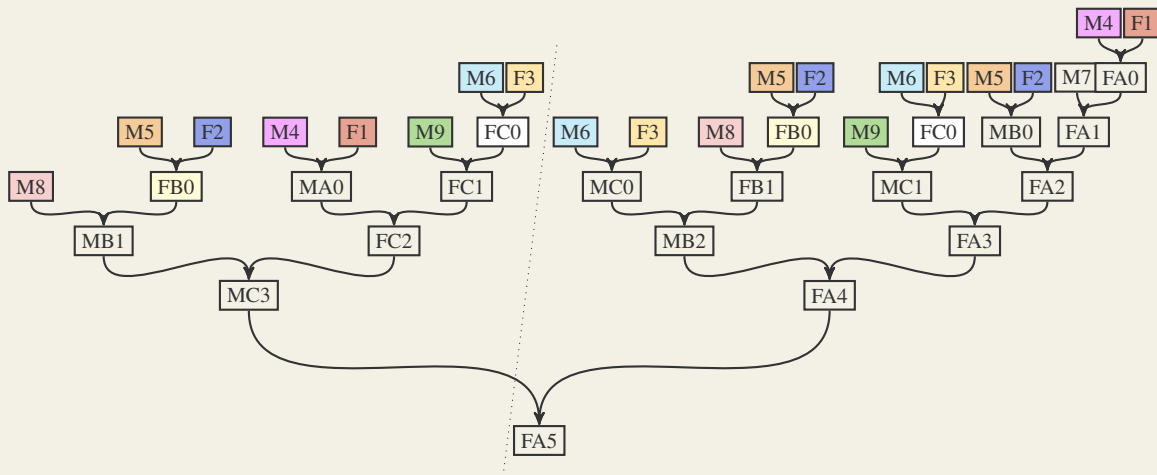
Permettez que j'accélère un peu le rythme ? Parce que bon, ça commence à être un peu toujours pareil... De même que pour la génération 4, nous avons reproduit exactement le schéma utilisé pour faire naître la génération 2, nous allons construire notre génération 5 en reproduisant les dessins du schéma de la génération 3, en avançant tous les numéros de 2 unités. Pour tout faire tenir sur la feuille, on fait passer MB3 et MC3 sur le bord droit, et zou. Je me permets de réaliser cette fois les trois portées d'un coup : FB4 avec MA3 (exactement comme deux étages plus haut, avec FB2 et MA1), FC4 avec MB3 (exactement comme FC2 avec MB1), et idem pour FA4 et MC3 (je vous le donne en mille... pareil que FA2 et MC1).



Je sais pas vous, mais moi, je commence à avoir l'impression qu'il se passe un truc !

2.4.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 5

Armons-nous de courage et dessinons l'arbre généalogique ascendant de la portée A5. Ça se remplit bien, mine de rien... Si on regarde attentivement cet arbre (oui, je sais, c'est écrit petit), on remarque un fait important : les fondateurs ne sont plus les seuls ancêtres communs ! FB0 et FC0 sont présentes deux fois, une fois à droite, une fois à gauche. Il va donc falloir les colorier, et les prendre en compte dans le calcul de la consanguinité. Pour ne pas s'emmêler trop les pinceaux, je vais tracer une ligne pointillée pour séparer la généalogie paternelle, à gauche, et la généalogie maternelle, à droite. Les seuls qui comptent pour la consanguinité sont ceux qui apparaissent des deux côtés à ce stade (car les ancêtres communs ne sont pas eux-mêmes consanguins... pour l'instant).



Et là on prend ses crayons de couleur dans une main et sa patience dans l'autre, pour énumérer les chemins, sans en oublier et sans compter deux fois, en commençant par les ancêtres communs les plus proches et en remontant. Suivez avec votre doigt sur l'arbre, ça aide. Il faut partir de la mère à droite, remonter jusqu'à rencontrer l'ancêtre commun, sauter dans l'autre moitié de l'arbre sur une autre occurrence de l'ancêtre commun, et redescendre vers le père. (Ne me demandez pas pourquoi je suis partie de la mère plutôt que du père cette fois, mon cerveau a tendance à passer de l'autre côté du miroir quand je suis fatiguée.)

Via FB0 :	chemin FA4 MB2 FB1 FB0 MB1 MC3	de longueur 6
Via FC0 :	chemin FA4 FA3 MC1 FC0 FC1 FC2 MC3	de longueur 7
Via M_8 :	chemin FA4 MB2 FB1 M_8 MB1 MC3	de longueur 6
Via M_9 :	chemin FA4 FA3 MC1 M_9 FC1 FC2 MC3	de longueur 7
Via F_1 :	chemin FA4 FA3 FA2 FA1 FA0 F_1 MA0 FC2 MC3	de longueur 9
Via F_2 :	chemin FA4 FA3 FA2 MB0 F_2 FB0 MB1 MC3 chemin FA4 MB2 FB1 FB0 F_2 FB0 MB1 MC3	de longueur 8
Via F_3 :	chemin FA4 MB2 MC0 F_3 FC0 FC1 FC2 MC3 chemin FA4 FA3 MC1 FC0 F_3 FC0 FC1 FC2 MC3	de longueur 8

Via M_4 : chemin FA4 FA3 FA2 FA1 FA0 M_4 MA0 FC2 MC3 de longueur 9

Via M_5 : chemin FA4 FA3 FA2 MB0 F_2 FB0 MB1 MC3 de longueur 8
 chemin FA4 MB2 FB1 FB0 M_5 FB0 MB1 MC3

Via M_6 : chemin FA4 MB2 MC0 M_6 FC0 FC1 FC2 MC3 de longueur 8
 chemin FA4 FA3 MC1 FC0 M_6 FC0 FC1 FC2 MC3

Certains chemins sont barrés car ils passent en fait deux fois par un ancêtre commun plus proche, et les seuls chemins à prendre en compte sont ceux que l'on peut tracer sans passer deux fois sur le même trait ; ces chemins barrés ont déjà été comptés plus tôt dans la liste. Par exemple, le chemin FA4 MB2 FB1 FB0 F_2 FB0 MB1 MC3 passe deux fois par FB0, en faisant un aller-retour entre FB0 et F_2 , donc sur ce chemin l'ancêtre commun est bien FB0 (et a déjà été compté quand nous avons calculé le chemin FA4 MB2 FB1 FB0 MB1 MC3), et non F_2 .

M_7 est bien le seul fondateur à n'apparaître qu'une fois. FA4 est consanguine, mais ça n'a pas d'impact sur FA6, puisque FA4 ne fait pas partie de la liste des ancêtres communs de FA6 (FA4 n'a aucun moyen de transmettre un même *allèle à FA6 deux fois par deux chemins différents ; donc quel que soit son taux de consanguinité, sa contribution à la consanguinité de FA6, vue comme une probabilité, sera toujours zéro). Il ne nous reste plus qu'à additionner sagement nos chemins en les regroupant suivant la génération des ancêtres communs :

$$\alpha(5) = \left(\frac{1}{26} + \frac{1}{27} + \frac{1}{26} + \frac{1}{27} \right) + \left(\frac{1}{29} + \frac{1}{28} + \frac{1}{28} + \frac{1}{29} + \frac{1}{28} + \frac{1}{28} \right) \approx \mathbf{6,64\%}$$

Il est important de remarquer que les ancêtres communs les plus proches, qui réalisent les chemins de longueur 6 et 7, sont ceux qui contribuent le plus au taux de consanguinité : à eux seuls, ils représentent un taux de consanguinité de 4,69 % (tiens tiens, ça vous rappelle quelque chose ? allez, je vous laisse deviner pourquoi !). Les ancêtres plus éloignés font le reste, non parce qu'ils apportent chacun beaucoup (F_1 toute seule n'apporte que 0,02 % de consanguinité), mais parce qu'ils sont nombreux. On a coutume de dire que l'on peut se contenter de calculer la consanguinité sur 5 générations. Ici, cela éliminerait les consanguinités apportées par F_1 et M_4 qui disparaîtraient de la liste des ancêtres communs (en disparaissant tout en haut à droite de l'arbre généalogique). Ce ne serait pas très grave à ce stade : on ferait une erreur de 0,04 %, en estimant le taux de consanguinité à 6,60 % au lieu de 6,64 %. Mais ça pourrait le devenir dans le futur, quand on va avancer dans le schéma, et que les ancêtres communs vont devenir consanguins à leur tour.

En terme de composition du génome, on peut à nouveau tout recalculer ancêtre par ancêtre, ou bien utiliser la formule de récurrence sur deux générations, et on obtient pour le groupe A :

- 18,8 % issus des fondateurs du groupe A
- 43,8 % issus des fondateurs du groupe B
- 37,5 % issus des fondateurs du groupe C

L'équilibre est tranquillement en train de se réaliser. Il est encore temps pour une retrempe ciblée, mais bientôt, l'endroit où on la fait n'aura plus beaucoup d'importance. Je ne détaille pas fondateur par fondateur, je pense qu'il est plus simple de penser par groupe de fondateurs à ce stade, car les retours de suivi concernent des portées, plus que des individus seuls. Il est toujours possible de les calculer par récurrence, en se souvenant que les contributions génétiques dans une génération donnée sont la moyenne des contributions dans la génération du père et dans celle de la mère.

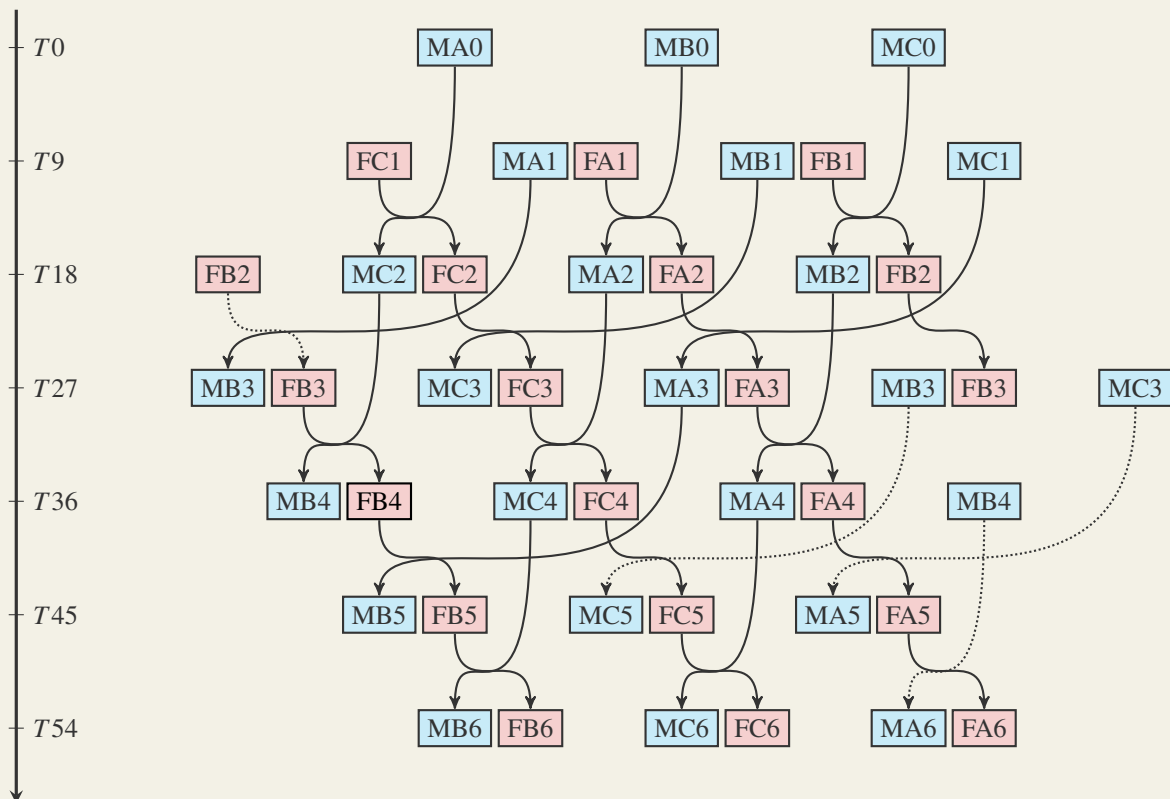
Nous voilà donc prêts à continuer.

2.5 Génération 6 : une petite dernière pour la route

Notre rouleau compresseur avance et je pense qu'il n'est plus indispensable de vous tenir la main pour faire votre bilan de santé : les âges sont tous avancés de 9 mois, les ancêtres communs sont toujours vieux ou morts, rien de nouveau sous le soleil. Ça ne veut pas dire qu'il ne faut pas faire son bilan de suivi, bien sûr qu'il faut le faire, ça veut juste dire que vous n'avez plus besoin de moi. Mine de rien, ça fait quatre ans et demi que votre première portée est née. Good job, vous êtes un pro maintenant.

2.5.1 Réalisation des portées de sixième génération

Je pense que si vous êtes arrivés jusque là, d'une part vous savez lire le schéma, sans détailler portée par portée avec des couleurs, et d'autre part, vous vous doutez déjà un peu de ce qui va se produire. Voilà notre schéma de croisement avec les trois portées de génération 6. Ce que l'on a fait pour donner naissance à la génération 2, et à la génération 4, on le reproduit à nouveau à la génération 6. Vous êtes surpris ? Il est peut-être temps de reprendre la lecture depuis le début, ou de passer directement à la vue d'ensemble un peu plus bas, pour voir si d'autres visualisations vous aident. Vous vous y attendiez ? Bravo, vous avez tout compris. Tout le reste du document sera de la décoration pour vous.



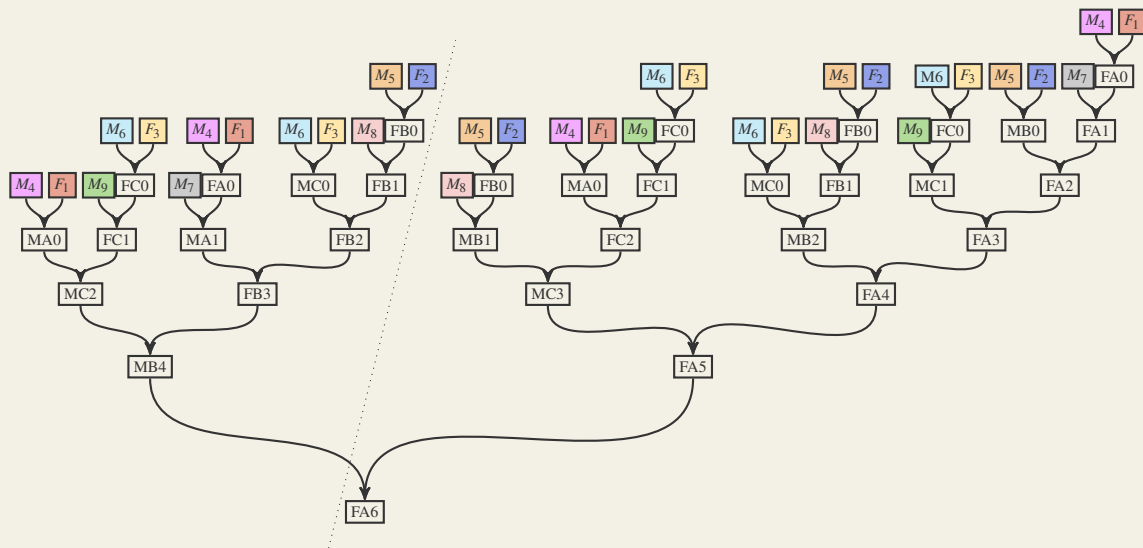
Je sais pas vous, mais moi je trouve que l'on commence à s'ennuyer, presque. Donc bon, ça sera la dernière que l'on fera ensemble. En plus, si vous êtes là sans avoir encore jamais fait de retrempe, il serait sûrement temps d'y penser. Sinon... vous savez comment continuer, n'est-ce pas ?

2.5.2 Arbres ascendants, génome et sélection dans la génération 6

Pour terminer proprement notre livre de cuisine, dessinons l'arbre généalogique ascendant de la sixième génération. Ce sera vraiment le dernier ! Vous allez voir que ça devient franchement atroce et j'espère que ça achèvera de vous convaincre de l'intérêt du schéma de croisement, même avec ses flèches qui se croisent. (Astuce : imprimez-le avec un gros zoom !) En ce qui concerne le calcul de la consanguinité, on va également voir que la méthode des chemins atteint sérieusement ses limites (elle devrait vous convaincre d'aller voir en section 5 comment calculer le taux plus efficacement), compte tenu du risque d'oublis et d'erreurs. C'est d'ailleurs là que je me suis personnellement arrêtée pour le calcul « à la main », donc tous les autres chiffres qui seront donnés ensuite sont calculés par d'autres méthodes.

Au niveau de l'arbre, il va falloir à nouveau se serrer sérieusement pour faire rentrer tout le monde, diminuer la police, tricher sur la symétrie, rapprocher des flèches, bref, c'est LA GUERRE.

Et là normalement, vous me dites : waouw, les schémas de croisement c'est 'achement plus pratique !



De nouveaux ancêtres communs font leur apparition : M_7 , FA_0 , FB_1 et FC_1 , en plus de tous les autres déjà présents. Bien sûr, pour ceux déjà présents, le nombre de chemins est en train de se démultiplier. C'est écrit petit, je n'ai plus assez de couleurs pour mes nouveaux ancêtres communs. Alors, pour la toute dernière fois, on va se faire une petite méthode des chemins sur l'arbre précédent, juste pour vous montrer que j'ai vraiment mis beaucoup d'amour dans ce travail, et qu'il va falloir très vite changer de méthode. Attention, c'est moche et il y a des pièges. On va être méthodique et prendre les ancêtres communs génération par génération, des plus proches aux plus éloignés (histoire de ne pas compter deux fois le même chemin, entre autres). Si vous voulez me faire confiance, je vous dis pas non. Si vous voulez vraiment être sûrs que je ne vous raconte pas des craques, vous pouvez vérifier avec moi.

FC1 : chemin MB4 MC2 FC1 FC2 MC3 FA5 longueur 6
 FB1 : chemin MB4 FB3 FB2 FB1 MB2 FA4 FA5 longueur 7

MA0 :	chemin MB4 MC2 MA0 FC2 MC3 FA5	longueur 6
MC0 :	chemin MB4 FB3 FB2 MC0 MB2 FA4 FA5	longueur 7
FA0 :	chemin MB4 FB3 MA1 FA0 FA1 FA2 FA3 FA4 FA5	longueur 9
FB0 :	chemin MB4 FB3 FB2 FB1 FB0 MB1 MC3 FA5 chemin MB4 FB3 FB2 FB1 FB0 FB1 MB2 FA4 FA5	longueur 8
FC0 :	chemin MB4 MC2 FC1 FC0 MC1 FA3 FA4 FA5 chemin MB4 MC2 FC1 FC0 FC1 MC3 FA5	longueur 8
M_7 :	chemin MB4 FB3 MA1 M_7 FA1 FA2 FA3 FA4 FA5	longueur 9
M_8 :	chemin MB4 FB3 FB2 FB1 M_8 MB1 MC3 FA5 chemin MB4 FB3 FB2 FB1 M_8 FB1 MB2 FA4 FA5	longueur 8
M_9 :	chemin MB4 MC2 FC1 M_9 MC1 FA3 FA4 FA5 chemin MB4 MC2 FC1 M_9 FC1 FC2 MC3 FA5	longueur 8
F_1 :	chemin MB4 MC2 MA0 F_1 FA0 FA1 FA2 FA3 FA4 FA5 chemin MB4 FB3 MA1 FA0 F_1 MA0 FC2 MC3 FA5 chemin MB4 MC2 MA0 F_1 MA0 FC2 MC3 FA5 chemin MB4 FB3 MA1 FA0 F_1 FA0 FA1 FA2 FA3 FA4 FA5	longueur 10 longueur 9
F_2 :	chemin MB4 FB3 FB2 FB1 FB0 F_2 MB0 FA2 FA3 FA4 FA5	longueur 11
F_3 :	chemin MB4 MC2 FC1 FC0 F_3 MC0 MB2 FA4 FA5 chemin MB4 FB3 FB2 MC0 F_3 FC0 FC1 FC2 MC3 MC5 chemin MB4 FB3 FB2 MC0 F_3 FC0 MC1 FA3 FA4 FA5	longueur 9 longueur 10 longueur 10
M_4 :	chemin MB4 MC2 MA0 M_4 FA0 FA1 FA2 FA3 FA4 FA5 chemin MB4 FB3 MA1 FA0 M_4 MA0 FC2 MC3 FA5 chemin MB4 MC2 MA0 M_4 MA0 FC2 MC3 FA5 chemin MB4 FB3 MA1 FA0 M_4 FA0 FA1 FA2 FA3 FA4 FA5	longueur 10 longueur 9
M_5 :	chemin MB4 FB3 FB2 FB1 FB0 M_5 MB0 FA2 FA3 FA4 FA5	longueur 11
M_6 :	chemin MB4 MC2 FC1 FC0 F_3 MC0 MB2 FA4 FA5 chemin MB4 FB3 FB2 MC0 M_6 FC0 FC1 FC2 MC3 MC5 chemin MB4 FB3 FB2 MC0 M_6 FC0 MC1 FA3 FA4 FA5	longueur 9 longueur 10 longueur 10

Alors, vous me croyez maintenant quand je vous dis qu'il vaut mieux laisser tomber la méthode des chemins ? Nous verrons en section 5 comment nous en sortir plus facilement. Il ne nous reste plus qu'à faire notre petite (hmm hmm) addition. Pour aller un poil plus vite, je compte combien j'ai de chemins de chaque longueur pour les grouper, et j'obtiens :

$$\alpha(6) = \left(2 \times \frac{1}{2^6}\right) + \left(2 \times \frac{1}{2^7}\right) + \left(4 \times \frac{1}{2^8}\right) + \left(6 \times \frac{1}{2^9}\right) + \left(6 \times \frac{1}{2^{10}}\right) + \left(2 \times \frac{1}{2^{11}}\right) \approx 8,11\%$$

D'ailleurs, je ne sais pas vous, mais moi à ce stade, ce n'est pas seulement que j'en ai marre, c'est surtout que je ne suis pas du tout sûre que je ne me suis pas trompée, donc j'ai au minimum besoin

de vérifier (d'ailleurs, la première fois, j'avais trouvé 8,05). Heureusement, la méthode tabulaire me donne aussi 8,11 %, et un logiciel spécialisé de gestion de pedigree me donne 8,1 % (il arrondit, le bougre). Ouf !

Outre ce calcul, somme toute pas passionnant en soi, on peut remarquer plusieurs choses intéressantes. Les ancêtres communs les plus proches sont toujours à 3 générations de distance à la génération en cours d'un côté, 4 générations de l'autre côté. Ils vont « avancer » au fur et à mesure que l'on avancera dans les générations, tandis que la structure générale des ancêtres communs va se translater de même au cours du temps. Une remarque déjà faite mais plus flagrante ici : si l'on a coutume de dire que seules les 5 premières générations doivent être prises en compte pour la consanguinité (car au-delà, elle deviendrait négligeable), ici on ne peut pas vraiment se le permettre à long-terme. Il y a beaucoup d'ancêtres communs donc l'accumulation de chemins, même si chacun contribue très peu au taux de consanguinité, finit par faire une somme non négligeable, et ce sera d'autant plus vrai quand les ancêtres communs seront eux-mêmes consanguins (ça arrive forcément au bout d'un moment). Donc on ferait une erreur d'approximation qui s'accumulerait de génération en génération, et l'erreur pourrait devenir importante. D'où l'intérêt de la méthode tabulaire pour ne pas devenir complètement fou avec ses arbres généalogiques !

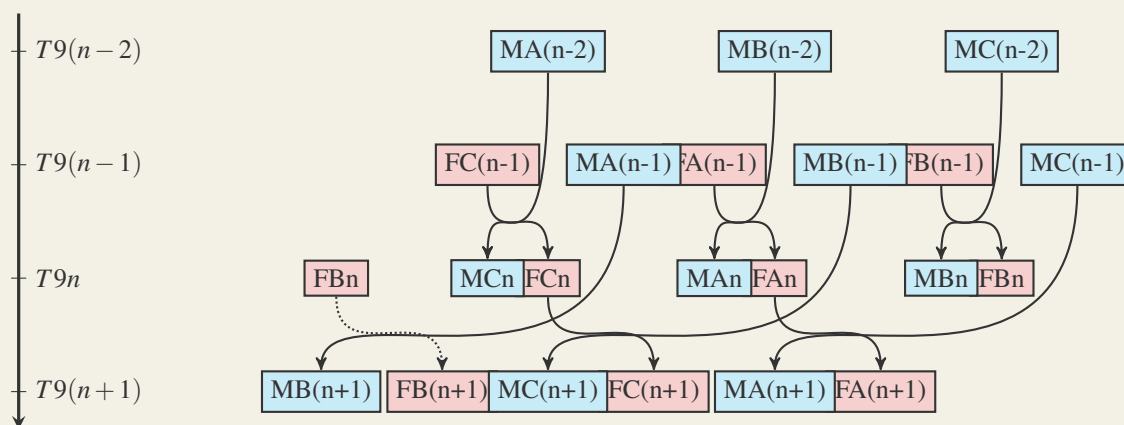
Le génome des individus de 6ème génération du groupe A se compose comme suit : 34,4 % issus des fondateurs du groupe A, 28,1 % issus des fondateurs du groupe B, 37,5 % issus des fondateurs du groupe C. L'équilibre est en train de s'installer. Pour les groupes B et C, le taux de consanguinité est le même, et les contributions génétiques les mêmes à une permutation circulaire près. On en reparlera. Il est temps de faire un petit bilan complet !

2.6 Vue d'ensemble

Après cette construction pas-à-pas, nous pouvons regarder en arrière sous différents angles ce que nous avons construit et voir comment nous avons rempli nos objectifs.

2.6.1 Quelques visualisations génériques supplémentaires

On l'a vu, pour savoir quoi faire à une génération donnée, il suffit de savoir ce que l'on a fait deux générations plus tôt, et de le reproduire. Donc finalement, pour résumer entièrement le schéma, il suffit d'en représenter deux étages (ici en démarrant d'une génération paire) :



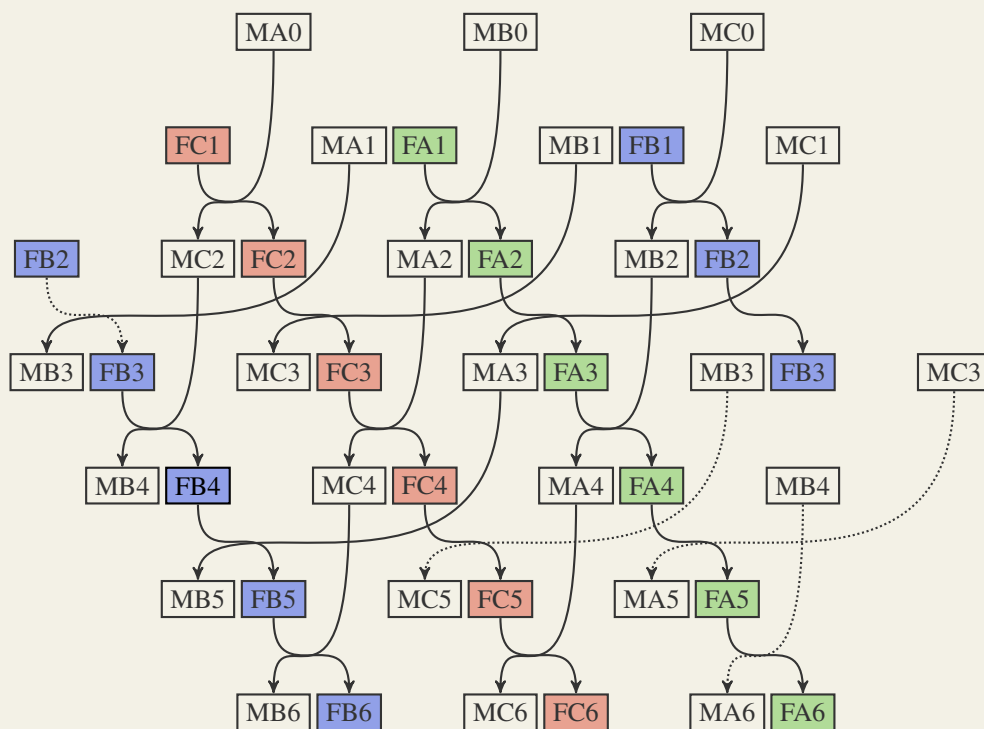
Cela correspond exactement à une représentation graphique des équations récurrentes présentées en tout début de section :

$$\text{Pour toute génération } n \text{ impaire } M(\mathbf{m} + \mathbf{1}, n - 1) \times F(m, n) \rightarrow (M(m, n + 1), F(m, n + 1))$$

$$\text{Pour toute génération } n \text{ paire } M(\mathbf{m} - \mathbf{1}, n - 1) \times F(m, n) \rightarrow (M(m, n + 1), F(m, n + 1))$$

J'espère qu'à ce stade de votre lecture, elles vous apparaissent beaucoup plus claires ! Mais si ce n'est pas le cas, nous allons reparcourir le schéma avec différentes couleurs pour essayer de mettre tout ça encore plus en évidence. En effet dans les schémas de croisement, certaines régularités ne sautent peut-être pas aux yeux si l'on ne sait pas quoi regarder, et le lien avec les équations n'est peut-être pas très clair si l'on n'est pas familier de ce type de notation.

Prenons le schéma à 6 générations (et en imaginant sa prolongation si besoin), et recolorions le tout en utilisant une couleur pour marquer les relations de mère en fille. La groupe A sera en vert, le groupe B en bleu et le groupe C en rouge. On voit bien que l'affixe se conserve et que nous avons trois branches matriarcales. La mère d'une rate donnée est toujours une rate de même groupe (même lettre affixe) et d'une génération avant : $F(m, n)$ est la mère de $F(m, n + 1)$.



Regardons ce qui se passe dans nos équations, en nous concentrant sur les femelles :

$$\text{Pour toute génération } n \text{ impaire } M(m + 1, n - 1) \times \mathbf{F}(\mathbf{m}, \mathbf{n}) \rightarrow (M(m, n + 1), \mathbf{F}(\mathbf{m}, \mathbf{n} + \mathbf{1}))$$

$$\text{Pour toute génération } n \text{ paire } M(m - 1, n - 1) \times \mathbf{F}(\mathbf{m}, \mathbf{n}) \rightarrow (M(m, n + 1), \mathbf{F}(\mathbf{m}, \mathbf{n} + \mathbf{1}))$$

On voit sur les femelles, mises en caractère gras, que le groupe m ne change pas de mère en fille, quelle que soit la génération. Pour aider encore un peu, nous allons aussi les écrire en remplaçant m

par la valeur de chaque groupe, en n'oubliant pas que $A+1=B$, $B+1=C$, $C+1=A$, et dans l'autre sens pour les soustractions $A-1=C$, $B-1=A$, $C-1=B$. Nous reprenons les mêmes couleurs que sur le schéma de croisement ci-dessus, vert pour le groupe A, bleu pour le groupe B, rouge pour le groupe C :

Pour toute génération n impaire $M(B,n-1) \times F(A,n) \rightarrow (M(A,n+1), F(A,n+1))$

Pour toute génération n paire $M(C,n-1) \times F(A,n) \rightarrow (M(A,n+1), F(A,n+1))$

Pour toute génération n impaire $M(C,n-1) \times F(B,n) \rightarrow (M(B,n+1), F(B,n+1))$

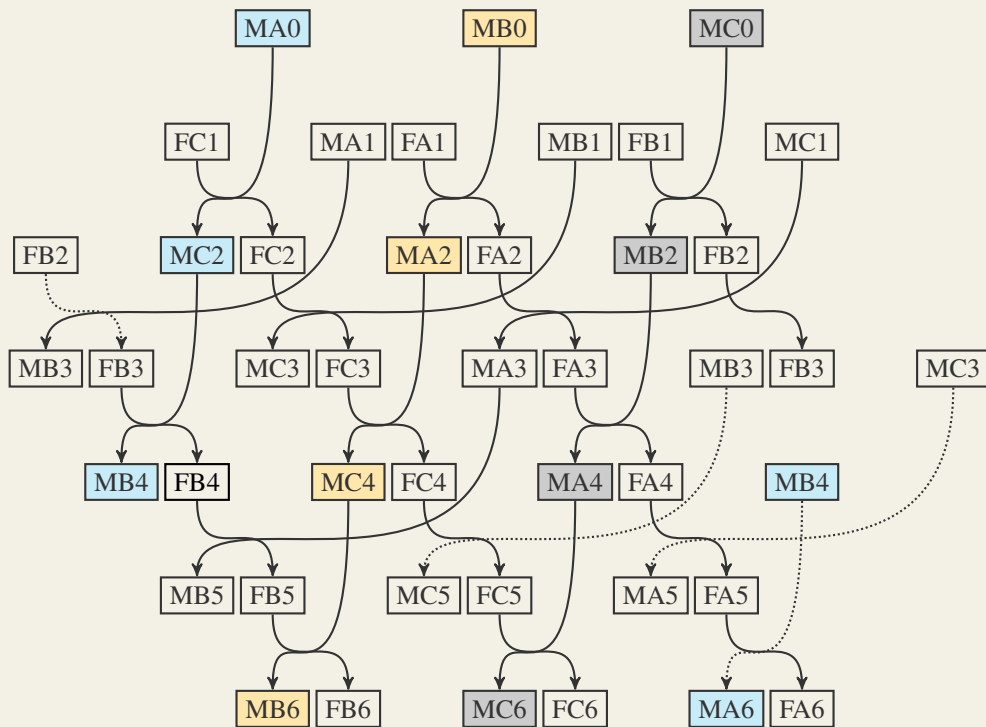
Pour toute génération n paire $M(A,n-1) \times F(B,n) \rightarrow (M(B,n+1), F(B,n+1))$

Pour toute génération n impaire $M(A,n-1) \times F(C,n) \rightarrow (M(C,n+1), F(C,n+1))$

Pour toute génération n paire $M(B,n-1) \times F(C,n) \rightarrow (M(C,n+1), F(C,n+1))$

Pour décrire une ligne matriarcale, il nous suffit d'une seule équation, on ne change jamais de groupe. Vous voyez ?

Maintenant pour les mâles, on a vu que la circulation est un peu différente, puisque les mâles changent de groupe, et en changeant d'une manière différente suivant les générations. J'utilise donc des couleurs différentes pour repérer les lignes patriarcales (lignes allant des pères aux fils) : turquoise pour la ligne partant de MA0, orangé pour la ligne partant de MB0 et gris pour la ligne partant de MC0. Pour les générations paires on observe la circulation des mâles de groupe en groupe dans l'ordre A B C A B C A B C... et $M(m+1, n-1)$ est bien le père de $M(m, n+1)$:



En équation sur les trois groupes, en prenant bien la ligne correspondant aux générations impaires (la génération est celle des femelles qui rencontrent les mâles, donc à mâle de génération paire, femelle de génération impaire !), voici comment cela se traduit, en colorant chaque mâle avec la couleur de son groupe (groupe A en vert, groupe B en bleu, groupe C en rouge) :

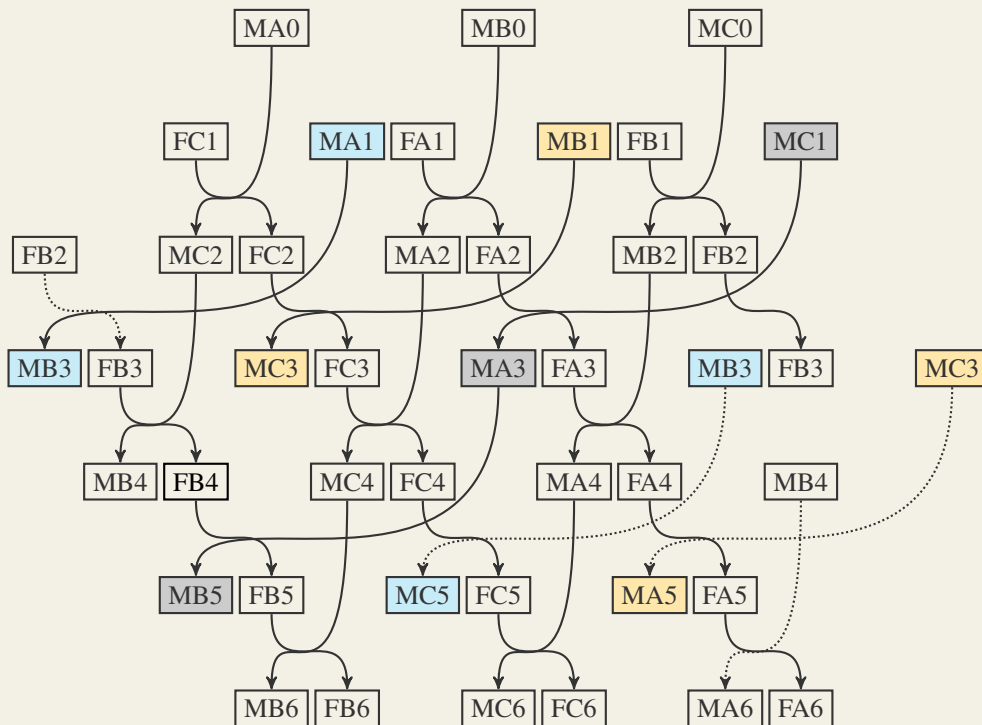
Pour toute génération n impaire $M(B,n-1) \times F(A,n) \rightarrow (M(A,n+1), F(A,n+1))$

Pour toute génération n impaire $M(C,n-1) \times F(B,n) \rightarrow (M(B,n+1), F(B,n+1))$

Pour toute génération n impaire $M(A,n-1) \times F(C,n) \rightarrow (M(C,n+1), F(C,n+1))$

On circule bien du père au fils (de gauche à droite sur chaque équation) dans l'ordre B vers A, C vers B, A vers C, comme sur le dessin si l'on suit les diagonales. en turquoise, orangé et gris. Pour décrire une ligne patriarcale, on a besoin de toutes les équations, puisqu'on change à chaque fois de groupe.

Et toujours de père en fils mais pour les générations impaires, on observe la circulation des mâles dans l'ordre A C B A C B⁸... et donc $M(m-1, n-1)$ est bien le père de $M(m, n+1)$. Je vous passe les équations et je vous laisse vérifier !



8. Seule la ligne grise dessine « vraiment » une diagonale, mais les autres existent aussi, elles sont masquées par la représentation plane. En fait, ce sont des hélices ; on le verrait si l'on pouvait dessiner notre schéma sur un vrai cylindre.

2.6.2 Composition du génome et consanguinité

Maintenant que nous avons bien le visuel dans l'œil, passons à un petit bilan chiffré. Nous avons calculé à chaque génération, « à la main » sur les arbres généalogiques, les contributions génétiques des différents groupes de fondateurs dans chaque portée, qui se répartissent comme suit :

	0	1	2	3	4	5	6
Fondateurs A	100 %	100 %	50 %	25 %	12,5 %	18,8 %	34,4 %
Fondateurs B	0 %	0 %	50 %	25 %	37,5 %	43,8 %	28,1 %
Fondateurs C	0 %	0 %	0 %	50 %	50 %	37,5 %	37,5 %

Dans le groupe B :

	0	1	2	3	4	5	6
Fondateurs A	0 %	0 %	0 %	50 %	50 %	37,5 %	37,5 %
Fondateurs B	100 %	100 %	50 %	25 %	12,5 %	18,8 %	34,4 %
Fondateurs C	0 %	0 %	50 %	25 %	37,5 %	43,8 %	28,1 %

Dans le groupe C :

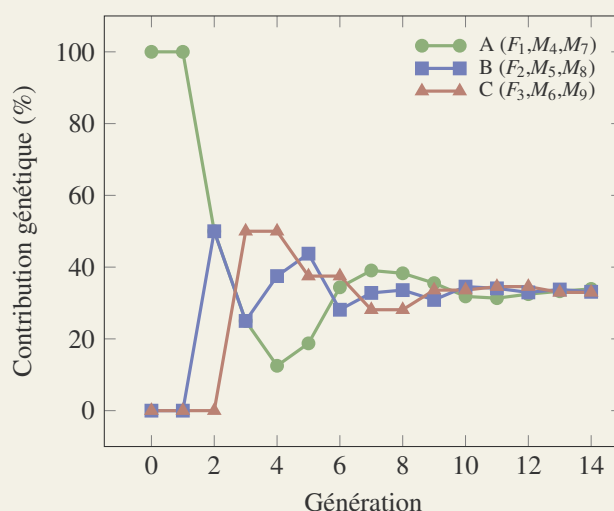
	0	1	2	3	4	5	6
Fondateurs A	0 %	0 %	50 %	25 %	37,5 %	43,8 %	28,1 %
Fondateurs B	0 %	0 %	0 %	50 %	50 %	37,5 %	37,5 %
Fondateurs C	100 %	100 %	50 %	25 %	12,5 %	18,8 %	34,4 %

À ce stade, je ne sais pas vous, mais moi j'en ai marre des arbres et des calculs à la main qui sont finalement toujours les mêmes ! En effet pour calculer la contribution génétique dans une génération donnée, il suffit de connaître les contributions dans le groupe de la mère (une génération avant dans le même groupe) et du père (deux générations avant, dans le groupe d'avant ou d'après suivant que la génération est paire ou impaire). C'est ce que l'on appelle en mathématiques une « formule de récurrence ». Ces formules se programment très facilement dans votre langage informatique préféré. J'ai donc écrit un petit programme Matlab, qui fait exactement 15 lignes (pas la mer à boire !) pour calculer tout ça à ma place. Je vous donne juste les générations suivantes pour le groupe A. Juste histoire de dire que oui, c'est facile à calculer avec un ordinateur, et non je n'ai pas tout fait à la main (j'espère que vous me croyez), je vous donne aussi la 25^e génération avec 2 chiffres après la virgule. Je vous aurais bien donné la 100^e pour vraiment frimer, mais comme ça fait 33,3333 % pour chaque, vous auriez pu me dire que j'avais deviné au lieu de calculer. Je vous donne juste le groupe A, les autres s'en déduisent facilement, comme au-dessus.

	7	8	9	10	11	12	13	14	...	25
A	39,1 %	38,3 %	35,5 %	31,8 %	31,3 %	32,5 %	33,3 %	33,9 %	...	33,32 %
B	32,8 %	33,6 %	30,9 %	34,6 %	34,1 %	33,9 %	33,8 %	33,1 %	...	33,34 %
C	28,1 %	28,1 %	33,6 %	33,6 %	34,6 %	34,6 %	32,9 %	32,9 %	...	33,34 %

Ça commence à faire pas mal de chiffres, donc on préfère visualiser tout ça sur un graphique. La génération est sur l'axe des x, le pourcentage de contribution génétique sur l'axe des y, et nous avons trois courbes, une de chaque couleur pour chaque groupe de fondateurs.

Contribution génétique des groupes de fondateurs au génome du groupe A



On observe qu'après une phase d'oscillations, les contributions génétiques se stabilisent progressivement autour d'un tiers chacun (33,3 %), ce qui était attendu puisqu'on est resté parfaitement régulier et périodique. À la génération 6, les contributions sont déjà toutes comprises entre 28 et 38 % et restent ensuite dans cette limite. À la génération 9, on est entre 30 et 35 %, et à la génération 14 tout est entre 32 et 34 %. Ainsi, après un nombre suffisant de générations, les rats qui naissent sont une sorte de synthèse stable et homogène du génome de tous les fondateurs. Si on ajoute le taux de consanguinité dans les mêmes générations (cf. ci-dessous), on peut réellement commencer à parler de lignée stable.

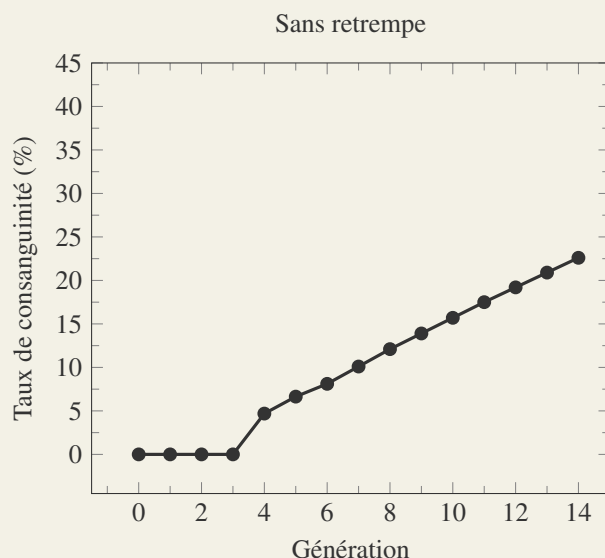
Rappelons également les taux de consanguinité que nous avons pu calculer par la méthode des chemins (voir arbres ascendants génération par génération dans les pages précédentes) :

Génération	0	1	2	3	4	5	6
Taux de consanguinité	0 %	0 %	0 %	0 %	4,69 %	6,64 %	8,11 %

Au-delà, seule la méthode tabulaire (et de préférence l'emploi d'un outil informatique) permet de calculer le taux de manière fiable : celle des chemins devient horriblement compliquée et on a d'énormes risques de se gourer en route. Voici les résultats des générations suivantes, en chiffres et en graphique. Voir section 5 pour le détail des calculs et des résultats à plus long terme.

Génération	7	8	9	10	11	12	13	14
Taux de consanguinité	10,1 %	12,1 %	13,9 %	15,7 %	17,5 %	19,2 %	20,9 %	22,6 %

Notez qu'à la génération 14, soit en une dizaine d'années de travail (et oui !), on atteint un taux légèrement inférieur à 23 %, donc en-dessous du taux atteint en *un seul croisement* père x fille (25 %), tout en restant entièrement en circuit fermé, sans croisement entre parents très proches ; sachant que la consanguinité est composite, répartie sur plusieurs ancêtres communs différents, donc avec une meilleure diversité que si ce taux était atteint avec un unique ancêtre commun.



On verra dans le chapitre 5 jusqu'où l'on peut pousser le schéma. Sans retrempe, tout va grimper, avec un risque de soucis augmenté, et à terme on entre dans une démarche de construction de souche, mais avec beaucoup trop peu d'individus pour que ça ait des chances de tenir la route. Ce n'est pas mon objectif du tout et je ne recommande vraiment pas de tourner trop longtemps en circuit complètement fermé : une retrempe toutes les 3 à 5 générations me semble un bon ratio pour garder une stabilité et une homogénéité sans plonger droit dans la dépression consanguine. À vous de voir suivant vos limites personnelles et les résultats que vous obtenez.

2.7 Sélection d'un gène d'aspect

Je n'ai pas du tout parlé de ce sujet jusqu'à maintenant parce que je ne pense pas que ce soit le plus important, tout en reconnaissant que ça puisse être une motivation tout-à-fait légitime, mais il faut noter que ce schéma peut-être extrêmement intéressant et efficace pour entretenir une lignée d'un certain type, par exemple d'une certaine couleur, surtout si les reproducteurs potentiels dans une période donnée sont en petit nombre. Il suffit d'avoir suffisamment de fondateurs portant ou exprimant le gène récessif qui nous intéresse, et intégrer ce critère dans la sélection des reproducteurs dans chaque fratrie. **Attention !** Tant que l'on est en circuit fermé, tout gène perdu ne réapparaîtra plus jamais, sauf à le réintroduire par une retrempe. Si par exemple les trois reproductrices et les trois reproducteurs d'un étage sont tous de base noire, il n'y aura plus jamais d'agoutis dans votre lignée ! Idem si vous collez des beiges et des topazes partout, vous perdez l'allèle dominant R du gène RED, vous n'aurez plus que des petits aux yeux rouges. Si c'est ce que vous voulez, ma foi, ça vous regarde, mais soyez prévenus. Chaque étage est un « goulet d'étranglement » pour les générations futures. Tout gène dominant sorti du pool n'y reviendra pas tout seul.

Aussi est-il essentiel de ne pas sélectionner systématiquement des reproducteurs exprimant la couleur que vous voulez travailler, pour maintenir un peu de diversité. Sachant en plus que la sélection des homozygotes pour la couleur en question (ou les oreilles, ou le poil, ou le marquage peu importe) augmente le taux de consanguinité par rapport au taux théorique uniquement dû au hasard. Et puis, ça va finir par vous lasser !

Pour sélectionner un gène d'aspect avec le schéma cyclique en maintenant tout de même un peu de variété, on peut imaginer beaucoup de stratégies possibles, en voici quelques unes :

- Sélectionner ses reproducteurs de manière à avoir systématiquement une portée porteur x homozygote⁹ (par exemple, si je veux travailler le RED, faire uniquement des portées topaze x noir porteur RED et des portées beige x agouti porteur RED).
- Se permettre des portées homozygotes (topaze x beige par exemple) uniquement si une retrempe est prévue immédiatement après la portée.
- Inversement, pourquoi ne pas faire une portée 100 % porteurs (topaze x noir non porteur RED), si l'on est sûrs qu'au coup d'après, le gène ressortira (il y a de bonnes chances, grâce au circuit fermé).

Il suffit d'imprimer le plan, de prendre son crayon, et d'écrire le génotype des rats pour le gène qui nous intéresse, pour voir comment le faire circuler sans le perdre ni le mettre partout. Ou de voir venir et d'aviser à chaque portée, car c'est un paramètre très facile à contrôler.

Mais bon, si c'est vraiment votre souhait d'avoir une lignée 100 % quelque chose, rien de plus simple : sélectionner des homozygotes comme reproducteur dès que vous pouvez. Au bout d'un moment, vous n'aurez plus que ça. Après, ça peut aussi être un moyen de fixer un des caractères si l'on veut en travailler plusieurs (assurer la base mink pour travailler le dove, par exemple).

Une autre option, si l'on n'est pas spécialement attaché à un gène d'aspect en particulier et que l'on veut juste avoir un peu de diversité et de couleurs récessives quelles qu'elles soient, peut être de prendre la base de fondateurs la plus large possible, avec un peu de tout niveau gènes d'aspect portés et exprimés, et attendre les surprises. C'est consanguin, donc il y a des chances d'en avoir. On peut maximiser ses chances en répartissant astucieusement les fondateurs dans les groupes au départ.

Je pense également que l'utilisation du « truc du crossing-over » pour tracer les porteurs peut être très intéressant en sélection. Par exemple, avoir des siamois et des PED dans son pool initial et calculer ses mariages pour pouvoir faire des retrempes sans perte du gène qui nous intéresse. Si vous ne voyez absolument pas de quoi je veux parler, c'est pas grave, si ça vous dit quelque chose, venez donc en discuter avec moi !

Bien sûr, si l'on veut travailler un gène pour lequel on dispose de nombreuses familles, qui ne soient pas apparentées de manière proche, on peut se dire qu'il est inutile de s'embêter avec ça, mais appliquer le plan tel quel peut au moins rapporter une optimalité du recul sur les premières générations. Si l'on n'a plus que quelques familles avec le gène qui nous intéresse, je pense que le plan est vraiment idéal pour les pérenniser et en exploiter le maximum du potentiel, avant qu'elles aient été mariées en outcrossing et que l'on n'en ait plus qu'une.

Si on veut sélectionner un nouveau type, pour lequel il n'y a que quelques reproducteurs tous apparentés (à la limite de l'extrême, un seul, le premier à exprimer une mutation nouvelle), c'est une histoire encore différente. Il va falloir penser son initialisation et garder un œil constant sur le taux de consanguinité, qui va être élevé dès le début. Là encore, je pense que le plan peut être une stratégie intéressante pour mettre ce nouveau gène à flot de manière optimale sans se ruer sur une longue série de croisements parents-enfants et frères-sœurs. Une idée possible, si par exemple le nouveau gène est exprimé par un unique mâle, est de l'accoupler avec trois femelles les plus solides possibles et non apparentées entre elles pour créer trois portées de porteurs (autrement dit, M_4 , M_5

9. Il s'agit, en réalité, d'adopter une stratégie de sélection « forçant » les fréquences alléliques à rester aux mêmes valeurs de génération en génération : 1/4 pour l'allèle dominant et 3/4 pour l'allèle récessif, puisqu'à toutes les générations, on fait coexister une moitié de rats de *génotype Rr avec une moitié de rats de génotype rr. On évite ainsi de faire disparaître l'allèle dominant R, ce qui risquerait de se produire par effet de dérive génétique si l'on n'intervient pas. Évidemment, on ne pourra le faire que sur un, peut-être deux ou trois gènes que l'on sait « voir » et contrôler. Pas de miracle, dans une si petite population, il y aura une dérive génétique sur les autres gènes. Tout ce que l'on peut espérer, c'est que la sélection concomitante permettra de faire plutôt disparaître des mauvais gènes que des bons...

et M_6 deviennent un seul et même individu). Quatre ou cinq groupes seraient évidemment mieux ! Sachant que pour la maîtrise de la consanguinité, il semblerait alors raisonnable de faire une retrempe à chaque fois que c'est possible sans perdre trace du gène, donc à *chaque fois que l'on obtient un homozygote*. Il faut bien écrire et penser toutes les étapes. La sélection d'un nouveau type est un travail risqué et ardu, mieux vaut savoir dans quoi on se lance. Si vous ne comprenez pas facilement 100 % de ce document, ce n'est peut-être pas pour vous. Si vous souhaitez travailler un type nouveau ou très rare et que mon travail vous intéresse, contactez-moi, nous pouvons regarder ça ensemble et ça m'intéresserait beaucoup d'y réfléchir avec vous !

2.8 Mission accomplie ?

Nous avons construit notre plan, calculé quelques bricoles en route, mais avons-nous rempli nos objectifs ? Reprenons-les un par un :

1. Un programme de reproduction logistiquement abordable : nous réalisons 3 portées par génération, tous les 9 mois, et nous gardons deux petits par portée, un mâle et une femelle. On ne peut cependant pas le convertir en « une portée tous les 3 mois » puisque les portées doivent être synchronisées. Logistiquement, cela complique un peu les choses, il faut avoir le temps et le matériel pour mener trois portées de front (mais, en comptant 3 mois pour la saillie, la gestation et le sevrage, cela veut dire que l'on a ensuite 6 mois pour s'en remettre avant de recommencer). En revanche, si l'on s'associe avec deux autres personnes, chacune réalisant une portée parmi les trois prévues, cela fait pour chaque partenaire une portée tous les 9 mois, ce qui est l'activité typique d'une raterie amateur ayant des femelles et ne travaillant qu'une seule famille sur le mode matriarcal (je garde une fille de ma rate, je la fais reproduire et je garde une fille, etc.). En nombre de rats, cela fait 6 adoptions par génération. Si on table sur une espérance de vie de 24 mois (c'est déjà au-dessus de la moyenne actuelle, même si l'on espère tous faire mieux), cela veut dire environ 18 rats chez soi. Bien sûr, on aime bien aussi adopter à l'extérieur et pas seulement sur son projet de repro, mais 18 ce n'est pas si éloigné de l'effectif d'une raterie typique. Là encore, le travail en association limite ce nombre ; un réseau d'adoptants fiables et associés au projet, susceptibles de prêter leurs mâles pour saillie, aide également. Par conséquent, je pense que le plan proposé est tout-à-fait abordable logistiquement en pratique amateur, soit par une personne motivée, soit par un petit consortium de deux ou trois personnes associées dans un projet commun.

2. Un programme respectant les spécificités du rat et les normes de la reproduction amateur : Avec le timing choisi, nous reproduisons toutes nos femelles à 8 mois et nos mâles à 17 mois, ce qui respecte plutôt bien les fourchettes actuellement recommandées sur la plupart des sites internet consacrés à la reproduction du rat. D'aucuns trouveront cela un peu tardif, mais on a vu que ce timing pouvait s'adapter à d'autres fourchettes : femelles à 6 mois et mâles à 13 mois par exemple. Les femelles ne font qu'une seule portée dans toute leur vie. Deux petits par portée sont reproduits, ce qui est dans les normes fréquentes de limitation des reproducteurs (souvent trop restrictives à mon avis) ; cela dit rien n'interdit d'en reproduire quelques autres à l'extérieur. Et avec trois portées par génération en circuit fermé, on ne peut ni nous accuser d'inonder la population, ni d'accaparer tous les bons reproducteurs ! Je considère donc que le contrat est rempli.

3. Un programme qui permet la sélection : C'est peut-être le point qui sautera le moins aux yeux, sans doute parce que la notion même de sélection reste un sujet mal compris voire un terrain glissant dans le monde amateur. Je vois tout de même plusieurs arguments à l'appui de ce point. D'abord, nous choisissons deux reproducteurs dans chaque fratrie, qui a priori comporte plus de rats, ce qui représente une sélection. La phase d'outcrossing et l'acquisition de recul avant de démarrer

la consanguinité est également, au moins, un garde-fou sélectif (au pire, parce que l'on aura décidé d'arrêter). Les portées consanguines renforcent toujours le génome de rats sur lesquels nous avons un bon recul (parce qu'ils sont vraisemblablement décédés quand la portée dont ils sont l'ancêtre commun est lancée). Le circuit fermé nous permet de ne pas faire entrer d'inconnues dans notre pool génétique, ce qui donne d'autant plus de valeur aux informations que nous intégrons dans le temps. L'augmentation très progressive de la consanguinité nous laisse une chance, et le temps, d'observer les effets d'allèles délétères et de sélectionner ceux qui n'en sont pas porteurs. Le fait même que la lignée soit consanguine, et de petite taille, implique la disparition de certains allèles (dérive génétique), donc une sélection (on espère faire en sorte d'éliminer les mauvais et de conserver les bons). Même si tout n'est pas génétique et que beaucoup de choses sont plus compliquées que ça, c'est toujours un début, et plutôt mieux qu'un élevage en familles non consanguines. De surcroît, le schéma permet de sélectionner très facilement sur des critères esthétiques dont la correspondance génotype-phénotype est bien connue. Enfin, nous verrons très bientôt (j'anticipe un peu) que le plan permet également des retrempe ciblées qui permettent d'intégrer l'information acquise au cours du suivi et de pratiquer une sélection supplémentaire. Tout considéré, il me semble que l'on n'est pas trop mauvais là-dessus, sans non plus attendre de miracles, il y a beaucoup de choses que l'on ne peut pas maîtriser de toute manière.

4. Un programme en circuit fermé ou quasi-fermé : Pas d'ergotage ici, nous avons tout fait avec nos fondateurs, et nous ne sommes pas allés chercher de reproducteur externe. Évidemment, j'ai précautionneusement éludé le fait que quelque chose pouvait mal se passer, comme une portée qui ne fonctionne pas, ou une portée unisexe. Nous traiterons de cela dans la prochaine section. Au moins en théorie et sur le papier, nous sommes bien en circuit fermé.

5. Un programme à consanguinité minimale : Même si je ne l'ai pas formellement démontré, on a déjà une intuition du fait qu'il aurait sans doute été difficile de faire moins consanguin que ce que nous avons fait, à partir du même nombre de rats. L'ennui ici c'est que si je voulais parler rigoureusement de minimum, il faudrait que je définisse aussi, proprement, un critère mathématique global, et pas seulement dépendant de la génération. En tout état de cause, on peut noter que le taux de consanguinité est resté assez faible (en le comparant, en tous cas, avec des taux typiques de portées consanguines « en une fois »). Minimal ne veut pas forcément dire petit, il veut juste dire que l'on n'aurait pas pu faire moins : nos taux de consanguinité ne sont pas négligeables. C'est inévitable en circuit fermé, et potentiellement souhaitable en sélection, donc il n'y a pas de raison de s'affoler. Un autre point que l'on peut trouver particulièrement satisfaisant à mon avis, c'est qu'il s'agit d'une consanguinité composite (beaucoup d'ancêtres communs, contribuant chacun assez peu au taux global), et augmentant progressivement et lentement (de l'ordre de 2 % par génération au moins pour les générations que nous avons regardées). Le fait que les contributions génétiques des différents fondateurs s'équilibrent me porte à penser que le schéma préserve d'une manière intéressante la diversité disponible au départ. Tout cela nous donne donc pas mal de raisons d'être contents de notre schéma sur le critère de consanguinité.

6. Un programme durable dans le temps : Du point de vue du mécanisme de construction du schéma « sur le papier », le contrat est rempli puisque nous avons une règle prédisant le prochain mariage à n'importe quelle génération. Évidemment, cela ne nous dit pas si cela va marcher et combien de temps, et plus le temps passe plus on risque d'avoir un pépin. Cela ne nous dit pas non plus jusqu'où le taux de consanguinité va grimper, et à partir de quand on va avoir des problèmes à cause de ça. Mais si l'on le limite juste aux 6 générations effectivement écrites noir sur blanc, sans projeter au-delà, cela nous amène déjà à plus de quatre ans de travail. Et nos quelques calculs de vue d'ensemble nous ont déjà soufflé qu'à la quatorzième génération, nous restions toujours en-dessous de la consanguinité frère-sœur. 14 générations, sans même compter les portées des fondateurs, cela nous

amène tout de même à environ 10 ans de travail d'élevage, ce qui est déjà largement au-delà de la durée de vie moyenne d'une raterie sur internet. C'est quand même un bon début.

Je vois au moins un petit avantage bonus en plus de tout ça : l'affect. Car si tout ça peut sembler bien froid, rationnel et calculé, je suis comme tout le monde : j'ai envie de faire reproduire mes rats pour garder un petit bout d'eux à travers leur descendance. En outcrossing, ce petit bout va se réduire, se réduire jusqu'à ce qu'il n'en reste potentiellement plus rien. Ici, si l'on laisse le plan avancer sur ses rails, une fois l'équilibre installé, tous les rats qui naissent ont environ 11 % de génome venant de chaque fondateur. Ils sont une sorte de synthèse parfaite et durable de mes chouchous fondateurs du début, qui « ne s'éteindront jamais complètement », si l'on veut. Et si je me suis bien débrouillée en sélection, en plus, ce que j'ai gardé, c'est le meilleur de chacun d'eux. Oui, c'est guimauve et sentimental, mais personnellement, l'idée me plaît bien.

Alors, sommes-nous contents ? Je sais pas vous, mais moi oui, assez. On pourrait presque s'arrêter là, tiens.

2.9 Conclusion

Je pense que nous avons cette fois bien fait le tour du plan de base. « De base ? ! » Bien sûr, parce que tout ne se passe jamais comme prévu, et parce que l'on ne peut pas l'appliquer éternellement, il faut être capable de l'adapter, l'ajuster, le modifier pour mieux coller à vos objectifs et vos contraintes. C'est ce que nous allons voir dans le prochain chapitre.

3 Modifications et retrempes

Même si le schéma, mathématiquement parlant, peut tourner aussi longtemps que l'on veut sans que l'on n'ait à se poser de questions sur ce qu'il faut faire à l'étape suivante, il y a de grandes chances que tout ne se passe pas comme prévu, et/ou que l'on ait besoin de l'adapter pour de multiples raisons : une portée qui se passe mal, des contraintes personnelles, de mauvaises nouvelles sur un fondateur... sans compter la nécessité absolue de ne pas rester trop longtemps ou tout le temps en circuit fermé, pour éviter que le taux de consanguinité n'atteigne des valeurs trop élevées. Cette section décrit différentes possibilités pour aménager et modifier le schéma de base sans tout casser ou tout arrêter.

3.1 Ajustement du timing

En fait, si l'on arrive à visualiser le schéma comme un tricot, une résille élastique, on comprend rapidement que certains décalages temporels sont possibles (comme si l'on étirait le tricot dans une direction ou l'autre) mais qu'ils ont des conséquences sur tout le tricot. Regardons un peu ce qu'il est facile et moins facile de faire.

On a déjà vu que l'on pouvait choisir un autre rythme de portées que celui proposé ici : par exemple, une portée tous les 7 mois (donc des femelles saillies à 6 mois par des mâles de 13 mois).

Mais en réalité, la seule chose qui importe est que toutes les portées d'une même génération soient suffisamment synchrones. D'un étage à l'autre, il est tout-à-fait possible de changer de rythme. Par exemple, reproduire toutes les femelles de la génération 1 à 8 mois et toutes celles de la génération 2 à 6 mois. Ça va juste « dilater » ou « contracter » le schéma verticalement. C'est à vous de décider quand vous voulez lancer la prochaine génération. La structure et les calculs (de contributions génétiques et de consanguinité) ne sont pas modifiés.

Il est possible de modifier bien davantage le schéma pour obtenir un timing plus conforme à d'autres habitudes de reproduction, par exemple des femelles plus jeunes *mais* des mâles plus vieux. Par exemple, pour reproduire les femelles vers 6 mois et les mâles vers 18 mois, on peut aussi imaginer « remonter » les mâles d'une génération de plus, et faire des portées entre femelles de génération n et mâles de génération $n - 2$ (au lieu de $n - 1$). Une première idée est de remplacer directement dans les équations du schéma précédent :

$$\begin{aligned} \text{Pour toute génération } n \text{ impaire} \quad & M(m+1, \mathbf{n-2}) \times F(m, n) \rightarrow (M(m, n+1), F(m, n+1)) \\ \text{Pour toute génération } n \text{ paire} \quad & M(m-1, \mathbf{n-2}) \times F(m, n) \rightarrow (M(m, n+1), F(m, n+1)) \end{aligned}$$

Si vous avez également lu l'annexe, ou la version 1 de « l'oncle pirate », vous allez peut-être pressentir que cette modification n'est pas forcément la meilleure, car se décaler d'une génération, c'est aussi se décaler d'un groupe, et on se retrouve peut-être à faire plus consanguin que l'on ne voudrait. Cela

vaudrait le coup d'essayer directement :

$$\text{Pour toute génération } n \quad M(m+1, \mathbf{n-2}) \times F(m, n) \rightarrow (M(m, n+1), F(m, n+1))$$

Il « suffit » de prendre les équations, dessiner les schémas et arbres correspondants, et recalculer les consanguinités. Attention, cela modifie la structure profonde du treillis, donc tous les calculs de consanguinité, qui seront à refaire ! De plus, avec une cellule élémentaire sur trois étages au lieu de deux, il va vous falloir trois fondateurs mâles supplémentaires pour initialiser le schéma. Si c'est vraiment cette pyramide des âges qui vous intéresse le plus mais que vous n'arrivez pas à vous en sortir seul pour réadapter le plan, écrivez-moi, je vous donnerai un coup de main !

3.2 Plans de secours

Plus embêtant : quelque chose ne se passe pas comme prévu. Ça arrivera, forcément. Au rayon du pas trop grave, il y a la portée unisexe : que des mâles, ou que des femelles. Au rayon du plus emmerdant, il y a la portée qui ne marche pas du tout : saillie qui ne prend pas, dépassement de terme, petit coincé... Pour ces cas-là, il y a principalement deux options :

1. Aller chercher une sœur de la mère pressentie et un frère du père pressenti, et faire un mariage bis. On reste dans le schéma, on a juste changé d'individu dans les mêmes fratries. Attention, le timing étant un peu serré, il faut être réactif. Un décalage d'un mois sera rattrapable au coup d'après en resserrant un peu, mais si vous avez choisi un timing lent, les sœurs de la mère sont peut-être déjà âgées.
2. Faire une retrempe, en remplaçant un (ou les deux) descendant(s) que vous espériez de cette portée qui n'a pas marché comme prévu, par des rats extérieurs (ou éventuellement, des rats apparentés, qui seraient issus de reproductions « dérivées » chez vos adoptants). Pour les méthodes de retrempe préservant la pérennité du schéma, et leurs conséquences, voir le paragraphe suivant.

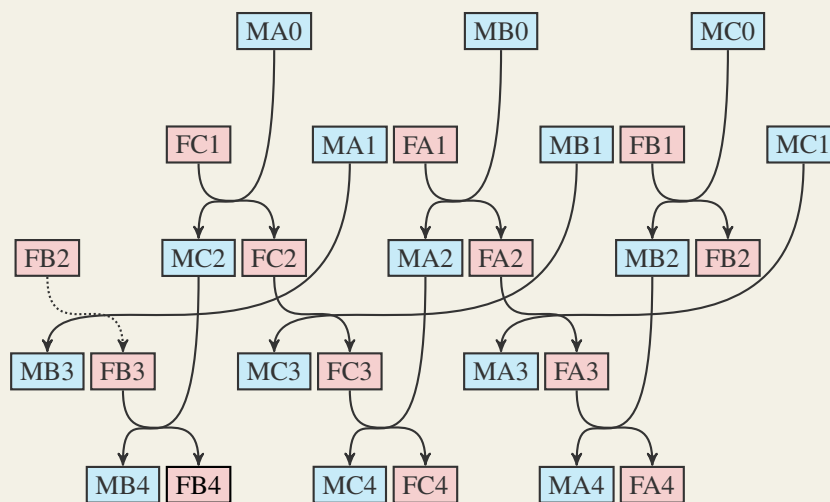
Il faut avouer que c'est une faiblesse du plan : comme tout tricot, si l'on tire une maille, on risque d'avoir rapidement de gros problèmes avec tout le pull. Mieux vaut être préparé et anticiper un peu.

3.3 Retrempes

Il existe de multiples motivations pour faire une retrempe : dans les premières générations (lorsque les contributions génétiques des différents groupes ne sont pas équilibrées), diminuer la part de génome du groupe le plus faible en remplaçant un ou des reproducteurs ayant beaucoup de ces gènes par des reproducteurs externes¹⁰ ; dans les générations suivantes, faire tomber un peu le taux de consanguinité quand il arrive à des valeurs que nous ne jugeons plus acceptables ; n'importe quand, pour récupérer le coup après une portée qui s'est mal passée ; n'importe quand aussi, pour profiter d'un excellent reproducteur externe que nous avons à disposition.

Ce qui est bien, c'est que quelle que soit la situation, on va grosso modo faire la même chose. Pour la suite, prenons un exemple concret (sachant que d'autres exemples se traiteraient en suivant les mêmes principes). Imaginons que je viens de réaliser mes portées de 4^{ème} génération. Si tout allait parfaitement, je serais dans la situation suivante :

10. Voire, pourquoi pas, jouer aux vases communicants des reproducteurs issus des autres groupes plus solides, mais nous n'aborderons pas ça dans le document, car on arrive à un niveau avancé et à des cas particuliers.



Maintenant, quatre scénarios :

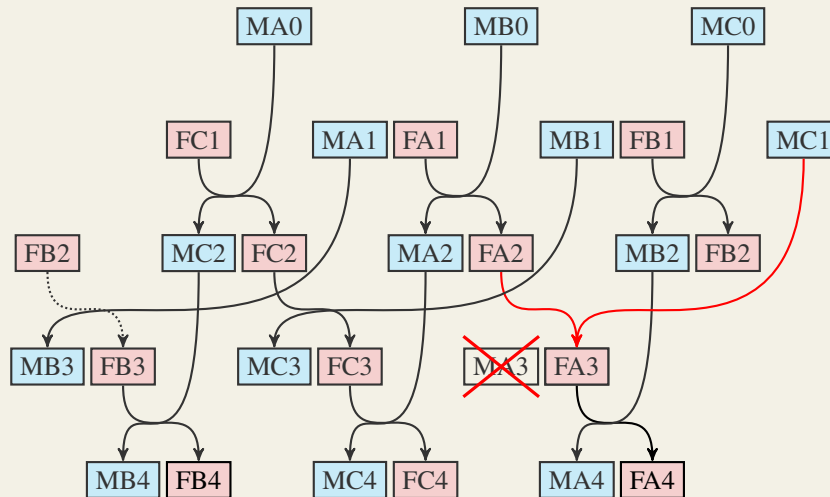
1. Je me suis rendue compte lors de mon bilan d'étape que les fondateurs du groupe C étaient un peu moins solides que les autres (par exemple, j'ai quelques mauvaises nouvelles sur la portée C1, tandis que la portée A2 qui mélangeait seulement le génome des fondateurs A et B m'a donné de très bons résultats). J'aimerais diminuer la part du génome de C dans mes prochaines générations. Mes reproducteurs qui ont la plus grande proportion de génome C, à ce stade, sont MA3 chez les mâles et FA4 chez les femelles (47,5 % de génome C). Pour l'exemple, imaginons que je choisisse de remplacer MA3.
2. Je trouve que 4,69 % c'est déjà pas mal comme consanguinité, et j'aimerais la diminuer un peu dès maintenant. Je peux remplacer qui je veux dans ce cas, mais imaginons pour l'exemple que je choisisse de remplacer MA3 (voire, FA3 et MA3).
3. J'ai eu un souci sur la portée MC1 x FA2 : il n'y a eu que des femelles ! MA3 n'existe pas, il faut que je lui trouve un remplaçant ! (Variante pour la retrempe double : la portée a carrément raté, et je n'ai pas pu faire de portée bis avec un frère de MC1 et une sœur de FA2, donc il me manque carrément toute la portée A3.)
4. Je viens de mettre la main sur un excellent reproducteur d'une super lignée et je voudrais en profiter. Voire, je voudrais introduire un nouveau caractère physique absent de ma lignée (exemple : toute ma lignée est pour l'instant à poils lisses, et j'aimerais faire rentrer la variété rex). Là encore pour l'exemple, je choisis de le faire rentrer à la place de MA3. (Je peux le mettre où je veux bien sûr, je choisis cet endroit-là pour ne faire qu'un seul schéma pour tout).

Dans tous les cas, nous allons pouvoir très simplement faire deux choses : une retrempe simple, en remplaçant un reproducteur prévu par un autre rat, ou une retrempe que j'appelle « double », et qui consiste à remplacer à la fois le frère et la sœur d'une même portée (ou le père et la mère d'une portée de la génération précédente : c'est pareil). D'autres options seraient évidemment possibles, mais là, je laisserai faire votre imagination !

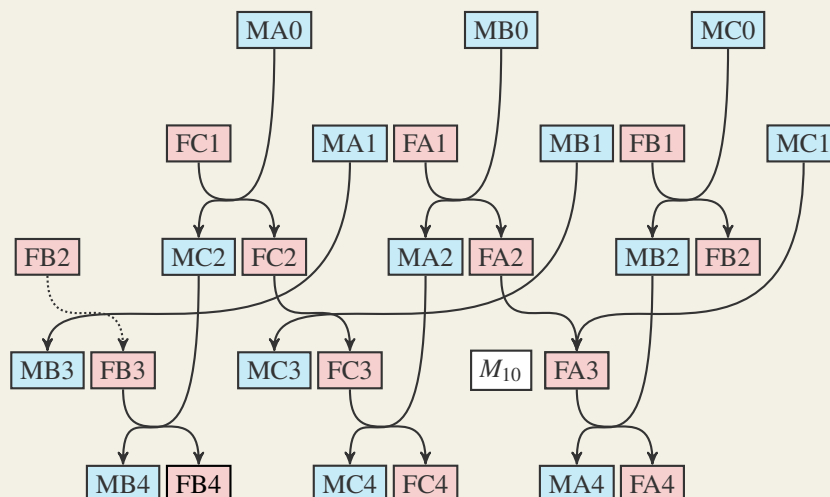
3.3.1 Retrempe simple et conséquence sur la consanguinité

La retrempe simple est bête comme chou : elle consiste juste à remplacer un reproducteur prévu par un reproducteur externe. Dans mon exemple (dans tous les cas de la même manière, même si

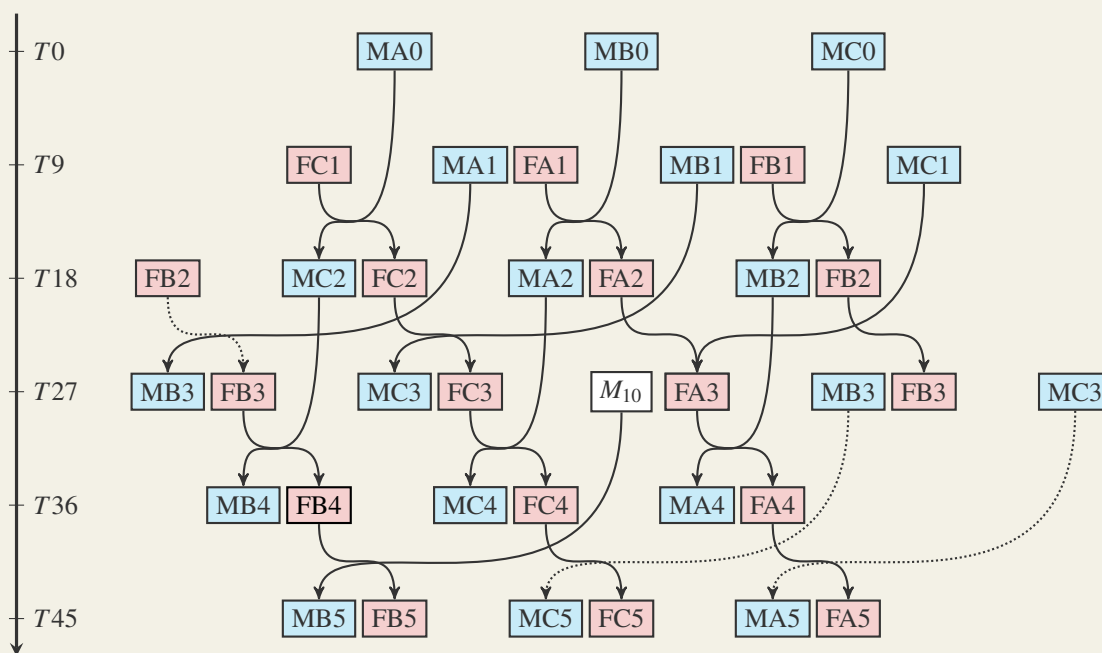
c'est pour des raisons différentes), je ne peux ou ne veux pas compter sur MA3. Je le supprime du schéma, et je modifie les flèches pour signaler que la portée MC1 x FA2 ne donne plus naissance qu'à une femelle reproductrice, FA3.



Il ne nous reste plus qu'à intercaler notre nouveau reproducteur tout frais à la place laissée vacante par MA3. Pour éviter les confusions, je ne vais pas l'appeler MA3 à nouveau, mais M_{10} , puisqu'il n'appartient à aucun groupe. Je suppose pour simplifier qu'il n'est ni consanguin, ni apparenté à aucun de mes neuf premiers fondateurs.



Si l'on observe attentivement les deux derniers étages, ils dessinent exactement le même motif que dans le plan initial. J'ai juste remplacé un rat, mais tout est en place pour faire mes portées comme prévu, en suivant les mêmes flèches. Allons-y :

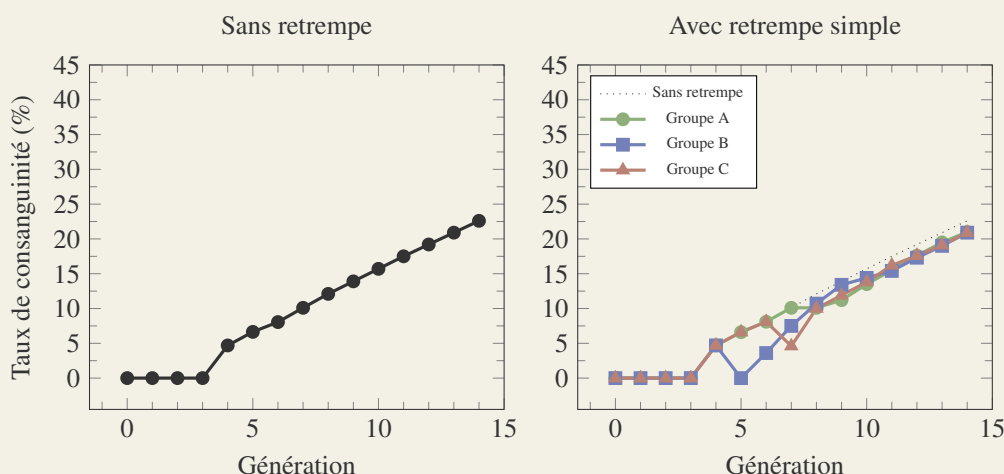


Et on n'y voit que du feu ! Nous sommes parfaitement retombés sur nos pattes, et prêts à continuer les générations suivantes. Bien sûr, ce petit accroc dans le tricot introduit un petit déséquilibre dans le groupe et une dissymétrie dans les contributions génétiques et le taux de consanguinité (c'était le but). Donc il faut recalculer, en n'oubliant pas que cette fois on ne peut pas se contenter de calculer pour un seul groupe et de recopier pour les autres, puisqu'ils ne sont plus strictement identiques. Au départ, l'impact de la retrempe est local, mais va faire progressivement tache d'huile en vertu du circuit fermé.

Observons dans un tableau l'évolution du taux de consanguinité des différents groupes en fonction de la génération. Sur la première ligne, je rappelle le taux sans retrempe. Je commence à la troisième génération (avant, c'est zéro partout, on n'a touché à rien). J'ai noté en gras les taux les plus remarquables, ceux qui sont les plus perturbés par la retrempe, pour mettre en valeur les effets.

Génération	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Sans retrempe	0	4,7	6,6	8,1	10,1	12,1	13,9	15,7	17,5	19,2	20,9	22,6
Groupe A	0	4,7	6,6	8,1	10,1	10,1	11,2	13,5	15,5	17,6	19,5	21,0
Groupe B	0	4,7	0,0	3,6	7,5	10,7	13,4	14,4	15,4	17,3	19,0	20,9
Groupe C	0	4,7	6,6	8,1	4,6	10,0	11,9	13,8	16,2	17,6	19,1	20,9

Et comme on voit toujours mieux sur un graphique, je place tout ça en image. À gauche, le taux de consanguinité sans retrempe, que nous avons déjà vu. À droite, les taux dans les trois groupes après une unique retrempe (et je recopie à nouveau le taux sans retrempe, en pointillés, pour servir de repère) :



À droite, nous visualisons bien les effets de la retrempe sur le taux de consanguinité. Aux générations 5 et 6, seul le groupe B est touché, avec une chute à 0 % à la génération 5 (portée de la retrempe) et un taux nettement plus bas que prévu à la génération 6 (la suppression de MA3 ayant « coupé » des chemins vers les fondateurs). À la génération 7, la retrempe s'est en quelque sorte propagée au groupe C dont le taux de consanguinité baisse également, par ricochet, le nouveau mâle M_{10} se retrouvant à la place de grand-père pour les rats de la portée C7. L'influence de la retrempe se tasse ensuite progressivement jusqu'à retrouver un équilibre dans les taux des trois groupes, et une progression similaire à la situation sans retrempe, mais environ 1,5 % en-dessous du taux prévu. Notons également un « rebond » du taux de consanguinité du groupe B, qui réaccélère (jusqu'à la génération 10), puis ralentit à nouveau un peu entre les générations 10 et 11, puis se restabilise au même niveau que les autres. C'est un peu comme si nous avions jeté un caillou dans un lac au repos : des ondulations se produisent transitoirement, des vagues vers le haut et le bas, jusqu'à ce que le lac retrouve son équilibre.

La retrempe n'a donc essentiellement qu'un effet local sur le taux de consanguinité, le gain à long-terme étant assez mineur (il équivaut à peu près à se décaler d'une génération). En revanche, si l'on se replace au niveau des contributions génétiques par fondateur, nous pouvons observer un autre effet. Calculons les origines du génome de FA5 dans le plan initial (sans retrempe) par rapport aux groupes et aux fondateurs :

- Groupe A : 18,75 % au total, dont 4,69 % F_1 , 4,69 % M_4 , 9,38 % M_7
- Groupe B : 31,25 % au total, dont 12,5 % F_2 , 12,5 % M_5 , 6,25 % M_8
- Groupe C : 50 % au total, dont 15,65 % F_3 , 15,65 % M_6 , 18,75 % M_9

Et calculons maintenant la même chose pour notre nouvelle FA5, issu du mariage entre FA4 et le reproducteur externe M_{10} :

- M_{10} : 50 %
- Groupe A : 6,25 % au total, dont 1,57 % F_1 , 1,57 % M_4 , 3,13 % M_7
- Groupe B : 18,8 % au total, dont 6,25 % F_2 , 6,25 % M_5 , 6,25 % M_8
- Groupe C : 25 % au total, dont 9,38 % F_3 , 9,38 % M_6 , 6,25 % M_9

Bien sûr, les contributions de tous les groupes et de tous les fondateurs diminuent, mais ce n'est pas le plus important ici. Ce qui compte, c'est la modification des apports de chaque groupe les uns par rapport aux autres. Par exemple, on peut voir que la contribution génétique de M_8 n'a pas changé mais que celle de M_9 a considérablement diminué (elle a été divisée par trois). Notre retrempe a donc permis de modifier les équilibres entre les contributions des différents fondateurs, en renforçant une

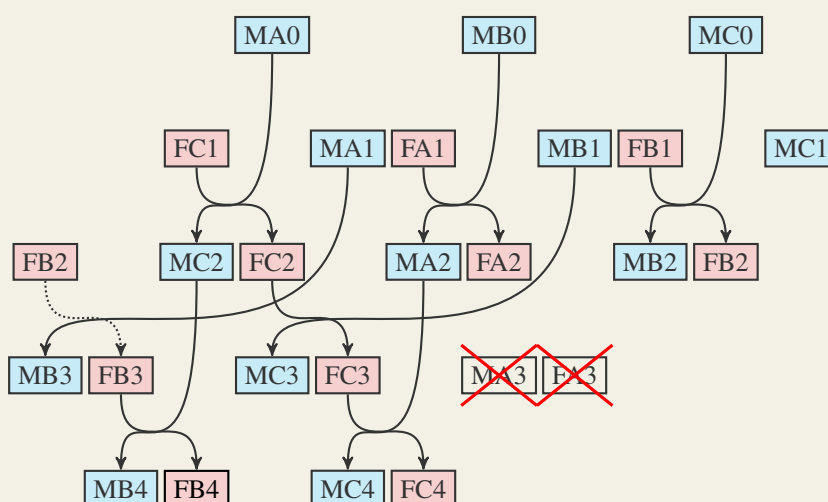
partie et en abaissant une autre. Si notre retrempe était motivée par de mauvaises nouvelles sur la portée C1 (issue de FC0 et M₀), on peut considérer que notre objectif est atteint, puisque nous avons diminué la part des gènes issus de ces reproducteurs dans une proportion plus importante que pour les autres groupes.

Cependant, l'effet d'une seule retrempe est surtout local. À vue de nez sur ce graphique, on pourrait par exemple considérer qu'une retrempe simple toutes les 4 générations (donc aux générations 4, 8, 12...) serait une stratégie intéressante pour maîtriser son taux de consanguinité, garder une différenciation des groupes (toujours intéressante en sélection) et intégrer régulièrement l'information acquise par le suivi des portées déjà réalisées. Les contributions génétiques seraient bien sûr à recalculer à chaque fois. Il importe de faire les calculs et de les garder en tête au moment de faire les bilans de suivi et d'en tirer des conclusions.

3.3.2 Retrempe double et conséquence sur la consanguinité

La retrempe simple a un effet immédiat assez sensible, mais pas un très gros impact à long-terme. De surcroît, elle répond seulement à une partie de nos scénarios. Notamment, si une portée entière a échoué, nous nous retrouvons à devoir remplacer non seulement un rat mais aussi son frère (ou sa sœur) dont nous ne disposons pas non plus. On peut également souhaiter faire baisser le taux de consanguinité d'une manière plus importante et plus durable en un coup. Nous allons voir maintenant comment retremper en remplaçant deux rats d'un coup dans le schéma.

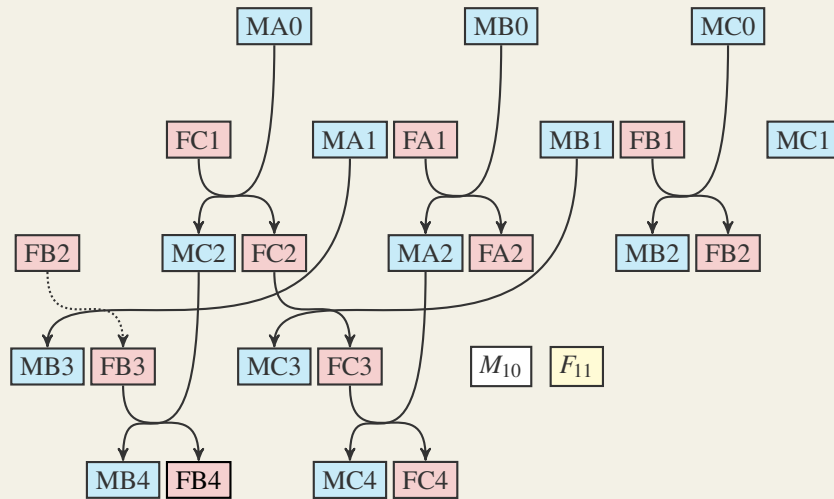
Pour une ou plusieurs des raisons évoquées ci-dessus, je ne dispose plus ni de MA3, ni de FA3.



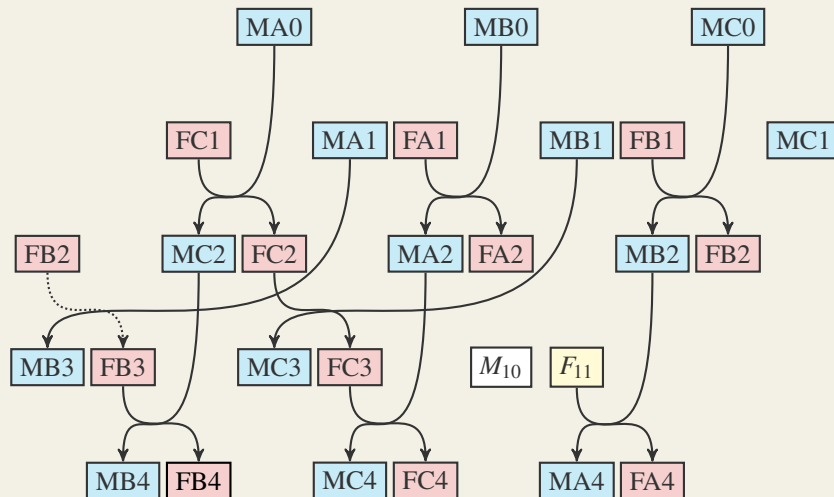
La portée FA2 x MC1 a disparu (elle n'a pas fonctionné, ou j'ai décidé de ne pas l'utiliser du tout). Mais la portée FA3 x MB2 a également disparu, puisqu'il n'y a plus de FA3 ! Il va donc falloir reprendre le tricot un peu plus haut. Ce qui signifie également que, par rapport à la situation précédente, la retrempe doit être anticipée : les modifications commencent 9 mois plus tôt que si l'on avait juste remplacé MA3.

Ici, nous avons deux options : remplacer FA3 d'une part, MA3 d'autre part par deux rats extérieurs n'ayant aucun lien entre eux. Nous pouvons également choisir de les remplacer en bloc par deux rats extérieurs qui seraient frère et sœur l'un de l'autre. L'une et l'autre des solutions sont plus ou moins intéressantes suivant nos motivations et la qualité des « retrempeurs » à disposition. Pour

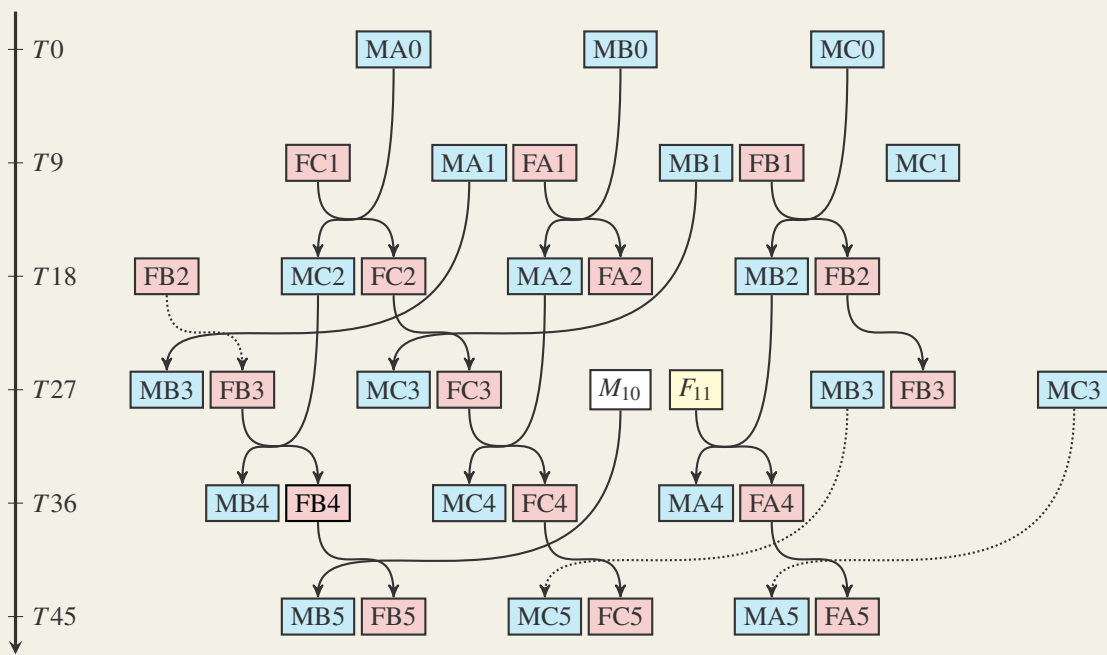
un effet plus flagrant, on va regarder le premier cas. Nous insérons deux nouveaux rats, M_{10} à la place de MA3 comme avant, et F_{11} à la place de FA3.



Je peux réaliser la portée qui me manque à la génération 3, entre F_{11} et MB2, exactement comme si la « vraie » FA3 avait été à sa place, en dessinant les mêmes flèches.



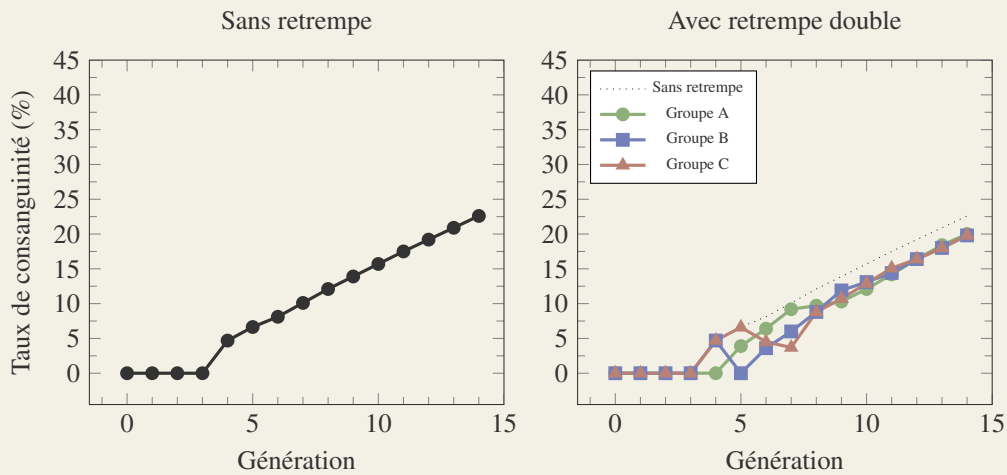
Ouf ! tout va mieux. Il ne me reste plus qu'à faire exactement comme avant les portées de 5^e génération, donc en dessinant les mêmes flèches aux mêmes endroits et en ignorant royalement que quelques étiquettes ont changé.



Et tout peut recommencer comme avant. Nous avons juste coupé quelques flèches, créé un trou et rebouché le trou avec autre chose. Regardons maintenant les conséquences sur les taux de consanguinités. Nous nous attendons à une baisse plus nette, puisque nous avons introduit deux nouveaux reproducteurs, et coupé deux fois plus de chemins vers les fondateurs. Je rappelle toujours les taux du schéma sans retrempe pour comparaison.

Génération	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Sans retrempe	0	4,7	6,6	8,1	10,1	12,1	13,9	15,7	17,5	19,2	20,9	22,6
Groupe A	0	0,0	3,9	6,4	9,2	9,7	10,3	12,1	14,2	16,4	18,4	20,0
Groupe B	0	4,7	0,0	3,6	6,0	8,8	11,9	13,1	14,4	16,4	18,0	19,8
Groupe C	0	4,7	6,6	4,5	3,7	8,8	10,7	12,9	15,1	16,4	18,0	19,8

Et en images :



On observe le même type de phénomène que précédemment (oscillation avec chute, puis rebond, puis stabilisation) en plus accentué puisque deux portées non consanguines font tomber le taux à zéro dans deux groupes. Le taux de consanguinité est maintenu sous la barre des 10 % jusqu'à la 8^e génération incluse, ce qui laisse bien le temps de voir venir. Une fois restabilisé, le taux de consanguinité s'établit environ 2,5 % en-dessous du schéma sans retrempe. Je ne recalcule pas les contributions génétiques par groupe et par fondateur, mais je pense que l'on pourra se convaincre que l'on a à nouveau un levier pour modifier les équilibres entre les contributions des fondateurs. Une retrempe double toutes les 4 générations permettrait a priori de garder longtemps le taux en-dessous de 12,5 %.

Bien sûr, il ne s'agit que d'exemples. On peut choisir de faire une retrempe plus tôt, plus tard, de faire deux retrempes simples simultanées dans deux groupes différents, de faire des retrempes plus ou moins souvent... Là, c'est complètement ouvert, et c'est à vous de voir en fonction de vos envies, vos limites personnelles, l'analyse du suivi réalisé sur toutes les portées nées pour identifier leurs forces et leurs faiblesses... Les possibilités sont déjà infinies.

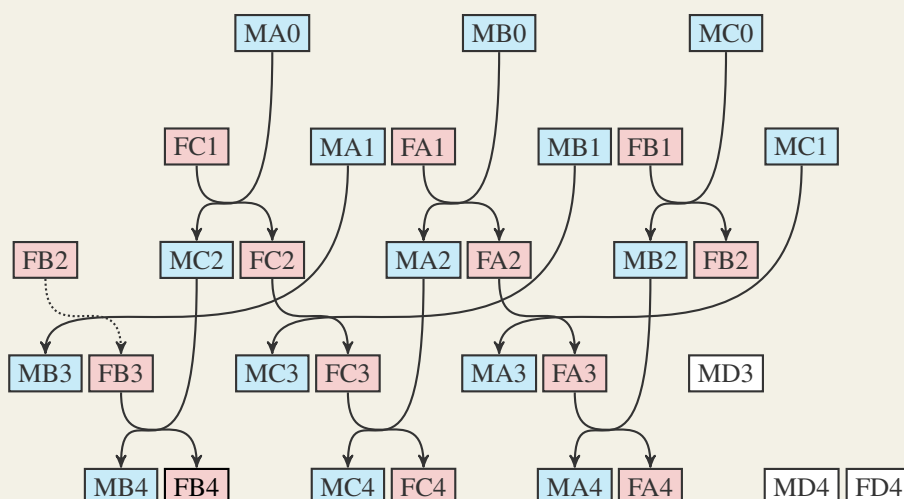
3.4 Insertion d'un quatrième groupe

Si l'on fait une retrempe ponctuelle, comme précédemment, en remplaçant un ou deux rats « prévus » par des rats extérieurs, cela va faire tomber le taux de consanguinité très temporairement, mais rapidement le génome du rat ayant servi à la retrempe va être de nouveau noyé dans le reste et restera marginal (même s'il y aura ultérieurement une petite consanguinité sur lui, au moins 5 générations plus tard). Si on a mis la main sur une excellente source de retrempe, une famille bien travaillée chez quelqu'un d'autre, on peut avoir envie de l'intégrer dans le schéma pour qu'elle devienne pleinement contributrice de notre travail. Évidemment, cela implique de passer à 4 groupes et de faire 4 portées par génération, mais si vous êtes arrivés jusque là, vous avez peut-être fait des émules qui auront envie de s'associer avec vous et de prendre en charge un groupe supplémentaire ?

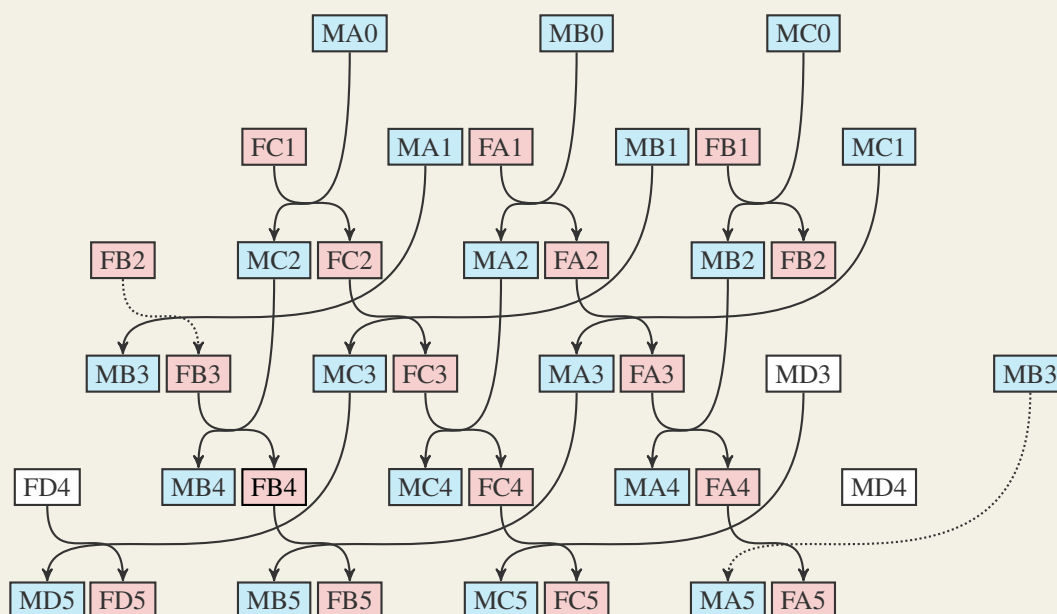
En toute logique, si je veux insérer un nouveau groupe pour de bon, c'est que j'ai mis la main sur une famille solide, bien connue, donc je vais m'arranger pour mettre la main sur un oncle et sa paire nièce-neveu. Mais si je n'ai pas ça, je peux aussi bricoler un nouveau groupe avec trois rats, un mâle et une femelle du même âge et un troisième mâle un peu plus âgé. Pour ne pas s'ennuyer, appelons-les MD3, MD4 et FD4¹¹ (si l'on veut l'insérer dans la quatrième génération, bien sûr).

Concrètement, comment pouvons nous faire ? Il suffit de faire un petit peu de place entre deux groupes, et d'intercaler nos nouveaux reproducteurs. Comme notre schéma est dessiné sur un cylindre (mais si, souvenez-vous), je peux me contenter de l'insérer sur un bord, ça tombe bien, j'ai de la place et ça va m'éviter de devoir tout bouger. Hop !

11. En toute rigueur, je ne devrais me permettre cette notation que s'ils sont effectivement oncle, neveu et nièce. S'il s'agit de nouveaux fondateurs, il faudrait les nommer autrement ; je me suis permis ici cette petite entorse à la rigueur pour préserver la simplicité de lecture.



C'est un peu comme si j'avais lu mon schéma en tournant sur mon cylindre, mais que j'avais bégayé un coup, en fait. Et ensuite ? on va en reparler très bientôt, mais vous l'avez sans doute déjà deviné. Je déplace FD4 à gauche, je fais passer MB3 à droite, et je dessine mes flèches de croisement qui ont exactement la même forme qu'avant pour les générations impaires, sauf que maintenant il y en a quatre :



Et on n'a plus qu'à reprendre nos petites flèches d'avant en mariant MB4 et FD5, MC4 et FB5, etc.

Évidemment les changements que j'ai faits sont loin d'être aussi anodins, puisque mes équations de récurrence ne sont peut-être plus valables, mes calculs de consanguinité ne sont certainement plus les bons non plus, et pour couronner le tout, si je lis mes groupes de droite à gauche, je n'ai pas ABCD (comme ça m'aurait arrangée) mais ADCB (ce qui va me faire faire plein de bêtises). Donc, attention aux notations et aux calculs, si vous optez pour un élargissement, il va falloir vous

retrousser les manches. Il peut être utile de ré-étiqueter le tout, mais gare à ne pas s’emmêler les pinceaux ; l’usage d’un logiciel de gestion d’élevage peut être indiqué. Si vous avez tenu jusque là, je suis sûre que vous vous en sortirez très bien. D’ailleurs, si vous avez tenu jusque là, je serais vraiment ravie que vous m’envoyiez un petit mail à artefact@vigies-pirates.net, vraiment, ça me ferait super plaisir ! On va voir dans la section suivante d’autres extensions possibles et leurs conséquences. Incidemment, on peut aussi repasser de 4 à 3 si, finalement, 4 portées par saison de reproduction ça nous fait trop. Je ne traiterai pas ce cas, mais je pense qu’il n’est pas si dur à imaginer.

3.5 Conclusion

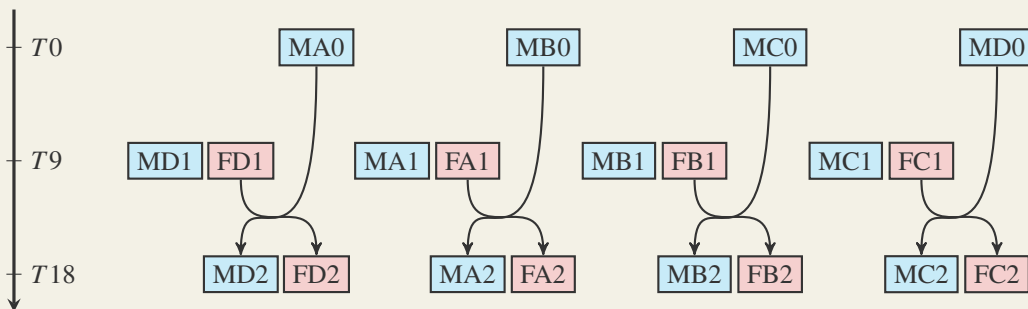
Notre schéma est donc moins rigide qu’il n’y paraît au premier coup d’œil : il permet la retrempe (qui, en prime, peut être un levier de sélection supplémentaire) et ne s’écroule pas au premier pépin puisqu’il y a tout de même des solutions de rattrapage. Mieux vaut cependant assurer ses arrières : par exemple, en donnant suffisamment de droits de reproduction sur les petits non gardés pour essayer de récupérer des branches dérivées plus tard ; en gardant les meilleures relations possibles avec ses adoptants pour pouvoir se faire « prêter » un reproducteur ; et en ayant toujours une petite idée des bonnes rateries en activité et de l’état des familles anciennes pour pouvoir les contacter en cas de souci et trouver des options de secours. En dehors des accidents et des mauvaises nouvelles, on peut aussi avoir envie d’adapter le plan à sa sauce, et on pressent qu’il y a effectivement des aménagements et modifications possibles : c’est ce que nous allons voir plus en détail dans la section suivante.

4 Extension à plus de trois groupes

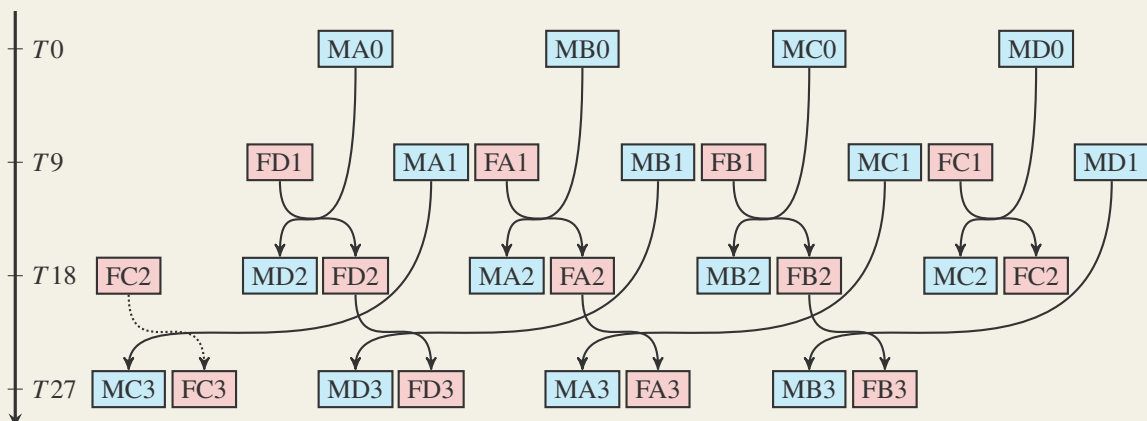
4.1 Extension naturelle à 4 et 5 groupes

Si l'on se souvient que nos schémas de croisement sont, en réalité, collés sur un cylindre et non sur une feuille plate, et que l'on a bien dans l'œil le « tricot », le treillis que compose le schéma, il est extrêmement facile de le prolonger à gauche ou à droite en recopiant le dessin formé par les flèches. C'est comme si les rats qui se trouvaient à gauche du schéma étaient recopiés à droite, et que l'on ré-étiquetait le tout. Je parle d'extension naturelle car c'est la plus « facile », elle se « voit », mais on verra qu'à partir de 4 groupes, il existe davantage d'options.

À quatre groupes, il me suffit de recopier une fois, à droite par exemple, le dessin que formaient déjà les premiers groupes. À la première étape, je forme 4 couples en faisant circuler les mâles vers le groupe immédiatement à leur gauche :



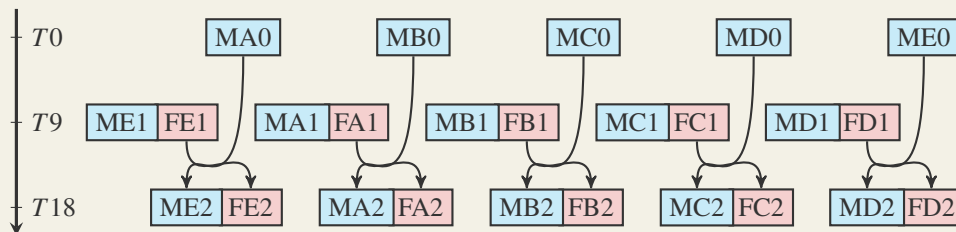
Ça ressemble pas mal, non ? Puis, à la génération suivante, je forme à nouveau 4 couples, en faisant circuler mes mâles deux groupes vers leur gauche.



Je pense que l'on s'accordera tous à dire que ça ressemble vraiment aux schémas précédents ! Donc comme précédemment, la cyclicité permet facilement d'écrire les règles de croisement sous

forme d'équation de récurrence, et/ou de prolonger le schéma aussi longtemps que l'on veut. Bien sûr, avec 4 groupes au lieu de 3, il y aura 12 fondateurs, la première portée consanguine arrivera une génération plus tard, la contribution génétique de chaque groupe devrait s'équilibrer autour de 25 % chacun, et l'évolution du taux de consanguinité dans le temps devrait décrire une augmentation moins rapide.

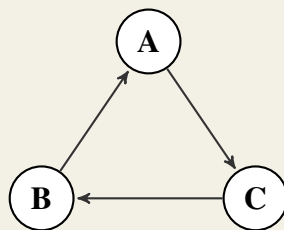
Maintenant, il n'y a plus qu'à faire rebélote pour 5 groupes, à part qu'il commence à y avoir du monde, donc il faut se serrer un peu. À la première étape :



Faut-il vraiment continuer ? Normalement, à ce stade, vous savez quoi faire à la prochaine étape, et vous savez aussi étendre à 6 groupes, à 7 groupes, à autant de groupes et autant de générations que vous voulez. Cependant, plus il y a de groupes, et plus il y a d'options pour faire circuler les mâles. À trois groupes, nous avons vu que nous n'avions pas vraiment le choix si nous voulions minimiser la consanguinité. À quatre, cinq, six et plus, il y a en fait de plus en plus de manières différentes de construire des schémas satisfaisants, et c'est ce que nous allons voir très bientôt.

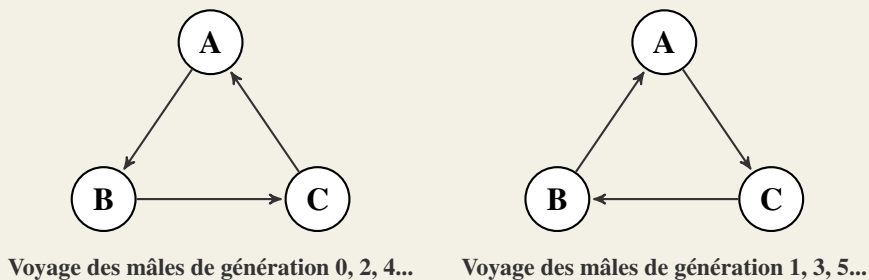
4.2 Représentations en automates et autres schémas

Faisons pour cela une petite parenthèse pour introduire une nouvelle manière de représenter les plans de croisement. Si on oublie un peu les âges de reproduction, les schémas construits sur le même genre de principes que ceux que j'ai utilisés jusqu'à présent peuvent se représenter de manière extrêmement concise et pratique, les « automates » ou « machines à état ». Rien à craindre, il n'y a pas besoin d'être informaticien ou mathématicien pour comprendre, c'est en fait très très simple. Nous allons représenter chaque groupe par un simple cercle, et les flèches représentent la circulation des mâles à chaque génération. En gros, nous disposons d'une horloge qui « sonne » le coup d'envoi de chaque nouvelle génération, et à chaque coup de cette horloge, chaque mâle de chaque groupe est envoyé sur la femelle d'un autre groupe, en suivant les flèches, pour se reproduire. Les petits qui naissent appartiennent au groupe, on attend le prochain coup d'horloge, et hop on recommence. Par exemple, le schéma circulaire à trois groupes présenté au début de l'annexe, ou le « schéma de l'oncle pirate » qui s'en inspire (idem) peuvent se représenter très simplement ainsi :



À chaque coup d'horloge, je fais voyager mes mâles en suivant les flèches, je les fais reproduire à l'arrivée, et j'attends le coup d'horloge suivant pour recommencer. Donc le mâle du groupe A va ren-

contrer la femelle du groupe C, se reproduire avec elle et produire un mâle et une femelle du groupe C ; le mâle du groupe B va rencontrer la femelle du groupe A, etc... Au coup d'après, le mâle qui vient de naître dans le groupe C suit les flèches et va rencontrer la femelle qui vient de naître dans le groupe B, et ainsi de suite. Si le voyage est toujours le même à chaque coup d'horloge, on est en face d'un système dit « **circulaire** » (ou parfois *rotation sans décalage*). On répète toujours exactement la même chose, les mâles tournent toujours dans le même sens, et on suit le même motif à chaque génération. En revanche, si, comme dans le schéma que j'ai présenté dans la section 2, on alterne différents « motifs » de voyage, on va parler de système « **cyclique** » (on trouve également l'appellation *rotation avec décalage*). Il va falloir un certain nombre de coups d'horloge pour retomber sur ses pattes et recommencer. Par exemple avec un cycle de longueur 2 :



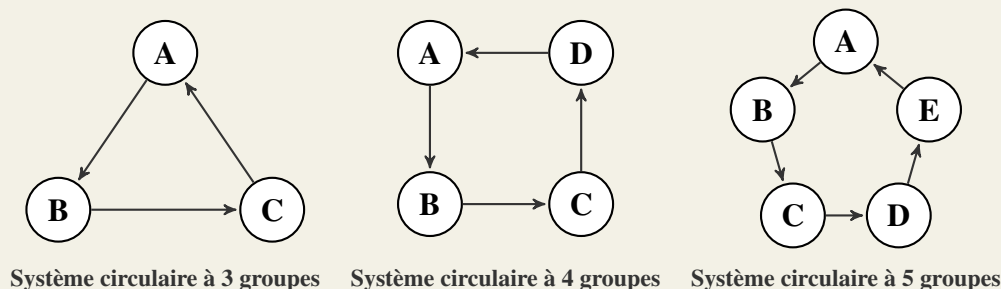
Au premier coup d'horloge, je fais tourner les mâles dans le sens contraire des aiguilles d'une montre. Au deuxième, je les fais tourner dans l'autre sens, donc ici le sens des aiguilles d'une montre. Puis, je peux recommencer. Ce schéma correspond exactement au schéma développé en détail dans ce document en section 2, et baptisé « oncle zigzag » dans le premier document (cf. historique en annexe). On le vérifie facilement : MA0 par exemple, est un mâle de génération 0 et appartient donc au schéma de gauche, la flèche l'envoie rencontrer une femelle du groupe B, c'est bien ce que nous avons sur le schéma de croisement (portée MA0 x FB1). C'est pareil pour les autres groupes, et en tournant dans l'autre sens pour les générations impaires. Pour reprendre la métaphore des tricoteuses, le schéma circulaire c'est du point mousse ; le schéma cyclique en deux temps, c'est du jersey (un rang à l'endroit, un rang à l'envers).

On a longtemps cru que le meilleur moyen d'obtenir la consanguinité minimale était de chercher, à chaque génération, à faire les mariages les moins consanguins possibles : c'est la stratégie proposée par [Wright, 1922] et baptisée « évitement maximal de la consanguinité », qui est historiquement la première à avoir été formulée pour minimiser la consanguinité dans les petites populations fermées, et celle que nous avons déployée pour construire notre propre schéma. Cela semble intuitif : pour faire le moins consanguin possible à long-terme, faisons le moins consanguin possible à chaque fois. Il a fallu attendre plus de quarante ans pour que [Robertson, 1964] démontre que ce n'était pas forcément la meilleure idée, et que sur le long-terme, on pouvait obtenir des consanguinités moindres en consentant à faire *au début* des mariages un peu plus consanguins que le minimum possible. En fonction du nombre de groupes et du nombre de générations, il existe plus ou moins d'options pour réaliser les cycles. Toutes sont intéressantes mais aucune n'est meilleur que les autres dans l'absolu : là encore tout dépend du nombre de groupes, d'individus par groupe, de générations, le schéma emprunté. L'article [Nomura et Yonezawa, 1996] compare un certain nombre de ces schémas dans une perspective de conservation d'espèce menacée, ou d'optimisation du taux de consanguinité dans des petites populations. C'est un article très intéressant et un bon point d'entrée vers la littérature scientifique grâce à sa liste de références. Il a été l'un de mes points de départ et je vous recommande très chaudement sa lecture (si vous avez compris ce document, cela devrait bien vous aider à lire l'article ; par contre, il est en anglais). Mon ambition n'est pas du tout d'aller aussi loin ici, mais

je voulais tout de même présenter quelques options sans doute transposables à la construction de lignée en reproduction amateur de rats domestiques, pour ceux qui seraient intéressés à approfondir la chose.

4.2.1 Systèmes circulaires

Comme dit plus haut, les systèmes circulaires tournent toujours dans le même sens, quel que soit le nombre de groupes et le numéro de la génération.



Le système circulaire peut s'écrire pour n'importe quel nombre de groupes. Son avantage est sa simplicité, mais il n'est raisonnable de le mettre en œuvre que pour un nombre suffisant de groupes. On verra en annexe et dans les simulations de la section 5 les conséquences en termes de consanguinité, et pourquoi ce n'est pas le schéma que j'ai choisi de développer particulièrement. Pour la petite histoire, malgré leur apparente simplicité, les schémas circulaires permettent de maintenir une population de manière efficace. C'est le cas par exemple de la race ovine solognote, reproduite en schéma circulaire de 11 groupes, avec environ 40 béliers en circulation à un coup d'horloge donné [Djellali *et al.*, 1994].

4.2.2 Système rotationnel de HAN

Le système rotationnel (ou rotatif) de HAN (pour « Hannover », la ville allemande où il a été mis au point) a été introduit dans une publication très citée mais extrêmement difficile à trouver [Rapp, 1972] (un grand merci encore à l'archéologue qui l'a déterrée pour moi, je n'aurais jamais réussi toute seule !).

Le nombre d'étapes pour réaliser un cycle dépend de la parité du nombre de groupes M . Si M est pair, la longueur du cycle est le plus petit nombre entier T tel que 2^T est égal ou plus grand que le nombre de groupes. Ensuite, à l'intérieur d'un cycle, nous avons donc autant d'étapes que la longueur du cycle, soit une étape 1, une étape 2, ... jusqu'à l'étape T , après laquelle on reviendra à l'étape 1 pour faire un nouveau cycle. On note t le numéro de l'étape à l'intérieur d'un cycle ; à chaque étape, les mâles sont envoyés 2^{t-1} crans vers leur droite (leur droite, pas la vôtre, donc en suivant le sens trigonométrique). Donc 1 cran vers la droite à l'étape 1 ($2^0 = 1$), 2 crans vers la droite à l'étape 2, 4 crans vers la droite à l'étape 3, etc. Sachant que s'il y a au total M groupes, $M - 1$ crans vers la droite équivaut à un cran vers la gauche (on boucle la droite et la gauche, comme jusqu'ici avec nos sombres histoires de cylindre).

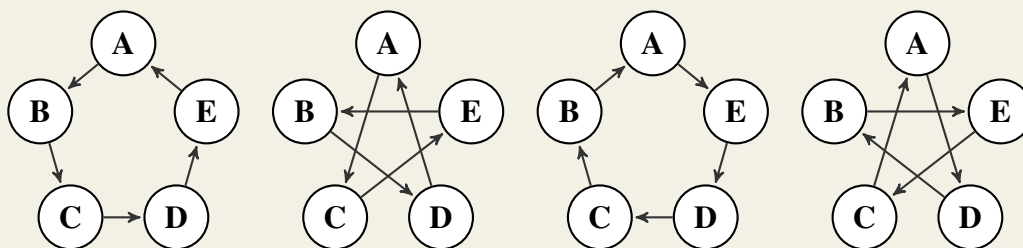
Prenons un exemple à 4 groupes : on a $T = 2$ (2^1 est plus petit que 4, mais 2^2 est égal à 4), donc un cycle de deux étapes. A la première étape, j'envoie les mâles un cran vers leur droite, donc les

mâles du groupe A vers le groupe B, les mâles du groupe B vers le groupe C, etc (schéma de gauche ci-dessous). Puis, à la deuxième étape, j'envoie les mâles deux crans vers la droite : les mâles du groupe A vers le groupe C, les mâles du groupe B vers le groupe D, etc. (schéma de droite). Voilà donc mon système rotationnel de HAN à quatre groupes :



Voyage des mâles de génération 0, 2, 4... Voyage des mâles de génération 1, 3, 5...

Si le nombre de groupes est impair, le système de HAN adopte une autre règle : la longueur T est le plus petit nombre entier tel que $(2^T - 1)/M$ est un nombre entier strictement positif. Un peu tordu, mais l'optimalité a un prix ! Par exemple avec 5 groupes, on a maintenant $T = 4$. En effet, ni $1/M$, ni $3/M$, ni $7/M$ ne sont entiers, mais $15/M$ l'est. Ensuite, à chaque étape t , je décale les mâles de 2^{t-1} crans (comme pour le cas où M est pair), soit ici une fois à droite à la première étape, deux fois à droite à la deuxième, 4 fois à droite (c'est-à-dire une fois à gauche) à la troisième, et enfin 8 fois à droite à la dernière (c'est-à-dire – on a le droit de suivre avec son doigt pour celle-ci – deux fois à gauche). Et ça donne :

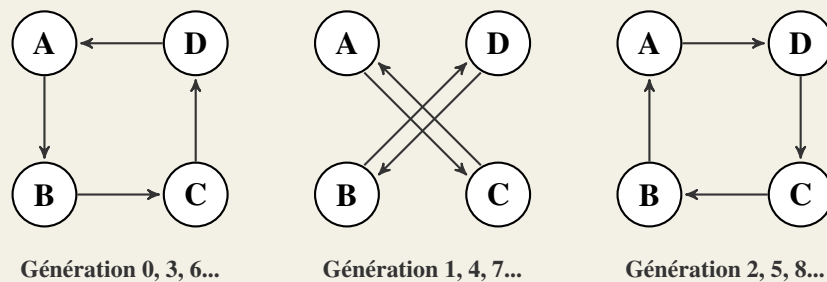


Génération 0, 4, 8... Génération 1, 5, 9... Génération 2, 6, 10... Génération 3, 7, 11...

Et à trois groupes alors ? On a encore $T = 2$ (2^1 est plus petit que 3, mais 2^2 est plus grand que 3), donc chaque cycle se fait en deux étapes. À la première, les mâles vont un coup à droite. À la deuxième, ils vont deux coups à droite, ce qui revient à aller un coup à gauche. Vous reconnaissez ? L'oncle zigzag, qui va un coup à droite un coup à gauche, est un **schéma rotationnel de HAN à 3 groupes**. Ce qui nous arrange pas mal, car [Rapp, 1972] démontre que c'est le schéma de consanguinité minimale dans les 10 premières générations au moins, quand on n'a qu'un mâle et une femelle par groupe (pour des mariages intra-générationnels cependant). Une dernière remarque : pour 4 groupes, cela correspond également à l'extension « naturelle » que l'on a présenté dans le paragraphe juste avant. Donc bon, ça veut dire que l'on n'a pas inventé un truc nouveau, mais que l'on n'a pas inventé un truc débile non plus. Par contre, à cinq groupes, cela ne correspond pas du tout à « l'extension naturelle » de l'oncle zigzag à cinq groupes, les modèles deviennent différents (ce qui veut dire que nous avons gagné une nouvelle manière de construire une lignée avec cinq groupes !).

4.2.3 Système cyclique de Falconer

Le système cyclique de Falconer est plus simple à décrire, car il ne fait même pas intervenir de calculs de puissance de deux ou de partie entière. La règle est simple : s'il y a M groupes, le cycle sera de longueur $T = M - 1$. À l'intérieur d'un cycle, à l'étape t , les mâles sont déplacés de t crans vers la droite. Pas de formule compliquée ! Par contre, en graphes, ça l'est plus puisque nous avons davantage d'étapes par cycle. En reprenant l'exemple avec 4 groupes, nous avons donc un cycle de longueur 3. A la première étape, j'envoie les mâles un cran vers leur droite, donc les mâles du groupe A vers le groupe B, les mâles du groupe B vers le groupe C, etc (schéma de gauche ci-dessous). Puis, à la deuxième étape, j'envoie les mâles deux crans vers la droite : les mâles du groupe A vers le groupe C, les mâles du groupe B vers le groupe D, etc. (schéma du milieu). Jusque-là, j'ai fait la même chose que HAN, mais ici les choses deviennent différentes, puisqu'au lieu de recommencer, j'ai d'abord une troisième étape qui envoie les mâles *trois* crans vers la droite (c'est-à-dire un cran vers la gauche, à 4 groupes). Les mâles du groupe A vers le groupe D, les mâles du groupe B vers le groupe A et ainsi de suite (schéma de droite). Voici le système cyclique de Falconer à 4 groupes :

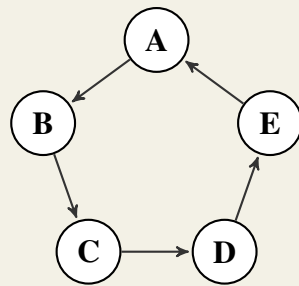


À quatre groupes, ce n'est pas pareil que le précédent. Nous avons donc une nouvelle manière de construire un plan de reproduction à quatre groupes, que nous n'avions pas devinée jusque là. Et à trois groupes ? à trois groupes, les schémas sont identiques. Donc l'oncle zigzag est *aussi* un système de Falconer à trois groupes.

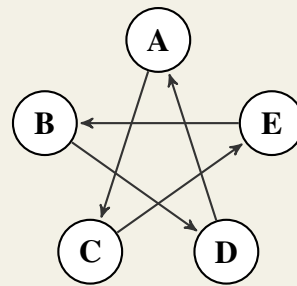
Je n'ai pas non plus réussi à mettre la main sur la publication d'origine [Falconer, 1967], qui est apparemment incluse dans un livre qui n'est plus édité (l'article se trouvait dans la troisième édition du livre, qui en est aujourd'hui à sa huitième). J'ai écrit à la société éditant cet ouvrage pour savoir si des archives étaient disponibles, qui sait, je pourrai peut-être en parler moi aussi dans une prochaine édition de l'oncle pirate.

4.2.4 Système cyclique de Cockerham

Un petit dernier ? Le système de Cockerham, proposé par [Cockerham, 1970], comme son nom l'indique, propose encore un autre motif de circulation des mâles. Dans ce système, la longueur du cycle est le plus grand nombre entier T tel que 2^T est plus petit ou égal au nombre de groupes. Si le nombre de groupes était une puissance de 2, il est rigoureusement identique au système rotationnel de HAN avec le même nombre de groupes. Mais dans le cas contraire, cela introduit une petite différence. En fait, les différences apparaissent à partir de 5 groupes, donc c'est l'exemple que nous allons traiter. À chaque étape t , les mâles sont envoyés 2^{t-1} crans vers leur droite. Je ne redétaille pas les cas, puisqu'on a déjà vu en détail ce que « 2^{t-1} crans vers la droite » voulait dire.



Génération 0, 2, 4...



Génération 1, 3, 5...

Et à trois groupes ? Je vous le donne en mille, nous retombons encore sur notre système d'oncle zigzag. Le schéma de Cockerham est donc celui qui colle le mieux à notre modèle, puisqu'à la fois le schéma à 3 groupes, mais aussi ses extensions naturelles à 4 et 5 groupes, lui sont identiques.

4.2.5 Comparaison des différents systèmes

Et avec tout ça, vous allez me dire : lequel est le meilleur ? Et bien, ça dépend de plein de choses.

Déjà, il faut remarquer qu'à un et deux groupes, tous les systèmes sont identiques, et s'effondrent sur eux-mêmes pour retomber sur des schémas très consanguins (frère-sœur systématiques dans le cas d'un seul groupe, cousins germains systématiques dans le cas à deux groupes, si l'on n'autorise que des portées intra-générationnelles). On parle de cas dégénérés. On a également remarqué que les différents schémas pouvaient être équivalents entre eux dans certains cas, par exemple à trois groupes entre Cockerham, Falconer et HAN (mais pour un résultat différent du système circulaire), à quatre groupes entre Cockerham et HAN (mais Falconer devient différent). C'est également vrai dans certains cas particuliers, par exemple les systèmes HAN et Cockerham à chaque fois que le nombre de groupes est une puissance de 2 (donc 4 comme on l'a remarqué, mais aussi 8, 16, etc.). En dehors de ces cas particuliers, les schémas produisent en général des résultats différents.

Et dans le cas général, alors, qui est le meilleur ? Et bien, ça dépend du nombre de groupes, du nombre de portées par groupe, du nombre de générations pendant lesquelles on veut tourner. C'est bien exploré dans les articles [Robertson, 1964, Kimura et Crow, 1963, Nomura et Yonezawa, 1996] par exemple (les deux premiers articles sont payants). Certains schémas démarrent plus fort en consanguinité mais ralentissent ensuite pour repasser en dessous d'autres, moins consanguins au début mais plus consanguins ensuite. Quand le nombre de reproducteurs par portée, et donc le nombre de portées, augmente, certains d'entre eux présentent un taux de consanguinité qui oscille (il augmente, puis diminue, puis augmente...) avec plus ou moins d'amplitude. Donc, suivant les contraintes que l'on a, certains seront plus intéressants que d'autres. Ce qu'il faut voir, c'est que si l'on a plus de deux individus par groupe, un brassage supplémentaire va pouvoir s'effectuer : quand le mâle est envoyé dans un groupe, il y a dans ce groupe plusieurs femelles avec lesquelles il est susceptible de s'accoupler, qui ne sont peut-être pas issues des mêmes paires de reproducteurs, et donc plus ou moins apparentées au mâle qui vient d'arriver. C'est ainsi que l'on parvient à ne pas laisser exploser le taux de consanguinité dans des cheptels relativement petits reproduits en circuit fermé depuis des décennies voire des siècles (pour des populations de quelques dizaines de mâles et de quelques centaines de femelles, [de Rochambeau et Chevalet, 1985] démontre que l'on peut limiter l'augmentation du coefficient de consanguinité à 0,3 % par génération).

Avec deux reproducteurs par portée, un mâle et une femelle, [Rapp, 1972] démontre que c'est le

schéma rotationnel de HAN qui optimise le critère de consanguinité sur les 10 premières générations. Des résultats ultérieurs suggèrent que cela reste vrai plus longtemps et dans un nombre plus varié de configurations (par exemple, HAN reste le meilleur jusqu'à plus de 60 générations dans une configuration à 16 groupes, un mâle et une femelle par groupe [Kimura et Crow, 1963]). [Nomura et Yonezawa, 1996] discute bien les intérêts des divers schémas, notamment sous un angle pratique, et est assez convaincant sur le choix d'un schéma cyclique qui soit le meilleur dans les premières générations (même s'il est moins bon à très long-terme), en l'occurrence HAN, tout particulièrement dans de très petites populations, ce qui est exactement le cas qui nous intéresse (vous ne comptez pas maintenir votre lignée pendant 100 générations, je suppose ?).

Donc avec nos trois groupes, on est bien dans les clous (puisque à trois groupes, nous sommes à la fois HAN, Falconer et Cockerham). À quatre groupes, on est encore bons. À cinq, on peut se dire qu'il vaut peut-être mieux vaut changer de crèmerie, éviter l'extension naturelle et revenir au HAN. Nous verrons quelques simulations numériques de calcul de la consanguinité dans la section suivante pour s'en faire une meilleure idée. Si vous envisagez un projet d'une telle ampleur (cinq portées par génération, ça commence à chiffrer un peu), c'est que vous êtes assez motivé pour écrire les schémas et recalculer la consanguinité, mais je reste là pour aider si vous en ressentez le besoin.

4.3 Conclusion

Ce que nous avons vu ici, c'est que finalement, le schéma que je propose s'inscrit dans un cadre de modélisation plus large, qui existait bien avant que « j'invente » l'oncle pirate, qui offre d'autres idées et certainement beaucoup d'autres programmes de reproduction possibles. Ma proposition n'en est qu'un exemple ; elle recolle assez bien avec des travaux antérieurs, ce qui est en même temps assez rassurant, mais elle n'est certainement pas la seule manière de faire, ce que je trouve plutôt bien aussi, car cela veut dire que vous aussi avez de la place pour inventer votre propre voie !

5 Consanguinité

Nous avons beaucoup parlé de consanguinité avant d'arriver jusqu'ici. La moindre des choses quand on s'apprête à se lancer dans un élevage en lignée, à mon avis, est de comprendre ce que signifie réellement la consanguinité, et de savoir comment calculer le taux de consanguinité d'une portée et l'interpréter. Aussi, il me semblait indispensable d'inclure dans ce dossier un petit chapitre sur la question (incluant une application au schéma particulièrement développé), bien que de nombreuses ressources soit disponibles sur internet.

5.1 Rappel sur la consanguinité

5.1.1 Définitions et signification

Commençons par deux définitions. Un individu est dit **consanguin** si, des deux côtés de son arbre généalogique (côté paternel et côté maternel), on retrouve un ou plusieurs individus identiques, qui sont appelés les « ancêtres communs ». La conséquence de cette consanguinité, c'est qu'il est possible que l'individu consanguin en question ait reçu à la fois de sa mère, et de son père, deux allèles du même gène rigoureusement *identiques, provenant de l'ancêtre commun (et ce, pour tous leurs gènes).

Deux individus sont dits **apparentés** s'il y a des individus en commun dans leurs arbres généalogiques respectifs. Si deux animaux **apparentés** se reproduisent ensemble, leur progéniture sera « consanguine ».

Par abus de langage, il nous arrive de dire « Machin et Bidule sont consanguins » pour dire en réalité « Machin et Bidule sont apparentés ». C'est un piège dont il faut se méfier, car il se peut très bien que ni Machin, ni Bidule ne soient consanguins, mais que leur union donne naissance à des individus consanguins, et l'expression est donc ambiguë. C'est pourquoi j'insiste : être consanguin est une caractéristique d'un individu isolé, tandis qu'être apparentés est une caractéristique d'une paire d'individus. Aussi, pour nous, « Machin et Bidule sont consanguins » signifiera exclusivement que Machin est consanguin et que Bidule est consanguine. Pour dire que Machin et Bidule donneraient naissance à des petits consanguins s'ils se reproduisaient ensemble, nous dirons que Machin et Bidule sont apparentés, ou de la même famille, et rien d'autre.

Enfin, une remarque iconoclaste, mais à garder à l'esprit tout de même : nos rats sont tous consanguins. Pire : nous-mêmes, nous sommes tous consanguins. Forcément. Sûrement un tout petit peu, sans doute d'une manière négligeable. Pour quelle raison ? Imaginons que je ne sois pas consanguine. J'ai donc deux parents qui ne sont pas de la même famille. Donc quatre grands-parents qui ne sont pas de la même famille. Donc huit arrière-grands-parents qui sont aussi tous différents. Et ainsi de suite. Si on remonte à 100 générations, il faut que tous mes ancêtres de 100^e génération soient tous différents. 100 générations, à vue de pif, ça nous amène vers l'empire romain. Sauf que des ancêtres de 100^e génération, s'ils sont tous différents les uns des autres, j'en ai 2^{100} . Si vous n'avez aucune idée de combien ça fait (et c'est bien normal), je vous le dis :

1 267 650 600 228 229 401 496 703 205 376

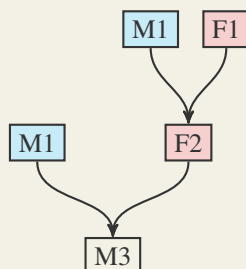
Donc quelques milliards de milliards de milliards (et ouais). Scoop : il n'y a jamais eu autant d'humains sur terre dans toute l'histoire de l'humanité. Donc, dans mon arbre généalogique, il y a forcément plusieurs fois les mêmes gusses. Ne rigolez pas trop vite : dans le vôtre aussi. *La consanguinité zéro n'existe pas*. Évidemment, plus il y a de générations de différence entre les ancêtres et moi, moins cela compte dans mon génome, sans même parler de toutes les mutations spontanées qui ont pu se produire entre temps. Par contre, le fait que mes ancêtres aient certainement eu tendance à se marier avec les filles du village voisin plutôt qu'avec une fille du bout du monde (**homogamie*), ça joue. Et chez les rats, c'est pareil : on marie plutôt les bleus avec les bleus, ou avec les porteurs bleus, pour faire sortir des couleurs, et on va plus souvent chercher des reproducteurs dans notre département que sur un autre continent. Tout ça, c'est ce que l'on appelle un *écart à la *panmixie*, et ça fait que la plupart d'entre nous, et a fortiori la plupart de nos rats, sont sans doute un peu consanguins. Juste un peu, ou un peu plus. Dont acte.

Mais revenons à nos moutons. Nous savons maintenant qu'un individu consanguin est un individu dont les deux parents étaient de la même famille. Mais c'est un peu court : on se doute bien que si ses parents sont frère et sœur, ce n'est pas tout-à-fait pareil que si ses parents ont en tout et pour tout un seul arrière-arrière-grand-parent en commun. Donc, nous aimerions pouvoir décrire la « quantité » de consanguinité d'un individu, lui donner un chiffre qui nous dise si elle est élevée ou pas. C'est ainsi qu'un des pères de la génétique moderne, Sewall Wright, a défini le « taux de consanguinité » que nous utilisons encore aujourd'hui, et qui est défini de cette manière [Wright, 1922] :

Le taux de consanguinité d'un individu est égal à la *probabilité* que, pour un gène tiré au hasard, cet individu possède deux allèles strictement identiques, issus d'un même ancêtre.

Le taux de consanguinité est une **probabilité**. Une chance, une moyenne. Bon, okay, je vais pas vous mentir, on va faire un peu de maths. La bonne nouvelle, c'est que si vous savez déjà calculer une prévision de portée, ou dire que votre rat est « 1/4 porteur bleu », vous savez aussi calculer un taux de consanguinité. C'est exactement pareil. Il suffit d'avoir compris la génétique mendélienne de base, c'est-à-dire, comment les chromosomes et les gènes se transmettent de parent à enfant. Vous allez voir que c'est en fait assez simple, il n'y a pas tellement de maths là-dedans : il suffit de savoir diviser par 2 !

Prenons un exemple très simple, le plus simple possible, celui d'une portée entre un père M1 et sa fille F2, qui donne naissance à un mâle, M3. Voici l'arbre généalogique qui les lie.



On peut difficilement faire plus simple. Maintenant, quelles sont les chances que M3 ait reçu une paire de gènes identiques, l'un venant de son père M1, et l'autre venant de son grand-père (M1 aussi, donc) via sa mère F2 ?

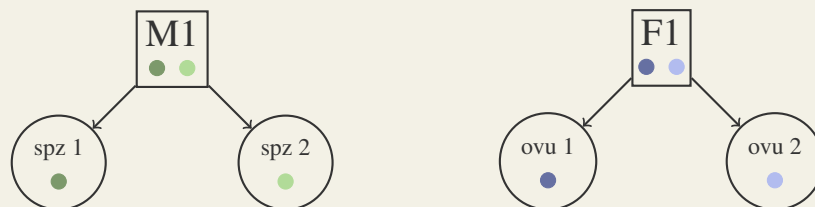
Ici, il y a une petite subtilité par rapport aux prévisions de portées classiques : on distingue plus finement les allèles identiques, semblables ou différents. Lorsqu'on prévoit une portée, on s'intéresse à l'effet des gènes. On considère souvent qu'un gène donné possède deux allèles, un non muté qui ne fait rien, et un muté qui change l'aspect (la couleur, les poils, les oreilles...). Mais en réalité, il est possible que ces allèles ne soient pas rigoureusement identiques, juste très semblables et produisant le même effet. On distingue donc trois situations pour des paires de gènes :

- L'individu possède deux allèles vraiment différents (un dominant et un récessif par exemple : un allèle « mink » et un allèle « non-mink »), c'est un *hétérozygote au sens classique, que l'on appelle également ***allozygote hétérozygote** ;
- L'individu possède deux allèles produisant le même effet, mais très légèrement différents au niveau de leurs nucléotides. Par exemple, un allèle mink, et un allèle muté récessif qui fait aussi du mink mais qui est très légèrement différent de l'autre. On parle d'allèles **semblables**, ou ***isoactifs** (= qui produisent le même effet). Les anglais appellent ça « *alike by state* ». On dit que l'individu est **allozygote homozygote** ;
- L'individu possède deux allèles très rigoureusement identiques. Pour être aussi identiques, une seule solution, ils proviennent d'un seul et même ancêtre. On parle d'allèles **identiques par descendance** (en anglais « *identical by descent* »). L'individu est dit ***autozygote homozygote**.

Représentons de manière symbolique les gènes de M1. On s'intéresse à un seul gène. M1 possède deux allèles de ce gène, situés chacun sur un chromosome d'une même paire. Je représente ces deux allèles par des points de couleur, ici un vert foncé et un vert clair (on se souviendra que le vert est la couleur des gènes de M1). On suppose que M1 n'est pas consanguin, donc que ses deux copies du gène ne sont pas rigoureusement identiques (M1 est allozygote).



M1 fabrique deux sortes de spermatozoïdes : une moitié récupère la copie « vert foncé », l'autre moitié la copie « vert clair ». Je représente les gamètes par des cercles (pour ne pas confondre avec les vrais rats qui ont, eux, deux allèles). Pour F1, c'est pareil avec encore deux autres allèles un peu différents, que je note en bleu foncé et bleu clair. Elle fabrique deux types d'ovules, des ovules transportant l'allèle bleu foncé, et des ovules transportant l'allèle bleu clair. Attention, ici, tous les allèles sont des allèles d'un seul et même gène. On ne regarde qu'un seul gène, un seul *locus. Par exemple, vert foncé et bleu foncé sont deux variantes légèrement différentes du gène dominant agouti A, et vert clair et bleu clair sont deux variantes légèrement différentes du gène récessif muté « non-agouti » (noir) a. Pour M1 et F1 on a donc :

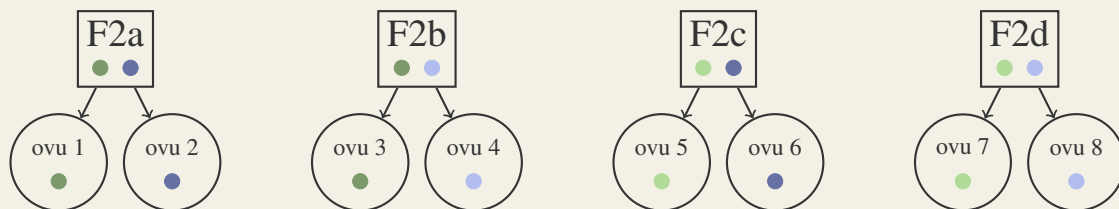


Lorsqu'ils sont reproduits, M1 et F1 peuvent donc avoir quatre types d'enfants différents : le premier type est produit par la rencontre d'un spermatozoïde de type 1 et d'un ovule de type 1, le

second par un spermatozoïde de type 1 et un ovule de type 2, le troisième par un spermatozoïde de type 2 et un ovule de type 1, le dernier par un spermatozoïde de type 2 et un ovule de type 2.



Chacune de ces quatre combinaisons a une chance sur 4 de se produire. Notez que c'est exactement le même raisonnement que vous faites lorsque vous calculez les prévisions d'une portée ! Nous ne connaissons pas exactement le génome de F2, mais nous connaissons les différents cas possibles, et leur probabilité. Pour rajouter un peu de piment, chaque version de F2 produit deux types d'ovules, avec une probabilité 1/2. Nous avons donc, a priori, 8 cas : 4 cas possibles pour F2, et 2 ovules possibles pour chacune de ces F2, soit $2 \times 4 = 8$ cas possibles en tout. Dessinons-les :



Nous voilà avec 8 ovules : 2 contiennent du vert foncé ; 2 contiennent du vert clair ; 4 contiennent une autre couleur que du vert. Donc F2 a une chance sur 4 de transmettre le vert foncé à MA3, une chance sur 4 de lui transmettre du vert clair, et une chance sur deux de ne lui transmettre ni du vert clair, ni du vert foncé. Pendant ce temps, M1 a continué à fabriquer des spermatozoïdes de deux types, et a toujours une chance sur 2 de transmettre soit un allèle vert clair, soit un allèle vert foncé à son fils MA3. Supposons par exemple que M1, sous sa casquette de père de M3 (du côté gauche de l'arbre généalogique de M3), transmet un allèle vert foncé. Cet allèle peut rencontrer chacun des 8 ovules que F2 pourrait produire. Pour chaque enfant possible, je place l'allèle vert foncé à gauche et chacun des allèles fournis par une possible F2 à droite et j'obtiens 8 configurations possibles. Par exemple, M3d est issu d'un spermatozoïde de type 1 de M1, et d'un ovule de type 4, issu de F2b.



Sur ces huit cas, combien sont autozygotes homozygotes, c'est-à-dire contiennent deux allèles identiques par descendance ? Seulement deux, M3a et M3c, qui ont bien deux allèles vert foncé, tous les deux forcément issus de l'ancêtre commun M1. Maintenant, je ne dois pas oublier que M1 aurait également pu transmettre un allèle vert clair à son fils M3, via un spermatozoïde de type 2. Dans ce cas, les huit rejetons possibles sont :



À nouveau, sur les huit possibilités, seules deux reçoivent deux copies identiques de l'allèle vert clair, M3m et M3p.

Donc, au total, nous avons 16 configurations (huit avec l'allèle vert foncé, huit avec l'allèle vert clair), parmi lesquelles 4 possèdent une paire d'allèles identiques. Toutes possibilités considérées, un rejeton M3 issu du croisement père x fille M1 x F2 a 4 chances sur 16, c'est-à-dire 1 chance sur 4, c'est-à-dire **25 % de chances d'être autozygote homozygote**. Son **taux de consanguinité** est donc bien de 25 %, comme toutes les abaques de consanguinité vous le diront (père x fille : 25 %, c'est comme ça).

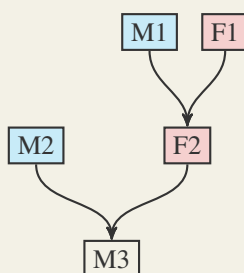
Maintenant, souvenez vous qu'à la place du vert et du bleu, on peut remplacer par agouti et noir. M1 est agouti hétérozygote, il possède un allèle Agouti A dominant, et un allèle noir (non-agouti) a récessif. F2 est également agoutie hétérozygote, elle possède une autre légère variante de l'allèle Agouti A, et une autre légère variante de l'allèle noir a. Sauriez-vous prédire la couleur de base de la portée de M1 et F2 ? Bien sûr ! moitié agouti hétérozygote, 25 % noir, 25 % agouti homozygote, soit 75 % agouti et 25 % noir. Vous voyez, vous savez déjà faire. C'est à peine moins bête que ça (ou va juste essayer de se passer des pastilles de couleur et de l'énumération des cas, mais le principe est bien là).

Maintenant, parce que les rats ont beaucoup de gènes (entre 25 000 et 30 000), et pour cette raison seulement, nous avons le droit de passer de la probabilité individuelle à une statistique sur l'ensemble des gènes. Autrement dit, on s'autorise à dire que « chaque gène a une chance sur 4 d'être présent sous forme autozygote chez M3 » est équivalent à « 25 % des gènes de M3 sont autozygotes » (chose que nous ne devrions pas avoir le droit de faire sur une portée de 12 ratons¹²). Et c'est pourquoi on se permet de l'appeler « taux de consanguinité » (sous-entendu, il désigne une proportion de l'ensemble des gènes)¹³.

Une petite digression

Avant de poursuivre dans les calculs et les explications, je tiens à profiter de mes pastilles pour expliquer quelque chose qui à mon avis est fondamentalement important à comprendre sur la consanguinité, et vraiment trop souvent mal compris.

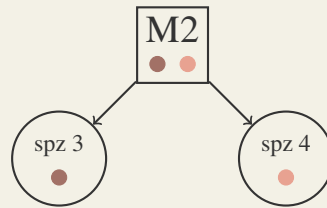
Imaginons un instant que je n'aie **pas** fait de croisement père-fille, mais trouvé un mâle externe M2 à marier avec F2.



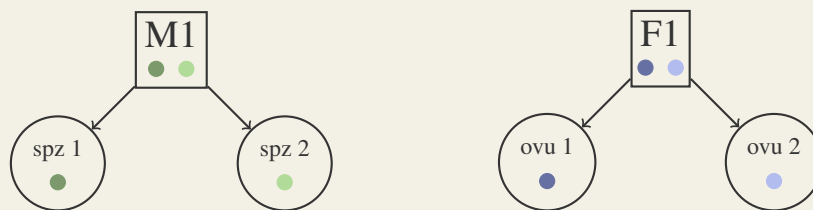
12. Ce n'est pas parce que chaque raton a une chance sur 2 d'être dumbo que vous pouvez hardiment en déduire que vous aurez une portée 50 % dumbo. Si vous n'êtes pas à l'aise avec cette petite subtilité, je vous renvoie à cet article facétieux publié sur le site web consacré à ma troupe de rats : <http://www.vigies-pirates.net/piratologie/rathematique/moitmoit>

13. Il s'agit d'un taux individuel. Il faut également remarquer que, si tous les frères et sœurs de M3 ont le même taux de consanguinité, ça ne veut pas dire pour autant qu'ils sont autozygotes pour les mêmes gènes ! Certains sont autozygotes vert foncé, d'autres autozygotes vert clair, d'autres encore ne sont pas autozygotes pour le gène vert, mais pour d'autres gènes. Ce ne sont pas forcément les mêmes 25 % qui sont autozygotes chez chacun des petits de la fratrie. C'est une des choses qui va nous aider à faire de la sélection.

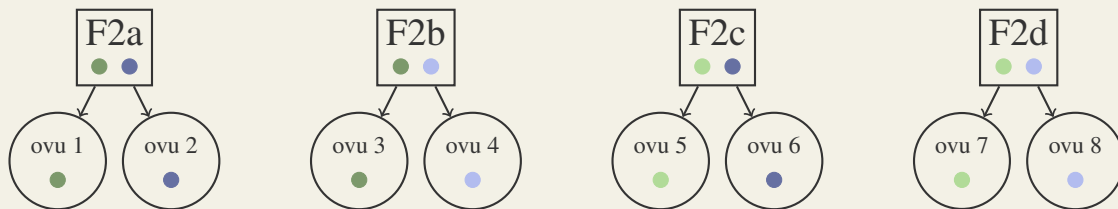
M2 a une autre paire d'allèles, différents de ceux de F1 et M1, un allèle rouge foncé et un allèle rouge clair.



Pour M1 et F1, on n'a rien changé : ils ont toujours, respectivement, des allèles vert foncé et vert clair pour l'un, bleu foncé et bleu clair pour l'autre, et fabriquent chacun deux types de gamètes, un foncé et un clair.



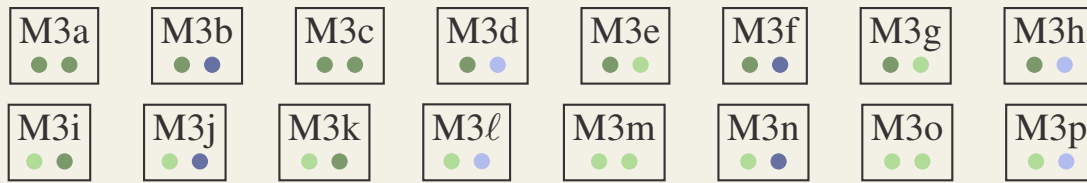
Je reproduis M1 et F1 exactement comme avant, et j'obtiens exactement comme avant 4 types possibles de descendants, qui vont chacun fabriquer deux types de gamètes, soit 8 possibilités d'ovules pour F2.



Attention, c'est maintenant que ça change. Je marie M2 avec F2. Chaque descendant possible reçoit un allèle de M2 (soit du rouge foncé, soit du rouge clair) et un allèle de l'ovule fabriqué par F2, qui a huit valeurs possibles. Nous avons donc 16 descendants possibles :



Nous vérifions immédiatement et facilement qu'aucun des descendants n'est homozygote, ce qui est bien cohérent avec le fait que nous n'avons utilisé aucune consanguinité, mais ce n'est pas ce que je veux vous faire remarquer ici. Concentrons-nous sur les points bleus, c'est-à-dire les gènes de F1 qui sont arrivés jusqu'à M3. Sur 16 possibilités, nous en avons 4 qui reçoivent un allèle bleu foncé issu de F1 (M3b, M3f, M3j et M3n) et 4 qui reçoivent un allèle bleu clair (M3d, M3h, M3l et M3p). Maintenant, reculons un peu dans les pages pour nous rappeler des descendants du croisement consanguin M1 x F2 :



Et c'est... pareil. 4 descendants avec un allèle bleu clair, quatre descendants avec un allèle bleu foncé. **Du point de vue du génome de F1, des allèles qu'elle peut transmettre et en quelles proportions, que la portée finale soit consanguine ou pas n'a aucun effet, aucune importance.** Les « fréquences alléliques » (combien de fois on retrouve un allèle dans la descendance) des allèles de F1 ne sont **pas** modifiées par le fait d'avoir fait une consanguinité paternelle. Cela veut dire par exemple dans le cas du père-fille, qu'il n'est pas « plus grave » de faire une portée père-fille M1 x F2 qui a une mère F1 médiocre, que de faire un simple outcrossing avec la fille de cette même mère médiocre. C'est le génome des ancêtres communs qui va être renforcé, on va augmenter la fréquence allélique des allèles des ancêtres communs. Pour les autres, les ancêtres non communs, tout est *exactement pareil* qu'en outcrossing. Donc avant de juger qu'une consanguinité est une bonne ou une mauvaise idée, ce sont les ancêtres communs qu'il faut scruter. Les autres ne devraient pas influencer sur le choix de faire de la consanguinité ou non, une consanguinité n'aura aucun impact sur les allèles des autres ancêtres. Si vous jugez que votre F1 est une bonne rate, sans gros défaut ni qualités exceptionnelles, vous pouvez aussi bien faire un père-fille qu'un outcrossing avec la fille de F1 : ce qui compte, c'est que M1, lui, soit d'excellente qualité. Vous n'êtes pas en train de faire de la consanguinité sur les gènes de F1.

5.1.2 Calcul par la méthode des chemins

La digression étant refermée, revenons à notre calcul de taux de consanguinité. La méthode des chemins (ou méthode des chaînes de parenté, proposée par [Malécot, 1948]) s'appuie sur le principe de « une chance sur deux de transmission des allèles » que nous avons décortiqué plus haut, mais avec un niveau d'abstraction très légèrement supérieur, c'est-à-dire que l'on va se passer des pastilles de couleur et de l'énumération de tous les cas possibles (c'est quand même un peu laborieux !) et se souvenir qu'à chaque fois que l'on emprunte une flèche, on divise les probabilités par deux.

Sur notre exemple père-fille, raisonnons en probabilité, sans dessiner les pastilles. Que faut-il pour obtenir un rejeton M3 qui soit autozygote homozygote, donc qui ait deux copies strictement identiques d'un gène donné ? Il ne peut les avoir obtenues que de M1 puisque c'est le seul ancêtre commun. Il faut qu'il ait deux copies du vert foncé, ou deux copies du vert clair. Imaginons pour le vert foncé. Il faut que son père lui ait donné, ce qui a une chance sur deux de se produire, et il faut *aussi* que sa mère lui ait donné. Pour que sa mère lui ait donné, il faut qu'elle l'ait reçu de son propre père, ce qui a une chance sur deux de se produire, et qu'elle lui ait ensuite transmis, ce qui a aussi une chance sur deux de se produire, soit au total : une chance sur quatre que sa mère lui ait donné. Donc pour que son père lui ait donné (une chance sur deux) et qu'en même temps sa mère lui ait donné (une chance sur quatre), nous avons un total de $1/2 \times 1/4 = 1/8$. Mais ça ne concerne que le premier cas, celui où M3 est autozygote pour le vert foncé. On raisonne de même pour le vert clair : M3 a aussi une chance sur huit d'être autozygote pour le vert clair. Autozygote vert foncé et autozygote vert clair sont deux événements mutuellement exclusifs (ils ne peuvent pas se produire en même temps) donc on peut additionner : $1/8 + 1/8 = 1/4$, M3 a bien une chance sur 4 d'être autozygote pour le gène que nous regardons, donc son taux de consanguinité est bien de 25 %. Qu'avons-nous fait ? Nous avons cherché un chemin entre l'ancêtre commun et M3, celui qui passe par son père

(ce chemin est de longueur 1 puisque nous avons emprunté une flèche pour passer de M1 à M3), nous avons cherché le deuxième chemin entre l'ancêtre commun et M3, celui qui passe par sa mère (il est de « longueur 2 » puisqu'on emprunte exactement deux flèches pour passer de M1 à F2 puis M3), nous avons multiplié $1/2$ avec lui-même autant de fois que nous empruntons une flèche, et à la fin nous avons multiplié par deux pour ne pas oublier que nous avons 2 cas d'autozygotie possible, double vert foncé ou double vert clair :

$$\frac{1}{2^1} \times \frac{1}{2^2} \times 2 = \frac{1}{4}$$

Si vous vous êtes déjà renseigné sur la question, ça doit commencer à ressembler à une formule que vous avez lue. Il y a une toute petite différence avec la formule classique, car pour compter nos chemins, nous avons compté aussi M3, ce qui n'est pas la coutume. Tordons un peu nos définitions. Au lieu de prendre le chemin de M1 à M3 d'un côté et de l'autre, je prends le chemin qui va de M1 au père de M3 (il est cette fois de longueur zéro puisque je m'arrête à M1) et le chemin qui va de M1 à la mère de M3 (il est cette fois de longueur 1 puisque je m'arrête à F2). J'ai « perdu » deux divisions par deux, que je compense en les appliquant à la dernière multiplication par 2 (qui devient donc une division par deux, c'est-à-dire une multiplication par $1/2$). En remplaçant :

$$\frac{1}{2^0} \times \frac{1}{2^1} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{2^{(0+1+1)}} = \frac{1}{4}$$

Si j'appelle N la longueur du chemin qui va de l'ancêtre commun au père, et P la longueur du chemin qui va de l'ancêtre commun à la mère, je retrouve la formule hyperclassique :

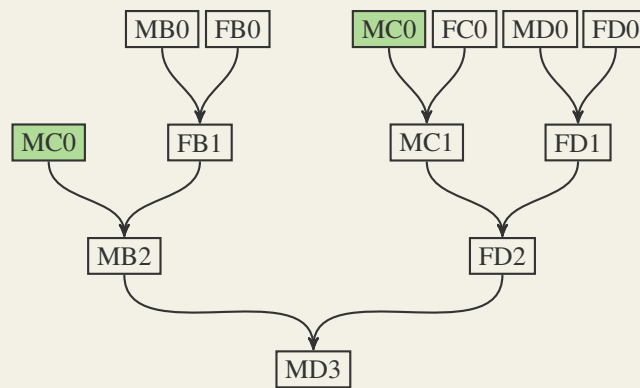
$$\text{Coefficient de consanguinité de M3} = \frac{1}{2^{N+P+1}}$$

Attention ! si j'oublie de m'arrêter au père et à la mère et que je vais jusqu'à M3, j'ajoute une unité à chaque chemin. Si je veux faire comme ça (j'ai le droit), il faut remultiplier deux fois par deux pour compenser ces deux flèches empruntées en trop (entre M1 et M3 d'un côté, entre F2 et M3 de l'autre), et donc remplacer le $+1$ par un -1 . Si j'appelle maintenant N' le chemin qui va de l'ancêtre commun à M3 en passant par son père ($N' = N + 1$) et P' le chemin qui va de l'ancêtre commun à M3 en passant par sa mère ($P' = P + 1$), j'ai maintenant la formule équivalente :

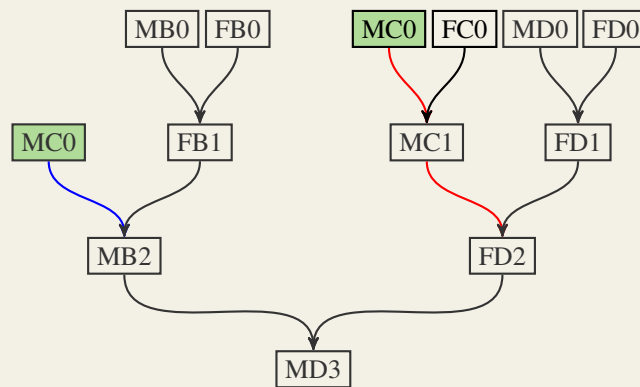
$$\text{Coefficient de consanguinité de M3} = \frac{1}{2^{N'+P'-1}}$$

Il faut faire attention à la définition des chemins que l'on adopte, et à ne pas compter des rats ou des flèches en trop (problème de piquet et d'intervalle...).

La méthode des chemins c'est ça : c'est compter les probabilités, en évitant d'énumérer tous les cas et de dessiner des pastilles, mais c'est pareil. Histoire d'être sûrs que nous avons bien compris, prenons un exemple un tout petit peu plus compliqué, notre exemple consanguin de l'introduction, dont je rappelle l'arbre généalogique classique :



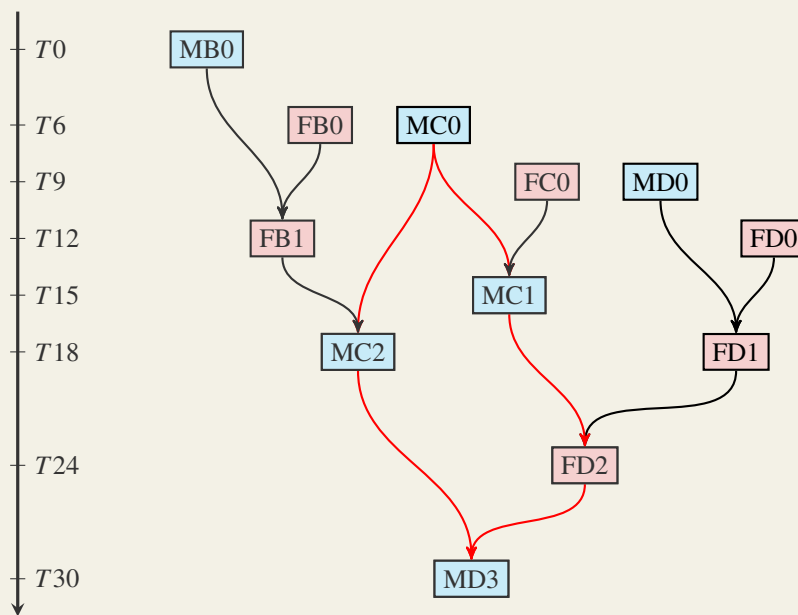
Nous avons un seul ancêtre commun, MC0 en vert. Nous dessinons en bleu le chemin qui va de MC0 au père de MD3, et en rouge le chemin qui va de MC0 à la mère de MD3 :



Le chemin bleu est de longueur $N = 1$ (une flèche parcourue entre MC0 et MB2) et le chemin rouge de longueur $M = 2$ (deux flèches empruntées, une de MC0 à MC1 et une de MC1 à FD2). En appliquant la formule, j'obtiens bien :

$$\text{Coefficient de consanguinité de M3} = \frac{1}{2^{N+P+1}} = \frac{1}{2^{1+2+1}} = \frac{1}{2^4} = 6,25\%$$

Sur les schémas de croisement, on peut également visualiser cela très simplement : les deux chemins qui vont de l'ancêtre commun (désormais représenté une seule fois puisque c'est un schéma de croisement et non un arbre binaire classique) à MD3 se rejoignent aux deux bouts et forment une boucle, dessinée en rouge :



Attention, ici, j'ai adopté la définition des chemins qui vont jusqu'à MD3 (ils ne s'arrêtent pas à son père et à sa mère), donc j'ai des longueurs de chemin « prime » et c'est la deuxième formule qu'il faut que j'applique :

$$\text{Coefficient de consanguinité de M3} = \frac{1}{2^{N'+P'-1}} = \frac{1}{2^{2+3-1}} = \frac{1}{2^4} = 6,25\%$$

Sur ce schéma, je peux carrément oublier le père et la mère et l'existence de deux chemins. Il me suffit de définir comme Q' la longueur de la boucle qui va de MD3 à lui-même, et j'ai directement :

$$\text{Coefficient de consanguinité de M3} = \frac{1}{2^{Q'-1}} = \frac{1}{2^{5-1}} = \frac{1}{2^4} = 6,25\%$$

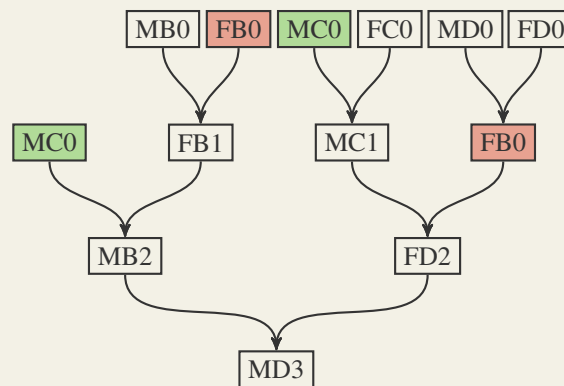
Vous voyez que c'est toujours pareil ! Et comme j'aime la simplicité et que ce -1 m'enquiquine, je choisis une formulation encore différente (mais toujours équivalente). Au lieu de compter les flèches, je vais compter les rats. Ça ne fait que décaler les choses de 1 (une flèche : deux rats, deux flèches : trois rats, trois flèches : quatre rats... des piquets et des intervalles !). Je définis la longueur Q comme le nombre de rats différents que je rencontre en chemin lorsque je vais du père de MD3 à la mère de MD3 en passant par l'ancêtre commun. C'est le chemin que je peux noter ici : MC2 MC0 MC1 FD2. Je rencontre 4 rats sur ce chemin, donc $Q = 4$ (et on a la relation $Q' = Q + 1$). Et j'ai maintenant la formule simplissime (utilisée et appliquée dans la section 2 de ce dossier) :

$$\text{Coefficient de consanguinité de M3} = \frac{1}{2^Q} = \frac{1}{2^4} = 6,25\%$$

Nous voilà donc armés pour comprendre et calculer le taux de consanguinité en présence d'un ancêtre commun apparaissant exactement deux fois dans l'arbre généalogique. Maintenant, que faire s'il y a plusieurs ancêtres communs ? et si l'ancêtre commun apparaît plus de deux fois ?

Ancêtres et chemins multiples

Et bien, on va simplement traiter chaque cas élémentaire par la méthode des chemins, et les additionner à la fin. Prenons un exemple avec deux ancêtres communs, chacun apparaissant deux fois.



Ne regardez pas trop les âges de reproduction, pas la peine de se donner des sueurs froides pour rien, c'est juste pour l'exemple. Que faut-il pour que MD3 soit autozygote ? Et bien, il faut : soit qu'il ait deux copies identiques issues de MC0, soit qu'il ait deux copies identiques issues de FB0. Ces deux cas sont mutuellement exclusifs (MD3 n'a de place que pour deux allèles), donc on va les traiter séparément, et additionner à la fin. (Les probabilités de deux événements indépendants et mutuellement exclusifs s'additionnent). On applique la méthode des chemins sur l'ancêtre commun MC0, qui se trouve exactement dans le cas que nous venons de traiter, donc nous savons déjà qu'il apporte un taux de consanguinité de 6,25 %. On applique également la méthode des chemins à FB0 (il se trouve que c'est pareil en symétrique donc il n'y a pas à être grand clerc), et on obtient également 6,25 %. Le taux de consanguinité total de MD3 est donc $6,25 + 6,25 = 12,5\%$.

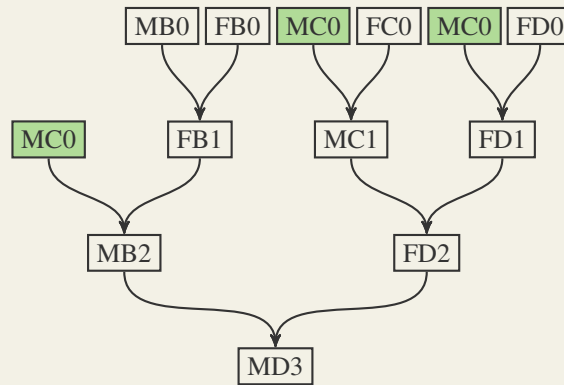
Avec ça, vous en avez normalement assez pour retrouver les valeurs les plus connues de la consanguinité. Je vous donne l'abaque, si vous pensez avoir besoin de vérifier que vous avez tout compris jusqu'ici, n'hésitez pas à faire l'exercice.

Type de mariage	Ancêtres communs	Taux de consanguinité
Frère × sœur	Leurs deux parents	25 %
Parent × enfant	Le parent	25 %
Demi-frère × demi-sœur	Le parent commun	12,5 %
Oncle × nièce	Les parents de l'oncle	12,5 %
Grand-parent petit-enfant	Le grand-parent	12,5 %
Cousins germains	Deux grands-parents	6,25 %

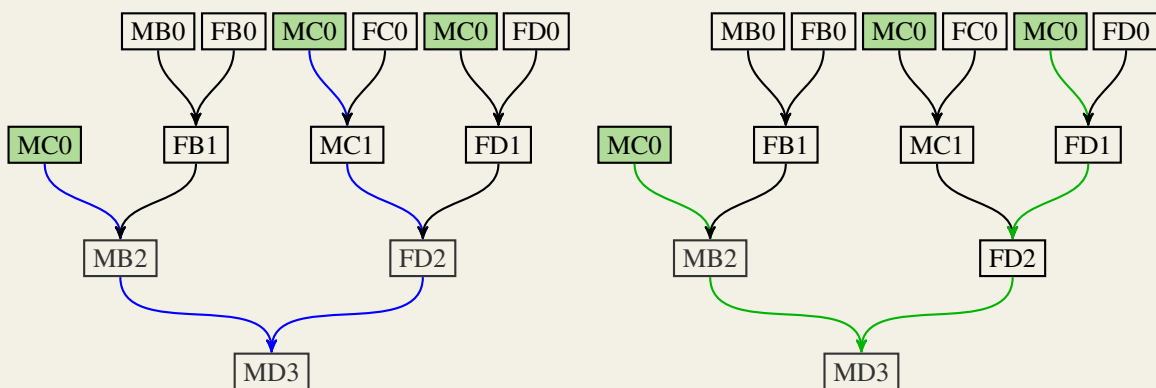
Et si le même ancêtre apparaît plus de deux fois ? Nous allons compter tous les chemins qui vont du père à la mère en passant par lui. Ils représentent tous des « cas possibles », mutuellement exclusifs, de transmission de copies identiques à MD3. Et on fera l'addition du tout à la fin. Attention, il faut que les chemins :

- passent bien à la fois par le père **et** par la mère ; si l'ancêtre commun apparaît deux fois du même côté (deux fois du côté maternel par exemple), c'est un ancêtre du rat final qui est consanguin, mais peut-être pas le rat lui-même.
- n'aillent jamais à rebrousse-poil ! quand on est en train de monter du père vers l'ancêtre commun, on s'arrête quand on rencontre l'ancêtre commun. Bien sûr, les parents de l'ancêtre commun sont aussi des ancêtres communs, mais si l'on commence à les compter aussi, on va compter plusieurs fois la même chose pour rien. Donc les ancêtres communs sont en fait ce que l'on appelle « les ancêtres communs les plus proches » (en anglais MRCA pour *most recent common ancestor*), et quand on les rencontre, on change de cap pour redescendre vers la mère.

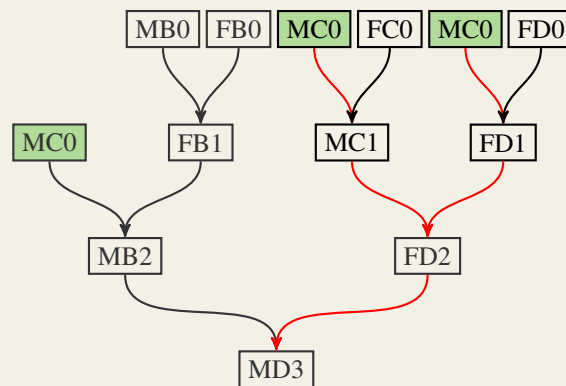
Supposons par exemple que l'ancêtre commun MC0 apparaissait deux fois dans l'arbre maternel et une fois dans l'arbre paternel, par exemple dans cet arbre :



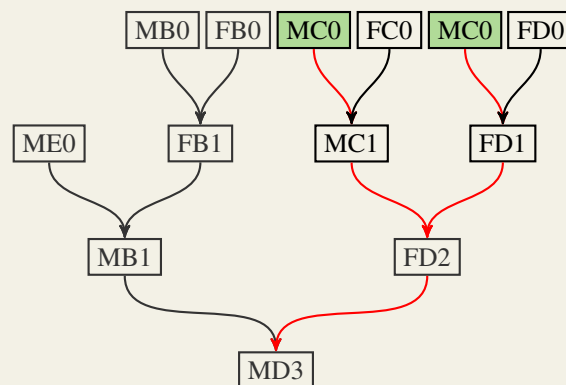
Nous avons deux chemins à compter : le chemin entre la première apparition de MC0 à gauche et l'apparition de MC0 à droite (ci-dessous : dessin de gauche, chemin en bleu), et un chemin entre la deuxième apparition de MC0 à gauche et l'apparition de MC0 à droite (ci-dessous : dessin de droite, chemin en vert). Je fais descendre les chemins jusqu'à MD3 pour bien visualiser le trajet des allèles jusqu'à lui (il ne faudrait pas oublier d'enlever une unité à la longueur de chaque chemin pour en déduire le calcul).



Mais il n'y a aucun chemin à compter entre les deux apparitions de MC0 à droite : sur le dessin ci-dessous, le chemin rouge n'est pas un chemin qui passe par le père **et** par la mère de MD3. Il est impossible que MD3 reçoive deux allèles identiques venant tous les deux de MC0 par ce (faux) chemin, puisqu'un seul allèle transitera entre MC0 et MD3, via sa mère.



Cela se voit encore mieux si l'on imagine un autre arbre dans lequel MC0, cette fois, n'apparaît pas à gauche :



Dans ce cas on voit très bien que les parents MD3 n'ont pas d'ancêtre commun, et que MD3 n'est donc, par définition, pas consanguin. Le « chemin » rouge (qui n'est pas un vrai chemin) ne passe pas par son père, et ne peut en aucun cas être la route empruntée par deux allèles identiques : MD3 ne peut posséder, au plus, qu'un seul allèle issu de MC0. FD2 est consanguine (à 12,5 % puisqu'elle est issue d'un croisement entre un demi-frère et sa demi-sœur), mais, comme elle ne transmet qu'un allèle à MD3, elle ne peut pas contribuer à une éventuelle consanguinité de MD3 (pour cela, il faudrait qu'elle puisse lui transmettre deux allèles par deux routes différentes).

Enfin, les parents de MC0 n'interviennent pas dans le calcul. Certes, ils sont également ancêtres communs, mais tout ce qu'ils transmettent passe *forcément* par MC0. Si l'on compte 1/2 pour monter de MC0 à son père, fois 1/2 pour redescendre à MC0, on serait en train de dire que MC0 a une chance sur 4 de posséder un allèle qu'il possède avec certitude, ce qui serait une erreur de raisonnement. Dans le doute, si l'on hésite à compter un chemin ou à ne pas le compter, il suffit de revenir à la signification des choses (aux probabilités de circulation des allèles) et on doit s'en sortir !

Ancêtre commun consanguin

Jusqu'ici, nous avons considéré que l'ancêtre commun n'était pas lui-même consanguin. Évidemment, s'il l'est, ça va augmenter la probabilité qu'il transmette des allèles identiques à ses descendants d'un côté et de l'autre, puisqu'il a déjà une probabilité non nulle de transmettre « automatiquement » un allèle (ce qui arrive s'il est autozygote pour le gène considéré). Si le taux de consanguinité de l'ancêtre commun est α , sa probabilité de transmettre un allèle donné n'est plus 1/2, mais

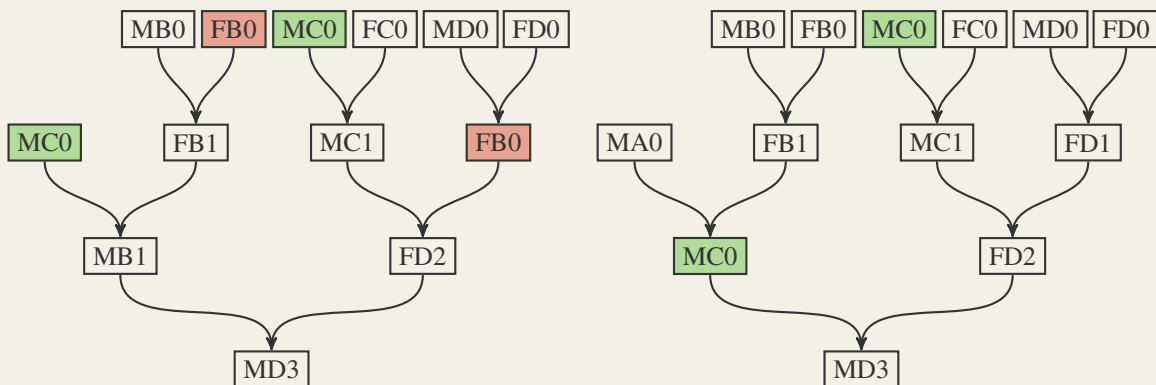
$(1/2) \times (1 + \alpha)$. Donc dans la formule des chemins, avec les notations précédentes (Q est le nombre de rats rencontrés en chemin quand on va du père à la mère en passant par l'ancêtre commun), on va simplement intégrer ce facteur correctif, et la formule devient (pour un chemin unique) :

$$\text{Coefficient de consanguinité} = \frac{1}{2Q} \times (1 + \alpha)$$

C'est uniquement cet effet qui permet d'obtenir des taux de consanguinité supérieurs à 25 %. En effet, dans la reproduction sexuée, le croisement unique le plus consanguin que l'on puisse faire, c'est le croisement parent-enfant, ou le croisement frère-sœur. En l'absence d'ancêtres eux-mêmes consanguins, ce taux maximum est de 25 %. On ne peut pas faire plus en une seule fois (méfiez-vous des gens qui vous parlent de « portée 100 % consanguine » : ils n'ont absolument rien compris à la choucroute). Par contre, si l'on marie un frère et une sœur déjà eux-mêmes issus du croisement entre deux individus apparentés, le taux de consanguinité des parents va apparaître dans le calcul et lui permettre d'augmenter au-delà de 25 %.

Le taux ne fait pas tout

Deux situations différentes peuvent donner un taux de consanguinité identique : le taux ne dit pas tout, il est intéressant de savoir **combien** d'ancêtres ses parents ont en commun. Comparez ces deux situations déjà étudiées :



À gauche, il y a deux ancêtres communs, avec un « chemin » pour chacun. Nous avons un taux de 6,25 % issu de MC0 et 6,25 % issu de FB0, soit un taux de consanguinité total de 12,5 %. À droite, nous avons un seul ancêtre commun, mais il est plus proche puisqu'il est à la fois l'ancêtre de la mère et le père de la portée, il s'agit d'une portée grand-père x petite-fille. Le « chemin » entre le père et l'ancêtre commun est donc de longueur zéro (et de longueur 2 entre la mère et l'ancêtre commun), ce qui donne donc un taux de consanguinité de 12,5 %, mais de 12,5 % « en une seule fois », basé entièrement sur le génome de MC0. À taux de consanguinité égale, plus il y a d'ancêtres communs, et plus ils sont éloignés de la portée à naître en nombre de générations, ce qui veut dire que l'on a d'autant plus de recul sur eux. Il importe donc de regarder à la fois le taux de consanguinité en lui-même, mais aussi la structure, l'architecture de l'arbre généalogique, et le nombre d'ancêtres communs qui participent à ce taux. On peut exprimer cette structure sous forme de *taux de consanguinité partiel*, qui exprime la partie du taux de consanguinité apportée par l'un ou l'autre des ancêtres communs. Par exemple ici, 6,25 % pour la consanguinité apportée par MC0 et 6,25 % pour la consanguinité apportée par FB0.

5.1.3 Calcul par la méthode tabulaire

Bon, maintenant que nous avons fait un bon tour dans la consanguinité, sa signification, quelques exemples, que nous avons une méthode pour la calculer, nous nous sentons bien armés. Pourtant, si vous avez déjà jeté un œil à la section 2, vous avez dû voir que la méthode des chemins, c'était mignon, mais rapidement indémerdable. Pour la plupart des situations courantes, elle suffit largement, mais pour un schéma compliqué, qui grandit en taille, elle n'est pas pratique, avec un gros risque d'oubli ou d'erreur. Heureusement, là encore, la science a pensé à nous et a inventé d'autres méthodes plus... méthodiques, dont la méthode tabulaire, qui s'appelle ainsi tout simplement car nous allons construire des tableaux.

La première étape de la méthode consiste à construire un tableau contenant nos informations de pedigree dans un ordre chronologique, de manière très simple : chaque ligne décrit un rat et ses parents ; dans la première colonne, on met le nom du rat, dans la deuxième, son père, dans la troisième, sa mère. Il est important de commencer par les premiers, car on va voir que l'on va lire le tableau de haut en bas, et qu'il ne faut pas rencontrer un enfant avant de rencontrer ses parents. Donc on rentre toujours les parents d'un rat avant de rentrer le rat lui-même (un peu comme au LORD !). Quand un rat n'a pas de parents connus, on dira que son père et sa mère sont le rat 0, le rat inconnu. Dans notre exemple père-fille, ce premier tableau se construit ainsi :

M1	0	0
F1	0	0
F2	M1	F1
M3	M1	F2

L'idée est de ne pas avoir besoin de regarder tout le tableau (tout l'arbre) en entier pour trouver les chemins, mais juste de regarder un cran en arrière, et d'écrire le calcul de proche en proche (ce qui est finalement la route inverse de la méthode des chemins, puisque pour la méthode des chemins nous avons d'abord fait des multiplications par 1/2 de proche en proche avant de les transformer en puissance en fonction de la longueur globale du chemin). Maintenant, nous avons deux options pour faire cela : l'option feignasse, l'option babasse, et l'option brutasse. (Je précise qu'il ne s'agit pas d'appellations officielles).

L'option feignasse

Je donne mon tableau à un logiciel qui sait faire. Fin de la méthode. Ouais, celle-là elle est cool. Mais vous avez quand même envie de savoir comment ça marche, non ?

L'option babasse

Je comprends comment ça marche (cf. ci-dessous), je prends mon petit ordinateur, et je programme une fonction, itérative ou récursive suivant mes préférences personnelles (en récursif, ça a l'air vraiment joli), qui va faire le calcul pour moi. Mais quand même, il faut que je la programme, donc c'est moins feignasse. Je mentionne la chose pour ceux d'entre vous qui auraient la fibre informaticienne ! Pour être tout-à-fait honnête, la récursivité me donne mal à la tête, j'ai essayé pendant deux jours, et j'ai un programme qui donne *presque* le bon résultat, mais presque seulement, et qui met des heures à faire le job. Je suis sûre et certaine que ce n'est pas si dur et que l'on peut faire ça

joliment (même si pas très optimal, car grosse pile d'appels à prévoir). Si vous êtes geek et joueur, prévenez-moi quand vous aurez réussi !

L'option brutasse

Je comprends comment ça marche, je prends mon petit crayon, et j'applique méthodiquement dans l'ordre une série de calculs simples (il y en a beaucoup, mais ils sont tous faciles) sans me perdre en route car mon tableau est ordonné, donc je sais exactement dans quel ordre effectuer chaque calcul, donc je ne risque pas de loucher en essayant de regarder un arbre généalogique droit dans les yeux.

Pour cela, nous avons besoin d'introduire une quantité intermédiaire, le **taux de parenté** entre deux rats (il existe plusieurs définitions du taux ou coefficient de parenté, nous utilisons ici celui de [Malécot, 1948]). Il s'agit, simplement, du taux de consanguinité (noté par la lettre grecque alpha : α) des descendants qui naîtraient de l'union entre ces deux rats s'ils se reproduisaient ensemble. Notons le Φ (lettre grecque phi majuscule). On a les relations :

$$\begin{aligned}\alpha(\text{Raoul}) &= \Phi(\text{papa de Raoul}, \text{maman de Raoul}) \\ \Phi(\text{Prosper}, \text{Gertrude}) &= \alpha(\text{enfant de Prosper et Gertrude})\end{aligned}$$

Φ est une fonction assez libérale, car elle permet aussi de calculer la parenté d'un rat avec lui-même, ou la parenté de deux mâles ensemble ; leur parenté est alors le taux de consanguinité de descendants « virtuels » (pas grave si ça ne peut pas arriver dans la vraie vie). La parenté d'un rat avec lui-même est logiquement :

$$\Phi(\text{Raoul}, \text{Raoul}) = \frac{1}{2}(1 + \alpha(\text{Raoul}))$$

Si vous n'en êtes pas persuadé, dessinez l'arbre généalogique d'un descendant de Raoul avec lui-même. Ou dessinez des pastilles avec les spermatozoïdes de Raoul ! Assez logiquement aussi, la parenté de deux rats qui n'ont aucun ancêtre commun vaut 0. Là, si vous n'êtes pas convaincu, je ne peux plus rien faire pour vous.

Le principe de la méthode tabulaire est de construire un tableau qui va contenir **toutes** les parentés entre toutes les paires possibles de rats, en le remplissant ligne par ligne, chaque ligne étant remplie grâce à la connaissance des précédentes.

Donc pour notre exemple père-fille, notre deuxième tableau va ressembler à :

	F1	M1	F2	M3
F1	×			
M1				
F2				
M3				

et on va remplir les cases, une par une, en commençant en haut, chaque case contenant la parenté entre les rats de la ligne et la colonne correspondante. Par exemple, dans la case que j'ai marquée d'une croix et qui sera la première que je remplirai, il y aura la parenté de F1 avec F1. Le tableau étant symétrique (la parenté de Prosper et Gertrude est égale à la parenté de Gertrude et Prosper), je

peux me contenter d'en remplir une grosse moitié : sa diagonale et tout ce qui se trouve en dessous, par exemple. Voici l'ordre dans lequel je vais remplir mes cases (je note ça calcul 1, calcul 2 pour ne pas confondre avec la vraie valeur de parenté qui remplira la case quand j'aurai fait le calcul en question) :

	F1	M1	F2	M3
F1	calcul 1			
M1	calcul 2	calcul 3		
F2	calcul 4	calcul 5	calcul 6	
M3	calcul 7	calcul 8	calcul 9	calcul 10

dont je pourrai déduire, grâce à la diagonale, tous les coefficients de consanguinité de tous les rats.

Pour faire ce calcul, nous allons employer des formules de « récurrence », qui expriment des relations entre la parenté entre deux rats d'une part, et les différentes parentés entre les quatre parents de ces deux rats d'autre part (s'ils en ont bien quatre distincts, on verra les cas particuliers plus tard). Ce qui va nous permettre de remplir chaque ligne directement en regardant les lignes précédentes. Le raisonnement est simple. Si deux rats, Prosper et Gertrude, sont apparentés, il y a quatre sources possibles pour cette parenté :

- La mère de Prosper et la mère de Gertrude sont apparentées.
- La mère de Prosper et le père de Gertrude sont apparentés.
- Le père de Prosper et la mère de Gertrude sont apparentés. (Vous voyez où je veux en venir).
- Le père de Prosper et le père de Gertrude sont apparentés.

On va donc traiter les probabilités associées à ces quatre cas. Prenons le premier. On suppose que le père de Prosper, disons qu'il s'appelle Marcel, est apparenté à la mère de Gertrude, Germaine. Il y a donc une probabilité $\Phi(\text{Marcel}, \text{Germaine})$ d'obtenir deux fois le même allèle en piochant un allèle de Marcel et un allèle de Germaine au hasard, par définition de la fonction Φ . Mais ensuite, encore faut-il que Prosper, fils de Marcel, ait transmis l'allèle en question à Raoul, ce qui n'a qu'une chance sur 2 de se produire. Et il faut aussi que Gertrude, fille de Germaine, ait transmis le même allèle à Raoul, ce qui a également une chance sur deux de se produire. Donc Raoul a deux allèles identiques, l'un issu de Marcel et l'autre issu de Gertrude, avec une probabilité totale de $1/2 \times 1/2 \times \Phi(\text{Marcel}, \text{Germaine})$.

Il va se passer le même raisonnement pour les trois autres cas (mère de Prosper et père de Gertrude, père de Prosper et mère de Gertrude, etc.). Donc la consanguinité de Raoul, qui est la parenté entre Prosper et Gertrude, va s'exprimer comme la somme de quatre termes, chaque terme s'écrivant $1/4 \times$ la fonction de parenté entre l'un de ses grands-parents maternels et l'un de ses grands-parents paternels.

Pour écrire ça d'une manière concise, et parce que l'on va finir par manquer de prénoms surannés, j'introduis quelques notations mathématiques supplémentaires. J'appelle Prosper i , Gertrude j , je définis la fonction « père » que je note par la lettre grecque π (pi : $\pi(i)$ est le père de Prosper), la fonction « mère » que je note par la lettre grecque μ (mu : $\mu(j)$ est la mère de Gertrude), et j'obtiens la formule :

$$\Phi(i, j) = \frac{1}{4}\Phi(\pi(i), \pi(j)) + \frac{1}{4}\Phi(\pi(i), \mu(j)) + \frac{1}{4}\Phi(\mu(i), \pi(j)) + \frac{1}{4}\Phi(\mu(i), \mu(j))$$

Il y a un tout petit souci, c'est que cette formule ne marche que si Prosper et Gertrude ont leurs parents connus, que Prosper n'est pas le père de Gertrude, et que Gertrude n'est pas la mère de Pros-

per. Ce qui est vrai presque tout le temps dans les grandes familles, mais ça peut arriver quand même. Dans ce cas, on va avoir besoin de quelques formules complémentaires, que l'on peut démontrer par le même type de raisonnement en probabilité que ci-dessus. Par exemple, si Prosper est le père de Gertrude ($\pi(j) = j$) on a :

$$\begin{aligned}\Phi(\pi(j),j) &= \frac{1}{2}\Phi(\pi(j),\pi(j)) + \frac{1}{2}\Phi(\pi(j),\mu(j)) \\ &= \frac{1}{2}\alpha(\pi(j)) + \frac{1}{2}\alpha(j)\end{aligned}$$

N'hésitez pas à dessiner l'arbre généalogique du croisement père-fille entre Prosper Gertrude et d'appliquer la méthode des chemins, vous devez retrouver cette formule. Et on fait de même pour les cas où Raoul est la mère de Gertrude, où Gertrude est la mère de Raoul, et où Gertrude est le père de Raoul.

Il peut également se produire un autre cas : Prosper ou Gertrude n'ont pas de parents connus. Si ni l'un ni l'autre n'ont de parents connus, on ne peut que supposer qu'ils ne sont pas apparentés, donc que leur parenté vaut zéro ; à moins que Prosper et Gertrude soient identiques, auquel cas leur parenté vaut 1/2 (en supposant qu'ils ne sont pas consanguins, qui est la seule chose raisonnable à supposer quand on ne connaît pas leurs parents). Il nous reste un tout dernier cas, celui où Prosper (i) n'a pas de parents connus, mais Gertrude (j) en a, et aucun parent de Gertrude n'est égal à Prosper. Dans ce dernier cas, le raisonnement sur les probabilités nous donne :

$$\Phi(i,j) = \frac{1}{2}\Phi(i,\pi(j)) + \frac{1}{2}\Phi(i,\mu(j))$$

Nous avons maintenant toutes les règles de calcul nécessaires pour remplir notre tableau de proche en proche. Faisons-le ensemble pour le cas du croisement père-fille.

	F1	M1	F2	M3
F1	calcul 1			
M1	calcul 2	calcul 3		
F2	calcul 4	calcul 5	calcul 6	
M3	calcul 7	calcul 8	calcul 9	calcul 10

Je garde sous la main mon premier tableau pour lire qui sont les parents d'un rat à chaque fois que j'en ai besoin :

M1	0	0
F1	0	0
F2	M1	F1
M3	M1	F2

Pour le premier calcul, nous devons calculer la parenté de F1 avec elle-même, $\Phi(F1,F1)$. F1 est une fondatrice, non consanguine, donc $\Phi(F1,F1) = 1/2$. Nous passons à la ligne suivante, le calcul 2. Nous devons calculer la parenté de M1 avec F1. F1 et M1 sont tous les deux des fondateurs, et ils ne sont pas identiques, donc $\Phi(F1,M1) = 0$. Le calcul 3 est à nouveau un calcul de parenté d'un fondateur avec lui-même, il est donc identique au premier calcul. Commençons à remplir notre tableau :

	F1	M1	F2	M3
F1	1/2			
M1	0	1/2		
F2	calcul 4	calcul 5	calcul 6	
M3	calcul 7	calcul 8	calcul 9	calcul 10

Notre prochain calcul, le quatrième, est le calcul de parenté entre F2 et F1. Bien sûr F1 et F2 ne peuvent pas se reproduire ensemble, mais je peux tout de même définir leur fonction de parenté en imaginant qu'elles le puissent, donc qu'un ovule issu de F1 puisse s'unir à un ovule issu de F2 (il est bon de se souvenir de temps en temps que les probabilités sont intimement liées au processus biologique de production et rencontre des gamètes). Or, F1 est la mère de F2, je vais donc appliquer la règle correspondante, soit :

$$\begin{aligned}\Phi(F1,F2) &= \frac{1}{2}\Phi(F1,\pi(F2)) + \frac{1}{2}\Phi(F1,\mu(F2)) \\ &= \frac{1}{2}\Phi(F1,M1) + \frac{1}{2}\Phi(F1,F1)\end{aligned}$$

Bonne nouvelle ! Le calcul 4 fait intervenir des quantités que j'ai déjà calculées dans la ligne précédente du tableau, je n'ai qu'à aller les lire dans les cases où je les ai déjà écrites. J'obtiens donc $\Phi(F1,F2) = 1/2 \times 0 + 1/2 \times 1/2 = 1/4$ (nous retrouvons bien le taux de consanguinité d'un croisement entre parent et enfant, 25 %). Le calcul 5 est identique puisque cette fois nous calculons la parenté entre F2 et son père M1. Je termine la ligne par le calcul 6 qui est le calcul de parenté de F2 avec elle-même. F2 n'est pas consanguine, sa parenté avec elle-même est donc de 1/2. Je complète mon tableau :

	F1	M1	F2	M3
F1	1/2			
M1	0	1/2		
F2	1/4	1/4	1/2	
M3	calcul 7	calcul 8	calcul 9	calcul 10

Il ne me reste plus qu'une ligne à compléter, on y est presque. Pour le calcul 7, je dois calculer la parenté entre M3 et F1. F1 n'est pas la mère de M3, elle n'a pas de parents, mais M3 en a, donc j'applique la règle correspondant à ce cas : $\Phi(F1,M3) = \frac{1}{2}\Phi(F1,M1) + \frac{1}{2}\Phi(F1,F2)$. Le calcul fait intervenir des parentés que j'ai déjà calculées, et me donne $\Phi(F1,M3) = 1/8$, qui est bien le taux de consanguinité d'un croisement entre une grand-mère et son petit-fils.

Pour le calcul 8, il me faut la parenté entre M1 et M3. M1 est le père de M3, donc j'applique la règle correspondante :

$$\Phi(M1,M3) = \frac{1}{2}\Phi(M1,\pi(M3)) + \frac{1}{2}\Phi(M1,\mu(M3)) = \frac{1}{2}\Phi(M1,M1) + \frac{1}{2}\Phi(M1,F2)$$

Encore une fois, le calcul ne fait intervenir que des parentés déjà calculées : la parenté de M1 avec lui-même qui vaut 1/2 et la parenté de M1 avec F2 (calcul 5) qui vaut 1/4. La parenté entre M1 et M3 vaut donc au total $\Phi(M1,M3) = 1/2 \times 1/2 + 1/2 \times 1/4 = 3/8$. Ce n'est pas une valeur usuelle, car M1 est à la fois le père et le grand-père de M3, donc nous ne pouvons plus lire dans notre abaque.

Il nous reste deux cases à remplir. Pour la case 9, nous calculons la parenté de M3 avec sa mère F2, donc nous appliquons la règle correspondant à ce cas. Pour la dernière, nous calculons la parenté

de M3 avec lui-même, qui est égale à $\Phi(M3, M3) = 1/2 \times (1 + \Phi(M1, F2))$, encore une quantité déjà calculée. Notre tableau est maintenant complet :

	F1	M1	F2	M3
F1	1/2			
M1	0	1/2		
F2	1/4	1/4	1/2	
M3	1/8	3/8	1/2	5/8

Nous pouvons maintenant lire le taux de consanguinité de M3 à deux endroits différents : directement dans la case de parenté entre ses parents M1 et F2, ce qui nous donne $1/4 = 25\%$; ou indirectement, dans la case de sa parenté avec lui-même, avec la relation $\alpha(M3) = 2 \times \Phi(M3, M3) - 1 = 2 \times 5/8 - 1 = 5/4 - 1 = 1/4 = 25\%$ (ouf, ça fait pareil !).

Notons que pour cet arbre tout petit, nous n'avons jamais utilisé la relation générale avec quatre termes, faisant intervenir les quatre parents de i et de j , mais cela arriverait beaucoup plus souvent si nous faisons cela sur un arbre plus grand et plus compliqué, tel que celui de nos schémas cycliques. Notons aussi que le nombre de calculs à effectuer augmente comme le carré du nombre de rats. Si mon arbre généalogique contient au total 100 rats, mon tableau de parenté va comporter 100×100 cases, et il va falloir que je remplisse la moitié d'entre elles (en fait, les 100 cases de la diagonale, et la moitié de ce qui reste, soit $100 \times 99/2 = 4950$ cases).

Le calcul par la méthode tabulaire peut donc sembler beaucoup plus pénible et laborieux que la méthode des chemins, j'en conviens. Sur un exemple aussi simple que celui que nous avons traité on n'en voit pas beaucoup l'intérêt. Mais son intérêt majeur est surtout de garantir que l'on n'oublie personne en route, et de donner une procédure pour faire le calcul, étape par étape dans un certain ordre. Pour la méthode des chemins, il vous faut localiser tout seul les ancêtres communs (au risque d'en oublier), puis identifier les chemins (au risque d'en oublier aussi), et personne ne vous dit réellement comment et dans quel ordre procéder. Encore une fois, sur un arbre compliqué, seule la méthode tabulaire (longue, bête et méchante mais méthodique et rigoureuse) vous garantit de vous en sortir. Et surtout, surtout... on peut la programmer.

5.2 Effets, risques et intérêts de la consanguinité

Avec tout ça, nous avons disséqué le mécanisme « intime » de la consanguinité, mais nous ne savons pas vraiment quelles conséquences cela va avoir sur nos rats et notre lignée. Nous avons appris à calculer un taux, mais nous n'avons pas vraiment de repères pour savoir ce qu'est un taux élevé, un taux bas. C'est un très vaste sujet en soi et mon objectif n'est pas du tout de le discuter en profondeur, vous trouverez dans la liste de références et sur internet des tas de documents qui font ça beaucoup mieux que moi, aussi me contenterai-je de quelques remarques (très vulgarisées et qui feront peut-être sauter de leur chaise les biologistes parmi vous, mais dont je pense qu'elles permettent de se faire une intuition des choses).

On l'a vu avec nos petites pastilles, la consanguinité a principalement un effet : elle « fabrique » des homozygotes. Or, la reproduction sexuée est globalement une grande machine à faire des hétérozygotes : organismes diploïdes, méiose, interdiction de l'autofécondation, pubertés décalées entre les mâles et les femelles d'une même portée, la nature s'arrange d'habitude pour que nous ayons deux copies différentes de chaque gène. On pourrait voir ça comme un filet de sécurité, de la même manière que nous avons deux reins au cas où l'un d'entre eux flancherait, nous avons deux copies de

chaque gène au cas où l'un des deux aurait un bug et ne ferait pas son job. Attention, je ne dis pas que les homozygotes n'existent pas dans la nature. C'est tout l'enjeu de l'adaptation aux pressions de sélection, et si une version (un allèle) d'un gène donne un avantage évolutif, il y a des chances que sa fréquence augmente au fil du temps dans la population. Mais globalement, avec la consanguinité, nous forçons une homozygotie qui ne serait peut-être pas apparue toute seule, en substituant nos propres critères aux pressions de la sélection naturelle.

Maintenant, prenons un exemple très grossier et très naïf, mais qui permettra de sentir les choses. Supposons qu'il existe un gène du costaud, qui possède deux allèles, un allèle dominant « plutôt costaud » que nous allons noter C et qui sera notre pastille vert foncé, et un allèle récessif « pas très costaud » que nous allons noter c et qui sera notre pastille vert clair. Notre rat M1 possède ces deux allèles, il est hétérozygote, de génotype Cc, et il est donc plutôt costaud. Si nous faisons une portée consanguine dont il est l'ancêtre commun, nous allons fabriquer quatre types de petits : des petits comme leur père, hétérozygotes plutôt costauds ; des petits CC double costauds ; et des petits cc pas très costauds. Si nous parvenons à repérer les petits CC et à n'utiliser qu'eux dans la suite de la reproduction, c'est banco : nous avons fait disparaître l'allèle « pas trop costaud ». Dans tous les cas, l'allèle pas très costaud étant récessif, nous allons pouvoir exclure de la reproduction¹⁴ les petits cc, et au pire, nous reproduirons des petits hétérozygotes Cc, qui ne sont ni pire ni mieux que leur papa. Ce processus de **sélection** devrait donc nous permettre d'améliorer la qualité génétique de nos rats.

Il y a plusieurs détails qui malheureusement, font que tout ne fonctionne pas comme ça au pays magique de la consanguinité.

Le premier problème, c'est que M1 n'a pas qu'un seul gène : il en a entre 25 000 et 30 000. Or, tandis que nous essayons de sélectionner les homozygotes « plutôt costauds », ceux-là sont aussi homozygotes pour d'autres gènes, visibles ou pas, et d'autant plus de gènes que le taux de consanguinité est élevé. Supposons que dans le lot, nous avons aussi le gène « dent facile », que nous allons noter D pour sa forme dominante (le rat garde ses dents dans sa bouche), et d pour sa forme récessive, qui a pour effet d'inciter le rat à envoyer ses dents sur vos doigts. Parmi mes homozygotes CC super costauds, il s'en trouve certains qui sont DD, certains qui sont Dd, et certains qui sont dd. Si j'arrive à sélectionner les CC DD, c'est double banco, mais je n'aurai peut-être pas la chance d'en avoir, ou de parvenir à les identifier. Au passage, je prends délibérément le risque de faire naître des rats mordeurs et/ou pas costauds qui n'existaient peut-être pas dans ma population de départ, ce qui peut soulever une question éthique¹⁵. Et ça va se compliquer au fur et à mesure que je vais rajouter des gènes. Parmi mes 30 000 gènes candidats à l'homozygotie, il y a peut-être aussi le gène F dont la version récessive f est l'allèle « je vais prendre feu le jour de mon deuxième anniversaire ». Et celui-là, il ne se voit pas tout de suite. (D'où l'intérêt que l'ancêtre commun soit de préférence mort et enterré quand je réalise une portée qui « homozygotise » une partie de ses gènes).

Il y a un autre problème. Parmi mes choix possibles, il n'y aura peut-être *que* des rats CC dd et cc DD, et *aucun* CC DD, auquel cas je devrai choisir entre des costauds à la dent facile, et des pas costauds mais qui savent garder leurs dents dans leur bouche. Ce deuxième problème, il est dû à ce que l'on appelle en mathématiques la fluctuation d'échantillonnage. Si nous pouvions avoir des centaines de rats d'une même portée, nous aurions de bonne chance d'avoir toutes les combinaisons possibles : des CC DD, des Cc DD, des Cc Dd, etc. et donc de pouvoir choisir celui que nous voulons (à supposer que ces génotypes se traduisent automatiquement et sans équivoque par des phénotypes).

14. Ce qui n'implique pas de les mettre à mort. Exclure de la reproduction étant le sens *initial* du mot *culling*, avant que d'aucuns y lisent qu'il fallait les mettre à la poubelle.

15. D'un autre côté, si ma méthode me donne de vraies chances de faire disparaître à jamais le gène pas costaud, on pourrait dire que l'on en aura sacrifié quelques uns pour un monde meilleur dans le futur. L'éthique, cette vaste question...

Mais nous n'en avons en général qu'une petite douzaine¹⁶, un très petit « échantillon » de tous les cas possibles¹⁷. Et donc des risques de n'avoir *aucun* CC DD. Pire : avec un fort taux de consanguinité, si nous n'avons vraiment pas de chance, nous allons obtenir plein de petits cc dd, et perdre l'un ou l'autre (ou les deux) de nos bons allèles C et D. Plus le taux sera haut, et plus nos chances seront élevées d'avoir des cc dd et des CC DD, et de moins en moins de Cc et de Dd. À terme, on va donc faire disparaître certains allèles de la population et « fixer » les autres (ils seront présents chez tous les individus), c'est ce que les biologistes appellent la dérive génétique.

La consanguinité est donc un outil qui nous donne des chances de sélectionner les bons gènes et de faire disparaître les mauvais, mais aussi des risques de garder de mauvais gènes et faire disparaître les bons. C'est pourquoi il vaut mieux comprendre comment elle marche et prendre des précautions. Éviter de faire de la consanguinité sur les gènes d'un rat jeune ou sans généalogie semble la première précaution à prendre. Faire augmenter la consanguinité progressivement plutôt que tout d'un coup est une autre bonne idée : on augmente ainsi nos chances de pouvoir tamiser nos gènes à petits coups, sans sélectionner involontairement tout un tas de saletés au passage. D'ailleurs, il n'y a pas que moi pour le dire : « *the slower the progress of inbreeding, the greater the opportunity for the deleterious alleles to be eliminated* »¹⁸ [Nomura et Yonezawa, 1996]. Le schéma proposé suit effectivement cette voie.

Il existe évidemment un troisième problème : tout n'est pas génétique, et parmi ce qui est au moins partiellement génétique, nous ne saurons pas forcément identifier les individus qui ont les allèles plus favorables. Les caractères ne sont pas tous à *déterminisme simple, certains allèles sont à *pénétrance incomplète, il y a des crossing-over, des mutations spontanées... Mais c'est vrai dans n'importe quelle stratégie d'élevage sélectif, ce n'est pas une spécificité de la consanguinité. Il faut cependant le garder à l'esprit, car si l'on se met à exclure des reproducteurs pour cause de « il a eu tel problème de santé » qui est clairement environnemental, ça ne servira à rien. Mon avis est qu'il faut jouer sur tous les leviers à notre disposition, génétique comme environnemental, et supposer par prudence qu'un problème récurrent dans une famille peut avoir une cause au moins partiellement génétique en l'absence d'autre explication évidente. Au passage, je pense que la pratique systématique d'analyses anatomopathologiques, de sérologies, d'autopsies sur tous les cas douteux est également essentielle dans cette appréciation.

Quand on parle des « risques de la consanguinité », on pense souvent fragilité, malformations. Il n'y a rien d'automatique à cela, la consanguinité ne crée pas de malformations *de novo*, elle met au jour des allèles récessifs, bons ou mauvais. Il y a cependant quelques effets rapportés de manière assez constante dans la littérature : un impact sur la **fertilité** (la consanguinité tend à abaisser la fertilité et la fécondité des animaux, voire à produire des animaux stériles, et c'est pourquoi c'est un des points à surveiller si l'on met en œuvre un schéma comme celui que je propose, par exemple pour savoir quand faire une retrempe), et une **moindre résistance aux infections** (perte d'immuno-compétence par réduction de la « palette » d'antigènes contre lesquels l'organisme est capable de se défendre) qui implique de suivre aussi avec précision la manière dont votre lignée résiste aux infections au sein de leurs troupes respectives en analysant chaque situation (rat qui s'en sort plus ou moins bien par rapport aux autres du même groupe au beau milieu d'une épidémie par exemple).

16. D'où l'intérêt de garder en vie et suivre de près tous les petits nés, pour ne pas aggraver encore la perte d'informations et nos chances d'identifier les allèles qui se baladent dans la famille.

17. Un rat possède 21 paires de chromosomes. Si l'on néglige les phénomènes de crossing-over et de mutations spontanées, et en supposant qu'il ne possède pas de paire dans laquelle les chromosomes homologues seraient rigoureusement identiques, chaque rat peut produire 2^{21} types de gamètes différents, et chaque couple de rats, 2^{42} types de descendants différents, soit environ quatre mille milliards.

18. « Plus l'augmentation de la consanguinité est lente, et plus on a de chances d'éliminer les allèles délétères ».

Pour le reste, c'est votre doigté et votre clairvoyance qui fera de la consanguinité une bonne ou une mauvaise chose.

Pour finir, quelques repères chiffrés. Bien sûr, il faut à nouveau garder à l'esprit que le taux ne dit pas tout, qu'un taux en bloc sur un seul ancêtre commun n'est pas la même chose qu'un taux très composite où chaque ancêtre ne contribue que pour une petite partie à l'homozygotie finale, et que le taux moyen dans la population n'est pas le taux de chaque individu qui la compose (sauf dans notre cas très particulier !). On lit un peu de tout sur le sujet, c'est a priori dépendant des espèces, donc il n'est pas facile de mettre des repères stricts. Voici donc une petite synthèse personnelle et subjective de ce que j'ai pu glaner. Grosso modo, il semble admis que la consanguinité est quasi-négligeable en-dessous des 2 %. On qualifie de lignée (ou de race dans certaines espèces) des populations dont le taux serait compris entre 2 et 12 %, mais cette limite peut aller bien plus haut suivant les espèces et les races. Chez le chien ou le cheval, plusieurs sites web semblent considérer qu'il est dangereux de dépasser les 12 %, bien que j'aie pu voir des pedigrees de chevaux bien plus consanguins que cela. Chez le chat, on parle de rester sous les 20 %, mais certaines races ont probablement des taux plus élevés (abyssin, somali, singapura¹⁹...). La ligne rouge qui mettrait la population en réel danger (risque majeur d'infertilité, perte critique de la capacité d'adaptation) a l'air d'être placée autour des 60 %, mais les populations qui survivent à cela peuvent ensuite grimper les plafonds et devenir des souches pures, consanguines à 99 % et plus (en même temps, l'adaptation au milieu, dans un labo ou dans une population dont la reproduction est totalement contrôlée par l'homme...). Le rat est réputé être une espèce résistant bien aux effets délétères de la consanguinité, et on trouve à l'étranger des lignées de rats chatouillant cette limite de 60 % sans problème (pas atteinte d'un coup avec les premiers rats venus, non plus : ces taux sont atteints après de nombreuses générations de sélection). Ce ne sont que des repères à la louche, sortis droits de Google, donc à prendre avec des pincettes.

Si vous avez commencé par cette section pour réviser la consanguinité, vous pouvez maintenant aller lire la section 2 avant de revenir ici. Sinon, passons ensemble à l'application de tout ça aux schémas cycliques.

5.3 Application aux schémas cycliques

Armés de nos méthodes de calcul de consanguinité, nous pouvons donc maintenant aller plus loin que ne nous le permettait la méthode des chemins, et pousser un peu nos schémas cycliques pour voir comment ils se comportent au-delà de la sixième génération (qui est la dernière que nous avons accepté de calculer à la main, si vous vous souvenez bien).

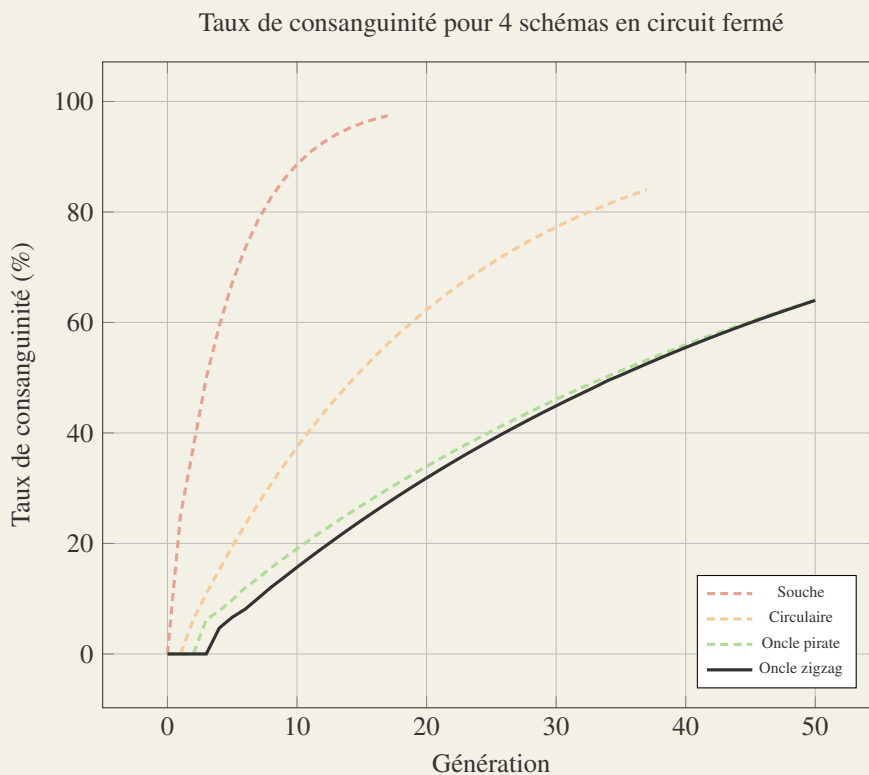
5.3.1 Simulations numériques

Pour des investigations de plus long-terme, l'emploi d'un logiciel est non seulement recommandé mais indispensable. Sachant qu'un programme moderne déployant les algorithmes les plus performants de l'état de l'art met quelques heures voire jours à calculer les résultats que je vais vous présenter ici, je vous laisse deviner le temps que vous mettriez à faire les calculs à la main, sans compter le risque d'erreur et l'engorgement de vos artères. Ici, j'ai utilisé la version d'essai gratuite

19. On pourra par exemple consulter à ce sujet les statistiques très bien faites du Livre Officiel des Origines Félines, qui cependant suppose que les fondateurs ne sont ni consanguins ni apparentés, ce qui tend à sous-estimer, peut-être de beaucoup, le taux de consanguinité : http://www.loof.asso.fr/stats/intro_stats.php. Le taux de consanguinité moyen dans une race tourne autour des 3 %, mais il y a un nombre non négligeable d'individus avec des taux nettement plus élevés.

du logiciel Tenset Pedscope © (qui expire malheureusement au bout de 30 jours), mais il existe des outils libres et gratuits, comme la boîte-à-outils PyPedal en langage Python.

Pour produire les courbes que je vais présenter, j'ai d'abord construit le tableau à trois colonnes décrivant entièrement mes croisements, avec un petit programme appliquant les règles de croisement (« la mère de FAn+1 est à FAn » etc.) sur 50 générations. On peut le faire à la main dans un tableur ou même dans le simple bloc-notes de votre ordinateur, mais 50 générations, c'est long, donc ça vaut le coup d'écrire 10 lignes de code pour faire ça automatiquement si l'on sait faire. J'enregistre ce tableau dans un format textuel (.txt ou .csv par exemple) et je l'importe dans mon logiciel spécialisé, puis je lui demande de me calculer le taux de consanguinité de tout ce petit monde, de manière exacte (donc en prenant bien en compte toutes les générations disponibles, et pas seulement les 16 précédentes comme il le ferait par défaut). Si l'ordinateur commence à fumer, je l'arrête là où il en est, et je dessine le résultat.



Histoire de comparer un peu, j'ai fait ça pour différents schémas : le schéma brutal et méchant de construction de souche consanguine (croisements frère-soeur à partir d'un couple de fondateurs), le « schéma circulaire » (voir annexe : je désigne par « le schéma circulaire » tout court un schéma circulaire à 3 groupes, sans entrelacement des générations, où les couples sont formés entre individus de même génération, à partir de trois couples de fondateurs), le schéma « oncle pirate » (circulaire trois groupes avec entrelacement des générations, neuf fondateurs) et enfin mon « oncle zigzag » (Cockerham à 3 groupes avec entrelacement des générations, neuf fondateurs également).

Ne faites pas ça à la maison ! Pas seulement pour ne pas faire fumer votre ordinateur, mais surtout pour vos rats, qui eux, ne survivront probablement pas jusque-là. J'ai réalisé ces simulations pour pousser le raisonnement au maximum et faire des comparaisons. Plusieurs choses sont à remarquer sur ce graphique.

D'abord, on peut se convaincre facilement que tous les schémas, qui sont exclusivement en circuit fermé, vont aller plus ou moins tranquillement à 99.999 % tôt ou tard. Ce qui est très théorique, vu la dépression consanguine induite et le risque que la lignée s'autodétruise avant d'en arriver là. Donc, il faudra bien retremper un jour, sinon, dans le meilleur des cas on va produire une souche de clones, dans le pire on va produire une belle quantité de rats atteints de lourdes tares jusqu'à ne plus pouvoir ni survivre ni se reproduire. Dans tous les cas. Ça mettra juste plus ou moins de temps. **Il est hors de question de rester en circuit fermé pour toujours évidemment !**

Ensuite, la construction de souche à coup de frère-sœur (en rouge), c'est sale. C'est un truc réservé aux professionnels, et il faut savoir qu'il existe vraisemblablement de grandes chances que la souche s'autodétruise avant d'atteindre la vingtième génération, en raison de stérilité au mieux, maladies et malformations graves au pire²⁰. Le taux est extrêmement élevé, très rapidement. Vous n'êtes pas un labo, donc vous n'avez pas envie de faire ça pas vrai ? N'oublions pas que nous sommes des amateurs, passionnés, ayant pour but de faire naître des animaux de compagnie, et avec un sens de l'éthique. Maintenant, soyez bien conscients que quand vous parlez de « construire ma lignée à partir de mon premier couple », c'est exactement ce que vous êtes en train de dire. Donc non, vous n'allez pas construire une lignée avec un couple de fondateurs (n'est-ce pas ?). En ce qui concerne les aspects calculatoires, Pedscope, lui, s'est suicidé à la 17^e génération, donnant son dernier mot sur un taux de consanguinité de 97,42 %. On peut bien imaginer ce qui se passe après, et se convaincre à vue de nez que le fait bien connu « il faut 20 générations pour avoir une souche de labo consanguine à 99 % » va être vérifié ici. En fait, on verra un peu plus bas que l'on peut être plus intelligents que Pedscope, et calculer la chose nous-même beaucoup, beaucoup plus facilement, parce qu'en termes de structure, la souche frère-sœur, c'est vraiment très très simple.

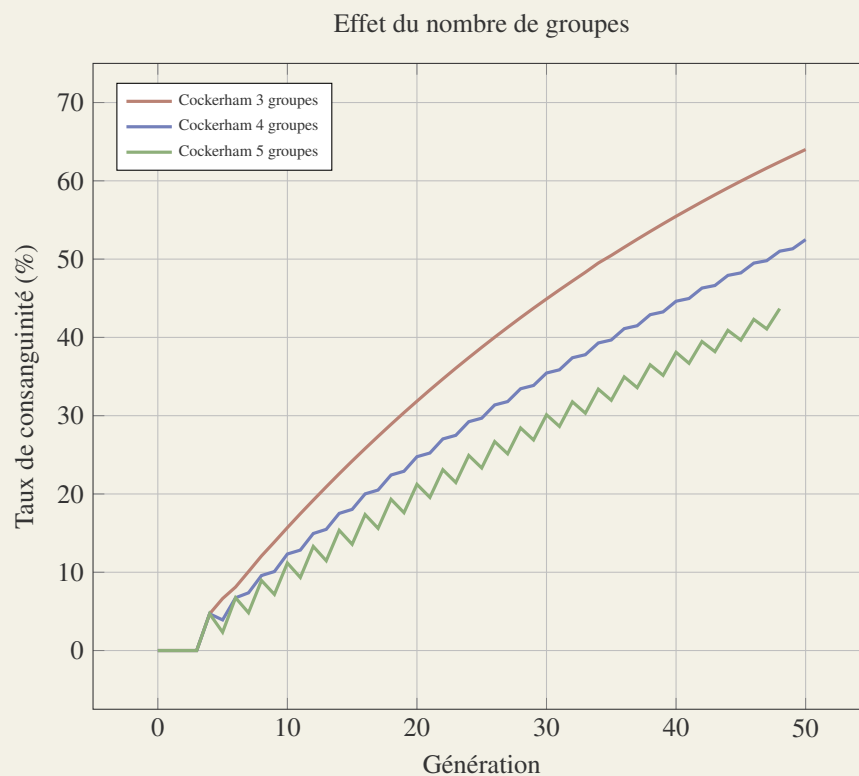
Passons au schéma circulaire (en orange). Nous avons maintenant 3 couples de fondateurs, et ils sont reproduits en suivant un schéma circulaire. Ce schéma est bien le schéma minimal à long-terme, mais nos 50 générations ne sont pas suffisantes pour aller jusqu'au long-terme, ce qui explique l'intérêt porté aux schémas cycliques dans des situations pratiques. Dans tous les cas, il produit une consanguinité inférieure à celle que l'on obtiendrait en laissant les animaux se reproduire entre eux au hasard. C'est donc, disons, de la famille des schémas de consanguinité minimale. On est bien en-dessous de la souche frère-sœur, notamment du fait que nous avons maintenant 6 fondateurs, et 6 rats reproduits à chaque génération. Mais il faut bien être conscients qu'avec 6 fondateurs et 6 rats reproduits à chaque génération, si l'on impose que les rats ne se reproduisent qu'entre individus de même génération, tout schéma non méthodique se situera quelque part entre les courbes orange et rouge.

Enfin, on trace la consanguinité des schémas oncle pirate et oncle zigzag, respectivement en vert et en noir. C'est bien l'oncle zigzag qui se situe sous tous les autres. On voit quand même que l'oncle pirate n'est finalement pas très loin. Il commence à augmenter une génération plus tôt et augmente un peu plus vite au début, mais ensuite il ralentit pour rejoindre l'oncle zigzag. Donc si l'on était dans une optique de long-terme, on pourrait sans doute aussi bien ne pas s'embêter avec la parité des générations et le slalom des mâles, et faire un oncle pirate. Par contre, là encore, si l'on laissait les

20. Il est en fait assez difficile d'évaluer les chances de parvenir à la vingtième génération. J'ai trouvé plusieurs affirmations à ce sujet : certains parlent de 19 tentatives ratées sur 20, d'autres prétendent que « la plupart » des souches s'interrompent entre la 8^e et la 12^e génération, mais aucune de ces affirmations piochées sur internet n'étaient accompagnées de sources sérieuses. J'ai consulté des documents sur Helen Dean King, pionnière de la reproduction de souches de laboratoire au sein du célèbre institut Wistar et créatrice d'une souche consanguine fermée depuis 1909, le King Albino, construite à partir d'un seul couple de fondateurs et reproduite majoritairement par des croisements frère-sœur. Dans ces documents, il n'est jamais fait mention du nombre d'échecs qu'elle aurait essayés au cours de la mise au point du King Albino. La question de la viabilité d'une souche à partir d'un couple « quelconque » semble donc compliquée et assez ouverte. Cela n'empêche pas de la considérer, à mon avis, comme une opération a priori risquée.

rats se reproduire au hasard depuis les 9 fondateurs, on serait très au-dessus de ça.

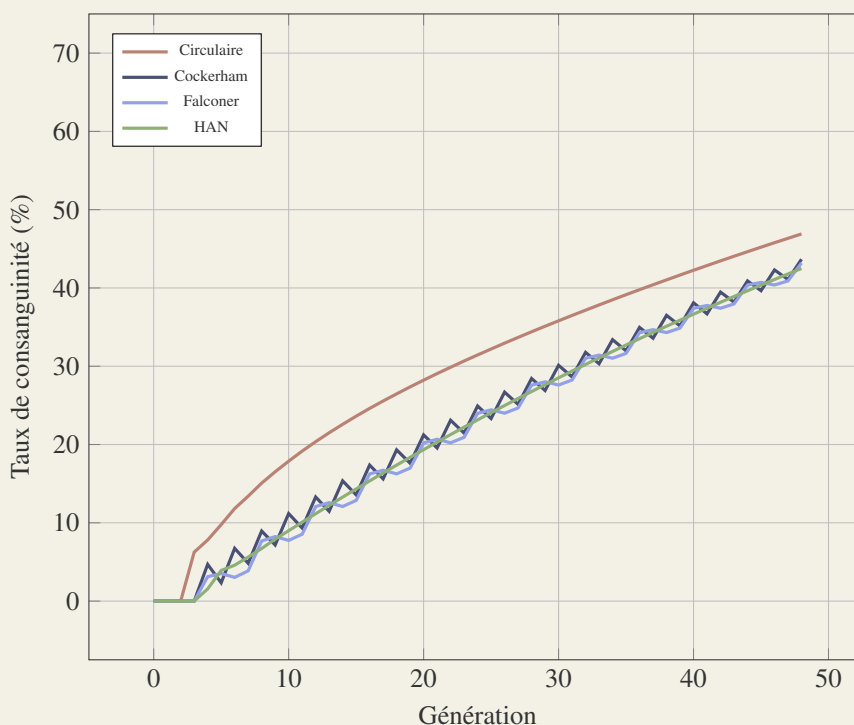
On peut en profiter pour se demander quel serait l'impact d'une augmentation du nombre de groupes. Ici, j'applique le schéma de Cockerham (donc, celui que nous avons étudié en section 2 pour 3 groupes, et ses extensions « naturelles » à quatre et cinq groupes), toujours avec une portée par groupe et par génération, et un décalage d'une génération entre la femelle et le mâle accouplés.



L'augmentation du nombre de groupes fait donc effectivement baisser le taux de consanguinité, mais implique un surcoût logistique important. Suivant le nombre de générations que l'on envisage de réaliser, et les possibilités de retrempe, j'ai tendance à penser que le schéma à trois groupes est suffisant pour faire du bon travail, et que le gain apporté par un quatrième ou un cinquième groupe ne vaut pas forcément les contraintes matérielles qui vont avec, à moins de pouvoir travailler en collaboration avec davantage de partenaires.

Vu que l'on a aussi parlé d'autres schémas possibles à plus de trois groupes, on peut également essayer de les comparer. C'est à partir de cinq groupes que tous les schémas proposés (circulaire, HAN, Falconer, Cockerham) sont bien distincts les uns des autres, nous nous plaçons donc dans ce cas pour comparer les quatre schémas, toujours sous les mêmes contraintes de générations et de nombre de rats par groupe.

Comparaison de schémas à 5 groupes



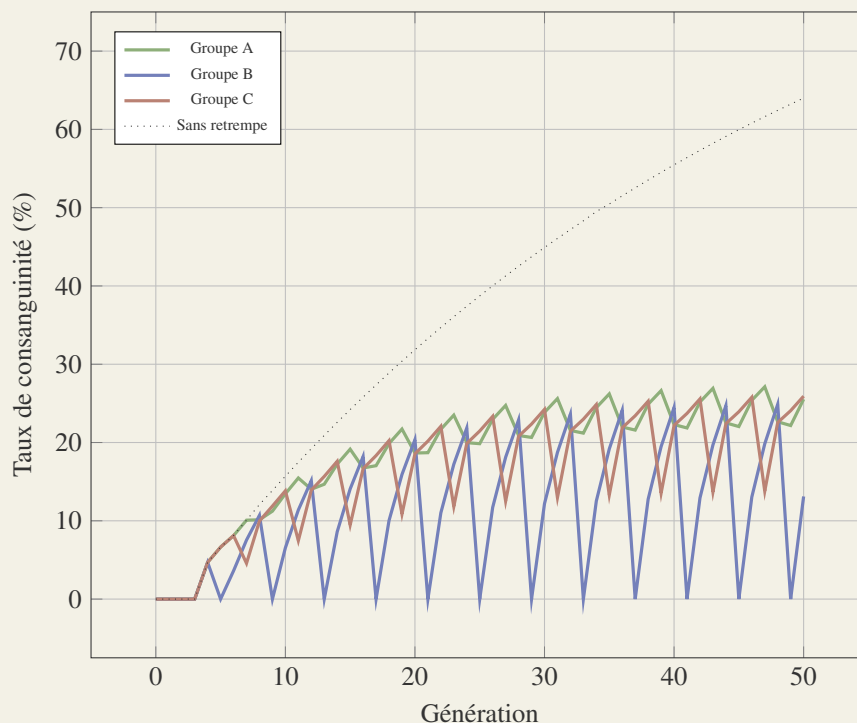
En dehors du schéma circulaire qui est clairement moins avantageux sur ces 48 premières générations²¹, les trois autres se tiennent dans un mouchoir de poche, en dehors des petites variations dues à la longueur des cycles et à la structure de chaque système. Les différences seraient plus nettes avec davantage de rats par groupe ; ici, c'est équivalent.

Un des intérêts de ces courbes est aussi de voir combien de temps on peut « tenir », en fonction du taux de consanguinité maximum que l'on s'autorise. Il est difficile de dire précisément à partir de quel taux la dépression de consanguinité est atteinte (bien que l'on rencontre souvent le repère de 60 %, mais sans justification). Mais on voit que l'on peut aller relativement loin (avec l'oncle zigzag, un peu plus de 35 générations pour atteindre un taux de 50 %, taux que l'on rencontre dans des lignées étrangères tout-à-fait solides et viables, car pas travaillées avec les pieds non plus).

Si on se fixe un taux maximum que l'on ne veut pas dépasser, un bon moyen est donc de faire des retrempes à chaque fois que le taux atteint notre limite. Pour l'exemple, j'ai simulé une situation où l'on souhaite au plus flirter avec les 25 %. Compte-tenu des observations déjà faites dans la section 2, j'ai présumé qu'une retrempe simple toutes les 4 générations était une stratégie intéressante. C'est ce que je simule, en remplaçant chaque mâle MA de génération 3, 7, 11, 15 etc. par un nouveau fondateur. L'évolution des taux de consanguinité dans mes trois groupes (qui ne sont désormais plus identiques) est présentée ci-dessous.

21. Désolée, c'est 48 et pas 50, car la version d'évaluation du logiciel que j'utilise est limitée à 500 rats au total, et la version complète coûte un peu trop cher pour quelqu'un qui ne fait plus de reproduction !

Oncle zigzag, retrempe simple toutes les 4 générations



Les taux de consanguinité oscillent au fil des retrempes. C'est le groupe B qui vit le plus de montagnes russes puisque c'est le groupe directement touché par la portée où j'ai remplacé le père prévu : le taux tombe à zéro toutes les quatre générations. Les choses se propagent ensuite aux autres groupes. À long terme, je maintiens mon taux de consanguinité dans les limites que je souhaitais.

Bien sûr, toutes les stratégies sont imaginables : ne pas retremper toujours dans le même groupe, retremper plus ou moins souvent, faire des retrempes doubles, ou deux retrempes simples dans deux groupes différents à la même génération... Ces choix stratégiques constituent, à mon sens, le travail de l'éleveur : à partir de maintenant, vous pouvez vraiment parler de *votre* travail !

5.3.2 Formules analytiques

Attention, cette partie est la seule partie du document à être vraiment mathématique (niveau bac scientifique environ). Si vous êtes allergique aux maths, vous avez le droit de quitter le chapitre 5 maintenant !

Dans le cas général, si l'on prenait toutes les fiches du LORD pour les mettre en tableau par exemple, les logiciels sont certainement le meilleur choix, car il n'existe pas de formule générale donnant la consanguinité d'un rat juste en fonction de sa génération (surtout que les rats d'une même génération n'ont certainement pas tous le même taux de consanguinité). Il faut se trimballer ses équations de récurrence sur les taux de parenté, et calculer de proche en proche (ou avec diverses astuces matricielles qui dépassent largement le cadre de ce document et qui n'ont pas beaucoup d'intérêt pour notre sujet).

En revanche, on peut imaginer que la structure particulière de notre schéma cyclique pourrait permettre de faire beaucoup mieux. Il s'agit de dérouler les équations en exploitant le fait que l'on connaît parfaitement les fonctions π et μ en fonction de la génération, et la cyclicité du schéma (donc

par exemple, le fait que le taux de consanguinité ne dépend que de la génération), pour écrire des formules de récurrence (consanguinités et parentés d'une génération en fonction de la consanguinité et la parenté de la précédente, ou de quelques unes des précédentes), puis si possible une formule directe qui va nous donner directement la consanguinité en fonction du numéro de la génération n . Il s'agit donc d'écrire des suites récurrentes, et d'essayer de les démêler pour en connaître le terme général. Vu l'aspect des courbes simulées (il y a de l'exponentielle là-dessous), on a espoir d'y parvenir, donc on a envie d'aller voir plus près. Mais on va voir que ce n'est pas si facile non plus.

Souche frère-sœur

Pour démontrer le mécanisme, commençons par le plus simple, la souche frère sœur. Il n'y a qu'un seul groupe, donc on va désigner les rats simplement par F_n et M_n à partir de 0, par F tout court notre fondatrice, et M tout court notre fondateur. Les fonctions père et mère sont on ne peut plus simples :

$$\begin{aligned}\forall n \geq 1 \quad \pi(F_n) &= M_{(n-1)} \\ \forall n \geq 1 \quad \mu(F_n) &= F_{(n-1)}\end{aligned}$$

Il va aussi nous falloir des initialisations : F et M sont les parents de F_0 et M_0 , $\alpha(F) = \alpha(M) = 0$, $\Phi(F,F) = \Phi(M,M) = 1/2$, $\Phi(F,M) = 0$. Écrivons la consanguinité à la génération $n+1 \geq 1$, indifféremment pour un mâle ou une femelle :

$$\alpha(n+1) = \alpha(F_{(n+1)}) = \Phi(F_n, M_n)$$

F_n et M_n ne sont pas parents l'un de l'autre, donc je peux appliquer la relation de récurrence sur leur parenté :

$$\begin{aligned}\Phi(F_n, M_n) &= \frac{1}{4}\Phi(\pi(F_n), \pi(M_n)) + \frac{1}{4}\Phi(\pi(F_n), \mu(M_n)) \dots \\ &\dots + \frac{1}{4}\Phi(\mu(F_n), \pi(M_n)) + \frac{1}{4}\Phi(\mu(F_n), \mu(M_n))\end{aligned}$$

Je connais parfaitement les fonctions π et μ , donc je peux remplacer :

$$\Phi(F_n, M_n) = \frac{1}{4}\Phi(M_{(n-1)}, M_n) + \frac{1}{4}\Phi(M_{(n-1)}, F_n) + \frac{1}{4}\Phi(F_{(n-1)}, M_n) + \frac{1}{4}\Phi(F_{(n-1)}, F_n)$$

Et là, il se produit une chose intéressante : on ne fait apparaître que des parentés entre parent et enfant. Pour chacun des quatre termes au-dessus, je peux donc appliquer la relation de récurrence correspondantes. Pour le premier par exemple :

$$\begin{aligned}\Phi(M_{(n-1)}, M_n) &= \frac{1}{2}\Phi(M_{(n-1)}, \pi(M_n)) + \frac{1}{2}\Phi(M_{(n-1)}, \mu(M_n)) \\ &= \frac{1}{2}\Phi(M_{(n-1)}, M_{(n-1)}) + \frac{1}{2}\Phi(M_{(n-1)}, F_{(n-1)})\end{aligned}$$

$\Phi(M_{(n-1)}, M_{(n-1)})$ est une parenté entre un individu et lui-même, je sais donc l'exprimer en fonction du taux de consanguinité de cet individu. Quant au deuxième terme, ce n'est autre que le taux de consanguinité de la génération n ! Donc :

$$\Phi(M_{(n-1)}, M_n) = \frac{1}{4}(1 + \alpha(n-1)) + \frac{1}{2}\alpha(n)$$

Je fais de même pour les trois autres termes de l'équation me donnant $\Phi(Fn, Mn)$, qui valent tous la même chose. Je multiplie par $1/4$ et j'additionne les quatre termes (ce qui revient à ne rien faire) et j'obtiens :

$$\alpha(n+1) = \frac{1}{4}(1 + \alpha(n-1)) + \frac{1}{2}\alpha(n)$$

J'ai donc une relation de récurrence double que je peux facilement appliquer à la main ou programmer pour calculer le taux de consanguinité à n'importe quelle génération, avec la suite complètement définie par :

$$\begin{cases} \alpha(0) = 0, \alpha(1) = 1/4 \\ \alpha(n+2) = \frac{1}{4}(1 + \alpha(n)) + \frac{1}{2}\alpha(n+1) \end{cases}$$

Et rien qu'avec ça, j'ai déjà mis une grosse piquette à Pedscope. Dans le cas du frère sœur, il y a mieux : si vous avez des souvenirs de maths, vous vous rappelez peut-être qu'une suite linéaire récurrente d'ordre 2 peut se résoudre en écrivant le polynôme caractéristique associé et en cherchant ses racines (il est d'ordre 2, donc nous savons le faire). En faisant cette opération, nous pouvons obtenir le terme général de la suite. Il faut d'abord éliminer le terme constant en posant $\beta(n) = \alpha(n) - 1$, écrire le polynôme caractéristique de $\beta(n)$:

$$P(X) = X^2 - \frac{1}{2}X - \frac{1}{4},$$

trouver ses racines grâce au calcul de son discriminant :

$$\Delta = \frac{5}{4}, \rho_1 = \frac{1 - \sqrt{5}}{4}, \rho_2 = \frac{1 + \sqrt{5}}{4},$$

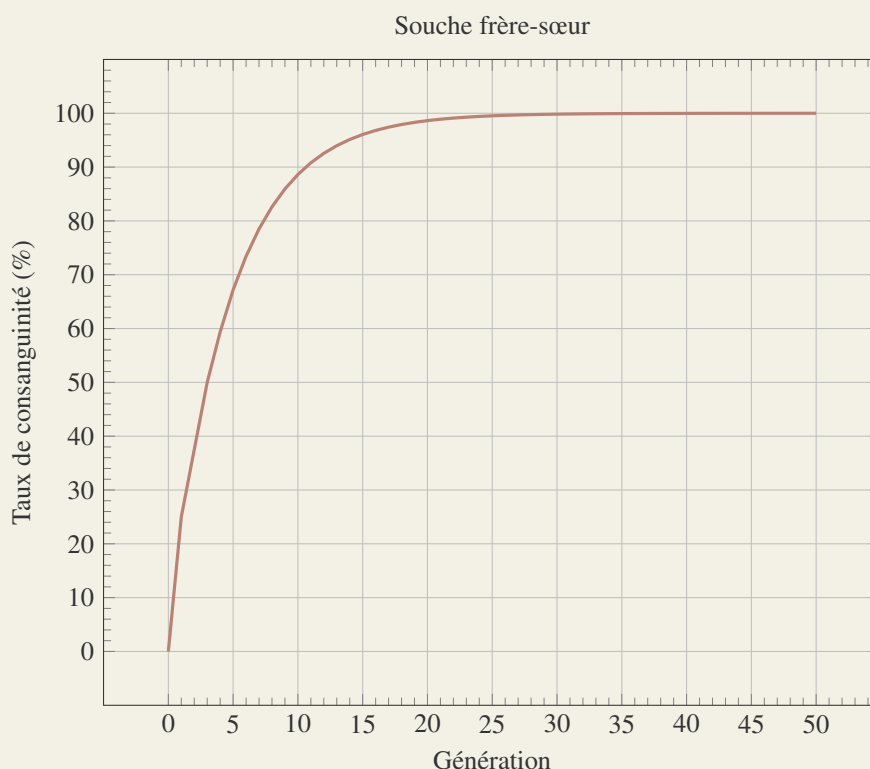
puis déterminer les constantes λ et ν telles que :

$$\beta(n) = \lambda\rho_1^n + \nu\rho_2^n,$$

grâce aux valeurs de $\beta(0)$ et de $\beta(1)$ (initialisation de la suite), qui sont connues. Le petit système linéaire à deux équations donnant λ et ν est simple, et on aboutit, pour la consanguinité du schéma frère-sœur, au terme général :

$$\alpha(n) = 1 - \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{\sqrt{5}}\right) \left(\frac{1 - \sqrt{5}}{4}\right)^n - \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{\sqrt{5}}\right) \left(\frac{1 + \sqrt{5}}{4}\right)^n$$

Cette suite a le bon goût d'être une suite croissante tendant vers 1. Et là, le pedscope peut aller se rhabiller, puisque je peux calculer en une fraction de seconde la consanguinité de n'importe quelle génération. La victoire du cerveau sur le muscle. D'ailleurs, je vérifie le fait bien connu : $\alpha(20) = 98,6\%$, j'ai donc une « souche pure » après environ 20 générations de mariages frère-sœur. Ce qui nous permet de compléter (en moins d'un millième de seconde sur mon ordinateur) la courbe que Pedscope n'avait pas pu finir en 24 heures :



Je peux calculer directement le taux de consanguinité d'une génération donnée sans avoir à calculer les précédentes, et ce, aussi loin que je veux et toujours pour le même coût de calcul. Évidemment, quand le nombre de générations augmente, il devient très discutable de négliger les mutations spontanées, et c'est de toute manière d'un intérêt pratique fort limité (sans compter la monotonie de la courbe), mais cela donne une idée de ce que l'on peut faire du point de vue calculatoire lorsque le système de reproduction est régulier (et la vitesse à laquelle on risque d'aller dans le mur si l'on démarre un travail « en pur inbreeding » à partir du premier couple venu).

Les autres schémas

Ça, c'était pour les bonnes nouvelles. Le souci, on peut le pressentir, c'est que dès que l'on va compliquer le schéma, on va avoir des suites récurrentes d'ordre supérieur à 2, donc un peu plus de travail pour le terme général, impliquant des relations de récurrences matricielles (matrice-compagne du polynôme caractéristique, si ça vous dit quelque chose). Attention, avoir les suites de récurrence c'est déjà très bien, plus facile à programmer et plus rapide à exécuter que la méthode tabulaire ou les algorithmes généraux de Pedscope, mais le terme général n'aura pas une jolie tête.

En ce qui concerne notre schéma cyclique à trois groupes, dans les calculs déjà effectués à la main, on a vu qu'il y avait au moins des ancêtres communs sept générations avant le rat dont on est en train de calculer la consanguinité (les fondateurs sont à sept générations de notre femelle FA6), donc on attend une récurrence d'ordre au moins 7. L'établissement des formules de récurrence est assez laborieux, et la programmation de l'ensemble (recherche des valeurs propres de la matrice-compagne, etc.) demande un peu plus de travail, pour un résultat pas forcément très utile en pratique, puisqu'il y a peu de chances que l'on souhaite réellement produire plusieurs dizaines de générations de suite sans jamais faire aucun changement et sans aucun accident. Je pense donc que c'est assez pour cette fois et qu'il suffit de savoir que c'est possible, si vraiment on voulait le faire !

5.4 Conclusion

Cette section un peu en marge du reste nous aura donc, tout de même, permis de mieux comprendre ce qui était en jeu, biologiquement parlant, dans la construction d'une lignée consanguine, et de pousser un peu nos schémas au bout de leurs possibilités.

La consanguinité est probablement une des notions les moins bien comprises parmi les amateurs de rats domestiques : Danger pour les uns, panacée pour les autres, la consanguinité reste une boîte noire un peu magique pour beaucoup. J'espère avoir démystifié un peu les choses avec ce chapitre, et mieux étayé le choix de la consanguinité minimale pour le schéma au cœur de ce dossier. Si la consanguinité est un outil et non un bien ou un mal en soi, c'est un outil qu'il est important de comprendre et maîtriser pour éviter de « jouer avec le feu » en s'en servant : en comprendre les intérêts et les risques, savoir calculer et surtout interpréter le taux de consanguinité en valeur absolue et en fonction de la structure familiale sur laquelle il repose. Empiler plusieurs générations d'inbreeding à l'aveuglette est une « stratégie » qui fait froid dans le dos, et j'espère que ce chapitre vous aura permis de le sentir.

Et aussi, de voir que les maths avec lesquelles on vous a baignés au lycée peuvent servir à quelque chose, même dans le « monde du rat » !

6 Conclusion

Tous les jours, sur internet, je vois des propriétaires de rats domestiques annoncer l'ouverture de leur raterie, parler de leur « travail » d'éleveur, projeter de « construire leur lignée ». Vous faites peut-être partie de ceux-là si vous avez tenu bon jusqu'ici d'ailleurs (sinon, vous êtes vraiment ce que l'on appelle un passionné !) Malheureusement, trop souvent, je n'arrive pas vraiment à voir où est le « travail », au moins sur la partie programme de reproduction et de sélection (je ne nie pas le travail concret de faire naître la portée ou sociabiliser les petits). Et pour ceux qui ont une démarche plus construite, je n'arrive pas à être vraiment convaincue que la méthode déployée sert vraiment les objectifs affichés, qu'il y a des arguments concrets et explicites pour expliquer *pourquoi* faire comme ça va améliorer tel et tel point. Dans tous les cas, je n'ai que très exceptionnellement vu des gens qui utilisaient correctement le mot lignée, ou qui pouvaient se prévaloir d'être en train d'en construire une, une « vraie ». Bref, je n'étais pas satisfaite, mais je n'avais rien à proposer de beaucoup mieux. Alors j'ai cherché, j'ai réfléchi, et voilà.

J'espère que tout cela vous aura intéressé et vous aura fait réfléchir sur ce que veut dire construire une lignée, sur ce que veut dire le travail d'élevage, sur l'élaboration d'un projet de reproduction. Internet regorge de documentation sur le sujet, si vous voulez approfondir tout cela, on trouve des livres de génétique des populations en français comme [Serre, 2006], et une bonne partie des références que j'ai citées au fil des pages et dont vous retrouvez la liste à la page suivante. J'aurais aussi aimé vous parler de taille effective de population, de fréquences alléliques et de leurs variances, d'équilibre de Hardy-Weinberg et de bien d'autres choses que j'ai moi-même découvertes en préparant ce dossier, mais il était temps de conclure. Soyez curieux ! Le nombre de choses à apprendre et à découvrir est sans limite, et incroyablement enthousiasmant et stimulant ! Il y a tant à faire !

Je pense que toute personne se disant passionnée doit pouvoir trouver la motivation et les ressources pour lire un document comme celui-ci, le comprendre, construire son propre travail. Je n'ai pas de compétences particulières en biologie, je ne suis pas du tout une spécialiste. Mes seules connaissances initiales en génétique sont celles que l'on acquiert en terminale S dans le cours de sciences de la vie (dans mon cas, il y a plus de quinze ans). Par contre, il est vrai que j'ai une bonne formation scientifique, manipuler des outils mathématiques et informatiques fait partie de mon quotidien. J'ai d'ailleurs mis ces compétences à votre service pour essayer de rendre tout cela accessible même si vous êtes moins familiers de ces outils. C'est à la portée de quiconque voudra s'en donner la peine. J'ai travaillé dur pour ce dossier, pour le rendre accessible, utilisable, parce que je crois profondément que tout le monde peut comprendre et progresser dans sa pratique. Et je crois que le rat domestique français ne pourra que mieux s'en porter.

J'ai réuni ici quelques clefs ; à vous maintenant de trouver les portes. Je propose une solution applicable, mais c'est loin d'être la seule. Imaginez votre propre plan, piochez ce qui vous plaît parmi les pistes que je propose et changez le reste, ou bien décidez que ce n'est pas pour vous mais en sachant pourquoi. C'est ici que *votre* travail commence. À vous de jouer !

Références

- [Barbeau et Vieu, 2006a] G. BARBEAU et P. VIEU. La notion de consanguinité. <http://ratlala.free.fr/lerat/articles/consanguin.html>, consulté le 7 juin 2014, Circa 2006.
- [Barbeau et Vieu, 2006b] G. BARBEAU et P. VIEU. La sélection des rats : principes et méthodes. <http://ratlala.free.fr/lerat/articles/selection.html>, consulté le 7 juin 2014, Circa 2006.
- [Bertoni, 2000] C. BERTONI. Contribution sur le plan génétique à la sauvegarde du baudet du Poitou. http://www.baudet-du-poitou.fr/Notre_bibliotheque.htm#T8, consulté le 7 juin 2014, 2000.
- [Christensen, 2003] K. CHRISTENSEN. Population genetics. <http://www.ihh.kvl.dk/htm/kc/popgen/genetics/genetik.htm>, consulté le 7 juin 2014, 2003.
- [Cockerham, 1970] C.C. COCKERHAM. Avoidance and rate of inbreeding. Dans Ken-Ichi KOJIMA, éditeur, *Mathematical Topics in Population Genetics*, volume 1 de *Biomathematics*, pages 104–127. Springer Berlin Heidelberg, 1970.
- [de Rochambeau et Chevalet, 1985] H. de ROCHAMBEAU et C. CHEVALET. Minimisation des coefficients de consanguinité moyens dans les petites populations d'animaux domestiques. *Génétique, Sélection, Évolution*, 17 :459–480, 1985.
- [Djellali *et al.*, 1994] A. DJELLALI, J. VU TIEN KHANG, H. de ROCHAMBEAU, et E. VERRIER. Bilan génétique des programmes de conservation des races ovines solognotes et mérinos précoce. *Genetics, Selection, Evolution*, 26 :255–265, 1994.
- [Falconer, 1967] D.S. FALCONER. Genetic aspects of breeding methods. Dans W. LANE-PETTER, éditeur, *The UFAW Handbook on the Care and Management of Laboratory Animals*, pages 72–96. Baltimore, Williams and Wilkins, 1967.
- [Kimura et Crow, 1963] M. KIMURA et J.F. CROW. On the maximum avoidance of inbreeding. *Genetics Research*, 4 :399–415, 1963.
- [Malécot, 1948] G. MALÉCOT. *Les mathématiques de l'hérédité*. Masson & Cie, 1948.
- [Nomura et Yonezawa, 1996] T. NOMURA et K. YONEZAWA. A comparison of four systems of group mating for avoiding inbreeding. *Genetics, Selection, Evolution*, 28 :141–159, 1996.
- [Rapp, 1972] K.G. RAPP. Han-rotation, a new system for rigorous outbreeding. *Zeitschrift für Versuchstierkunde*, 14 :133–142, 1972.
- [Robertson, 1964] A. ROBERTSON. The effect of non-random mating within inbred lines on the rate of inbreeding. *Genetics Research*, 5 :164–167, 1964.
- [Serre, 2006] J.L. SERRE. *Génétique des populations*. Dunod, 2006.
- [White et Lee, 1998] W.J. WHITE et C.S. LEE. The development and maintenance of the CRL :CD®(SD)IGS BR rat breeding system. Dans T. MATSUZAWA et H. INOUE, éditeurs, *Biological Reference Data on CD(SD)IGS Rats*, pages 8–14. Yokohama, Japan, 1998.
- [Wright, 1922] S. WRIGHT. Coefficients of inbreeding and relationship. *The American Naturalist*, 56 :330–338, 1922.

Les références en français sont toutes disponibles gratuitement sur internet. En ce qui concerne les références en anglais (désolée, mais c'est la langue internationale en matière scientifique), j'ai signalé dans le corps du texte celles qui étaient accessibles gratuitement (notamment celles que je recommande), celles qui étaient disponibles moyennant finance (j'en dispose, on peut éventuellement s'arranger), et celles qui étaient introuvables. Les références ne sont pas là pour la décoration, n'hésitez pas à essayer de les lire ! Nous avons en France plusieurs grands experts de génétique quantitative et de gestion de petites populations, ce serait dommage de ne pas en profiter. En ce qui concerne les cours généraux de génétique des populations, j'ai noté par loyauté le premier que j'ai consulté, mais il en existe d'autres, y compris en français (sur le site de l'Agro par exemple), fouinez, vous trouverez, et il y a toujours des choses à y apprendre !

A Historique

Pour mémoire, et pour vous raconter un peu comment tout cela a démarré et d'où ça sort, j'ai conservé dans cette section une partie de la première version du document. Je me suis contentée d'harmoniser les notations, corriger quelques erreurs (il y en avait pas mal...) et faire quelques modifications mineures lorsque je trouvais que ce n'était pas clair.

A.1 Le schéma circulaire

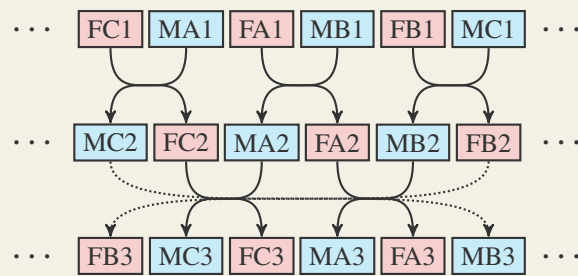
Supposons que l'on dispose d'un nombre M de paires (MA,FA), (MB,FB) ... (Mm,Fm) ... (MM,FM). (Je désigne par la lettre m la $m^{\text{ème}}$ lettre de l'alphabet). Ça me semble logique de démarrer avec des couples, tout simplement. J'ajoute un chiffre pour indiquer la génération (0 est la génération des rats de départ). Ainsi dans le futur, MA4 sera un mâle de la famille de la paire initiale (MA,FA) et de quatrième génération. Je suppose ensuite que chaque paire (Mmn, Fmn) sera constituée d'un mâle et d'une femelle de la même famille. Je suppose que les groupes initiaux ne sont pas consanguins entre eux.

Si on s'oblige à ne reproduire ensemble que des rats de même génération, il existe un certain nombre de schémas de reproduction fermée à partir de ces paires qui garantissent une **consanguinité minimale**, dans le sens où ils seront moins consanguins que si l'on laissait les rats se reproduire au hasard. Historiquement, deux schémas simples ont été les tout premiers à être proposés : un schéma impliquant de reproduire chaque animal deux fois et que j'ai donc écarté par souci pratique (nombre de portées), et le schéma ici présenté, et que j'appellerai simplement « schéma circulaire »²². Il s'agit de schémas qui bouclent sur eux-même, et que l'on peut répéter continuellement.

Le schéma circulaire implique d'avoir des paires frères-soeurs, et se décrit entièrement en dessinant deux étages, les parents et leurs enfants, et en les recopiant ensuite. Chaque rat hérite du groupe de sa mère (ce qui revient à garder les femelles dans leur groupe et à faire circuler les mâles reproducteurs, par exemple toujours de droite à gauche).

Voici un exemple de la cellule élémentaire (sur deux étages) du schéma circulaire pour trois paires. Pour continuer, il suffit de recopier la cellule (la troisième ligne devient la première et on fait tourner les lettres). Le schéma fonctionne pour n'importe quel nombre de paires de départ (plus il y en a, moins la consanguinité augmentera vite).

22. Dans la première version de ce document, j'avais employé pour ces schémas les appellations de « full-sib » et « half-sib », tirées d'une page de [Christensen, 2003]. Elles me semblent finalement, avec le recul, peu explicites et surtout peu consensuelles au sein des autres sources que j'ai pu consulter entre temps. J'ai donc choisi de ne plus utiliser cette terminologie et, n'ayant pas vraiment trouvé d'appellation consacrée par l'usage, ni en français ni en anglais, j'ai finalement décidé de le désigner comme « le schéma circulaire » tout court.



A.2 Observations sur le schéma circulaire

On peut exprimer ce schéma par des suites récurrentes plutôt que par des graphiques. En notant toujours m le groupe (qui se transmet par la mère) et n la génération, on obtient les règles de mariage :

$$\forall m, n \quad Fmn \times M(m+1)n \rightarrow (Mm(n+1), Fm(n+1))$$

Cette équation signifie que pour produire la paire frère-sœur de génération $(n+1)$ (à droite de la flèche), je marie la femelle Fmn avec le mâle du groupe qui se trouve à sa droite. La flèche représente un mariage.

Si on se contraint à ne reproduire entre eux que des rats de la même génération, et à travailler en circuit fermé sur nos trois paires de départ, il est démontré que ce schéma produit la consanguinité minimale possible (donc le brassage maximal). Dans ces conditions (pas de portée inter-générationnelle), on ne peut pas faire moins consanguin sans apport extérieur, c'est démontré²³.

On peut calculer le taux de consanguinité de chaque rat en fonction du nombre de paires initiales et du nombre de générations (ce sont de simples suites récurrentes), je le ferai plus tard d'une manière analytique, en attendant, je l'ai calculée à la main pour 5 générations :

Génération	1	2	3	4	5
Taux de consanguinité	0 %	0 %	6,25 %	10,9 %	15,2 %
Souche frère-soeur	0 %	25 %	37,5 %	50 %	59,4 %

Le taux de consanguinité, bien qu'optimal, est tout de même assez élevé quand on n'a que trois groupes de départ. On met cependant quatre générations pour atteindre le taux obtenu en une seule génération avec un unique croisement entre un frère et sa soeur. Pour comparaison, j'ai indiqué en troisième ligne du tableau l'évolution du taux de consanguinité si l'on part d'un seul couple et que l'on enchaîne les paires frère-soeur (méthode de labo pour produire une souche, qui atteint plus de 99 % de consanguinité en environ 20 générations).

En régime stationnaire, cela implique de reproduire femelles et mâles au même âge, ce qui n'est pas notre pratique habituelle (pour de bonnes raisons à mon avis, surtout aux premières étapes, tant que tout ça n'est pas stabilisé). Et la consanguinité dépasse assez rapidement les taux acceptables à partir des bases domestiques actuelles.

23. Je m'étais un peu avancée à ce moment-là, ne définissant pas très proprement ce qui était minimal, et à quelle échelle de temps. Ce n'est qu'en continuant à creuser que j'ai pu mettre les nuances développées dans la deuxième version. Ce que j'avais écrit n'était pas complètement faux : le schéma circulaire est bien le meilleur à long-terme et c'est bien démontré, mais il n'est pas le meilleur dans les premières générations, qui sont précisément celles qui nous intéressent le plus !

Je propose donc de modifier le treillis circulaire en remplaçant chaque mâle reproducteur du schéma circulaire par son **oncle maternel**. Il y a donc un décalage de génération et d'âge plus conforme aux normes de la reproduction amateur. A priori, le taux de consanguinité devrait décroître aussi (ce sera vérifié plus tard).

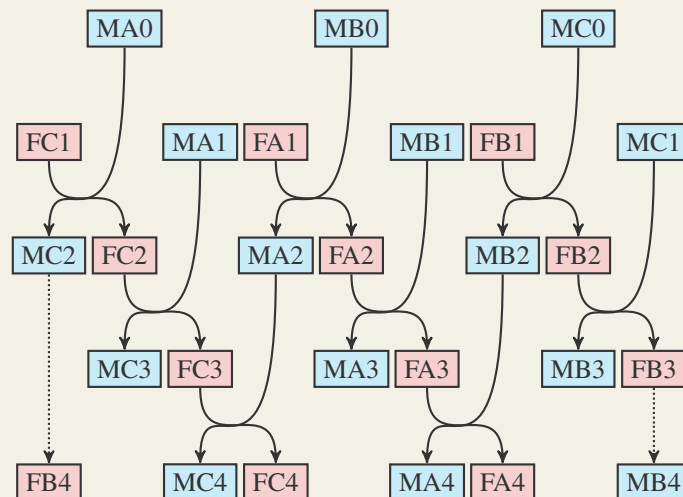
A.3 Du circulaire à l'oncle pirate

Le principe est donc, à partir du schéma circulaire, de remplacer chaque mâle reproducteur par le mâle qui serait son oncle maternel dans le schéma de départ, en procédant génération par génération, de haut en bas. Comme l'oncle est un petit filou qui pique la gonze de son neveu, je l'ai appelé « le schéma de l'oncle pirate ».

Je n'ai pas démontré formellement que la consanguinité produite est inférieure ou égale à celle du schéma circulaire, mais empiriquement c'est le cas au vu des premiers calculs à la main.

Au départ, je pensais que cela impliquerait d'avoir des triplets (oncle, frère, soeur), mais en fait, comme le frère n'est pas reproduit à la génération de sa soeur, il devient l'oncle de la génération suivante, et continue à n'être reproduit qu'une fois : on continue à fonctionner avec des paires.

Voici l'adaptation du schéma précédent sur les premiers étages. Je n'ai pas représenté les générations antérieures mais il faut se rappeler que les groupes de départ ont une consanguinité interne, et pas de consanguinité mutuelle. Par exemple, dans le triplet ($MA0, MA1, FA1$), $MA1$ et $FA1$ sont frère et soeur et $MA0$ est leur oncle maternel, mais les rats du groupe A et du groupe B n'ont pas de lien de famille.



Les deux lignes pointillées devraient partir en fait d'un côté et de l'autre pour se croiser, en imaginant que le bord droit et le bord gauche se rejoignent. Ainsi le schéma forme un « treillis » parfaitement régulier.

Exprimé avec des équations plutôt que des graphes, le schéma est également très simple. Avec la même notation que précédemment, les reproductions à la génération $(n+1)$ s'exprime simplement en remplaçant chaque mâle $M(m+1)n$ (devant reproduire avec Fmn) du schéma circulaire par son oncle maternel, qui n'est autre que $M(m+1)(n-1)$:

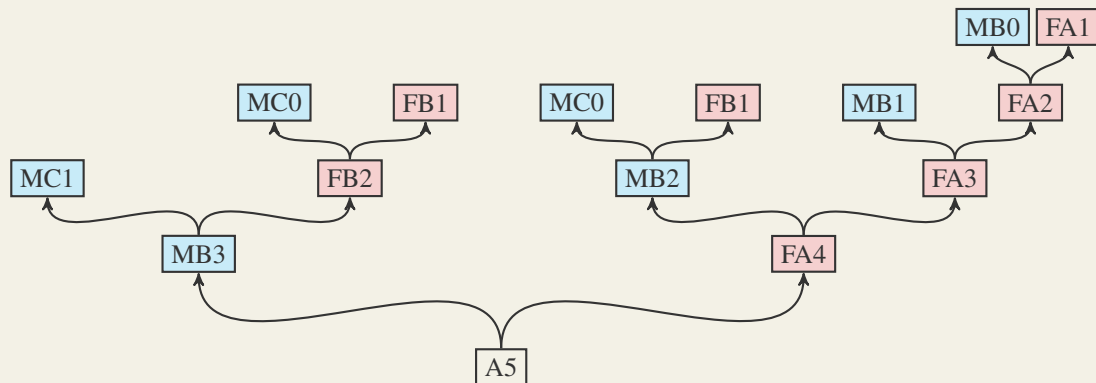
$$\forall mn, Fmn \times M(m+1)(n-1) \rightarrow (Mm(n+1), Fm(n+1))$$

J'ai oublié de le préciser, mais évidemment, ici comme dans l'ensemble des plans, la paire de reproducteurs est toujours choisie comme la meilleure femelle et le meilleur mâle de leurs fratries respectives (autant que possible en tous cas !).

A.4 Observations sur le schéma de l'oncle pirate

Il y avait quelque chose qui me gênait dans ce schéma et je n'arrivais pas vraiment à mettre le doigt dessus. Je le regardais et je ne trouvais pas logique, par exemple, de mettre FC3 avec MA2 sachant que FC3 venait déjà d'un croisement groupe A - groupe C. Je trouvais plus logique de mettre FC3 avec MB2. Mais on perdait la régularité...

On peut le vérifier en traçant un arbre ascendant à partir d'un représentant de la génération 5. On voit par exemple, sur la moitié de droite, que l'on fait continuellement entrer un mâle MB.



La consanguinité augmente assez rapidement : 12 % à la cinquième génération ! Alternier des mâles MB et MC pour les mariages avec FA semblerait favoriser plus de brassage. Du coup, j'ai encore réfléchi, et je me suis dit : les groupes et les générations sont liées ; quand on remplace un mâle du schéma circulaire par un mâle de la génération d'avant, logiquement, il faut aussi se translater d'un groupe. Mais à trois groupes, ça ne fait que déplacer le problème d'un cran horizontal, et ça n'a pas de sens... mais d'une certaine manière, c'est logique que l'on ne puisse pas avoir un schéma qui se reproduit sur 2 étages, puisqu'on est passé d'une suite récurrente d'ordre 1 à une suite récurrente d'ordre 2 (à cause de mariages inter-générationnels). Du coup, la logique est d'avoir un schéma sur trois étages, avec des règles de croisement différentes entre la ligne 1 et la ligne 2 d'une part, puis entre la ligne 2 et la ligne 3 d'autre part.

Comment faire ça ? ce que l'on veut, c'est brasser au maximum donc ne pas prendre deux mâles de suite dans le même groupe. Si on envoie un mâle dans le groupe immédiatement à sa gauche au premier étage, à l'étage suivant, il faut l'envoyer un groupe plus loin, soit deux groupes à sa gauche plutôt qu'un seul. À trois groupes, aller deux coups à droite c'est pareil qu'un coup à gauche. Et si l'on déplaçait les mâles un coup à droite, un coup à gauche ? Ce qui, quand on y pense, pourrait être équivalent à remplacer un reproducteur du schéma circulaire non pas par son oncle maternel, mais par l'oncle maternel de son homologue du groupe voisin. (Je sais pas si vous me suivez ?). Les flèches correspondant à la circulation des mâles feront un zigzag, j'ai donc baptisé ce schéma

« l'oncle zigzag » (garde-robe d'été de l'oncle zigzag... garde-robe d'hiver de l'oncle zigzag...) A priori, cette idée pourrait avoir un rapport avec ce que les pros appelle le « **système cyclique de Cockerham**²⁴ ».

Bref, j'ai fini par pondre un schéma sur deux étages où le couple à former dépend de la parité de la génération. Un schéma pour les générations 2, 4, 6... et un autre pour les générations 1, 3, 5... En équations, ça donne ça :

$$\begin{aligned} \forall n \text{ impair} \quad & M(\mathbf{m} + \mathbf{1})(n - 1) \times Fmn \rightarrow (Mm(n + 1), Fm(n + 1)) \\ \forall n \text{ pair} \quad & M(\mathbf{m} - \mathbf{1})(n - 1) \times Fmn \rightarrow (Mm(n + 1), Fm(n + 1)) \end{aligned}$$

C'est à partir de tout cela que j'ai abouti au schéma de « l'oncle zigzag » développé dans ce dossier.

B Le jeu des 9 rats

Suite à une digression d'une discussion sur un groupe facebook, j'ai proposé un petit jeu aux participants pour essayer d'aboutir « par l'expérience » (plutôt que par la théorie) à mon schéma, car j'ai pensé que cela pouvait être à la fois rigolo et stimulant pour les personnes qui s'intéressent à construire des plans de reproduction, et que quelque chose que l'on a trouvé tout seul par essais et erreurs est beaucoup mieux acquis que quelque chose que l'on vous expose sur le mode du cours magistral. En voici l'énoncé :

*« Je vous donne neuf rats, trois femelles et six mâles. Appelons les F1, F2, F3, M4, M5, M6, M7, M8 et M9. Je suis pas vache, vous avez le droit de choisir leur date de naissance comme vous voulez. C'est du bon rat hein, pas de grosse tare, pas de famille qui pousse des tumeurs à 12 mois comme des champignons, des rats corrects, que l'on peut considérer comme de bons reproducteurs. Le but du jeu est de planifier des reproductions pour obtenir au moins **une portée de huitième génération**, avec la **généalogie la plus complète possible**, et la **moins consanguine possible**. Vous pouvez faire autant de portées que vous voulez, et garder et reproduire autant de petits que vous voulez. C'est entièrement open. La seule règle du jeu, c'est qu'il n'y a pas de coup de fil à un ami. Vous vous débrouillez avec ce que vous avez au départ et ce que vous faites naître, vous n'avez pas le droit d'inventer un reproducteur externe qui sort de nulle part, vous faites TOUT avec les 9 rats de départ et leurs descendants²⁵ ».*

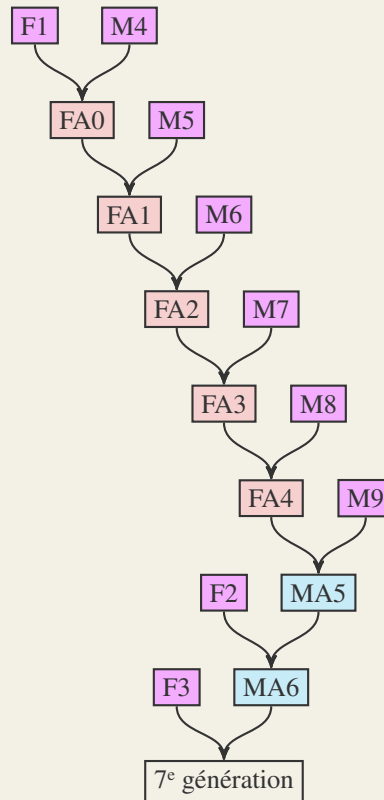
B.1 Solution en cascade

En général, la toute première idée qui vient au débutant qui souhaite « ouvrir sa raterie » et « créer sa lignée » repose sur l'idée, déjà évoquée, du : j'ai une rate que j'aime, je lui trouve un bon mâle, je garde une femelle, je lui trouverai un bon mâle, etc. C'est du coup aussi la première solution que l'on griffonne sur sa feuille après l'énoncé du jeu, et que j'appelle « schéma en cascade », on va très vite comprendre pourquoi sur la représentation graphique. Je note en mauve les rats donnés au départ, en

24. Et oui, à ce moment-là, je n'en étais pas vraiment sûre, mais l'intuition était déjà là !

25. Précision apportée ultérieurement : la première génération née est la génération 0, et il faut donc aboutir à la naissance d'une portée de génération numérotée 8, soit 9 générations nées en tout. Les femelles peuvent reproduire jusqu'à 12 mois et les mâles jusqu'à 24 mois.

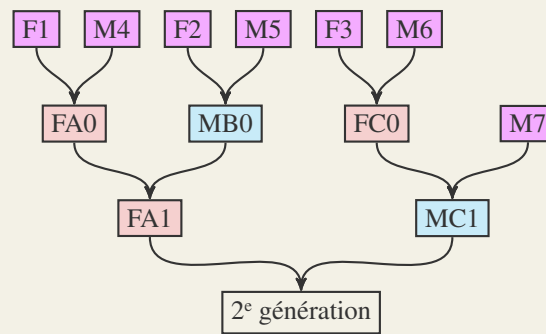
rose les femelles nées chez moi, et en bleu les mâles nés chez moi. Tous les rats nés chez moi portent mon affixe, A, et le numéro de leur génération.



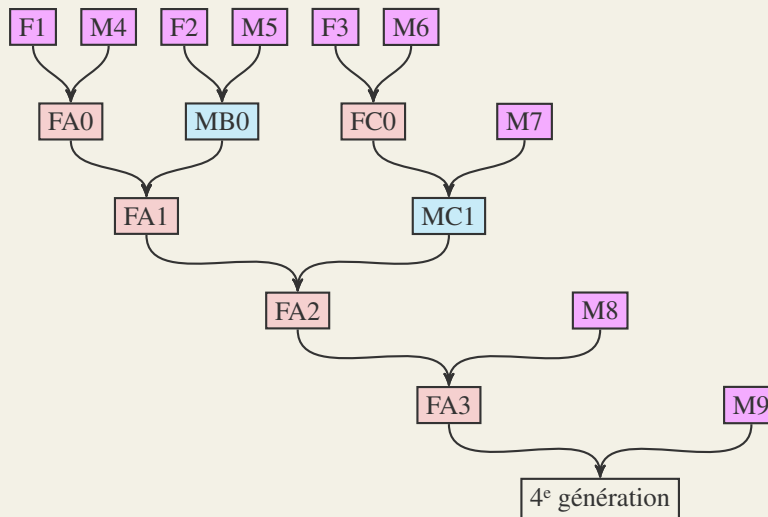
En déployant cette solution, on se dit que l'on garde nos cartouches le plus longtemps possible pour aller loin. Problème : une fois arrivé à la portée de 7^{ème} génération, que faire ? La plupart des ancêtres sont morts, à moins d'avoir reproduit tout le monde extrêmement tôt, et pour faire une nouvelle portée, il ne va rester que des solutions à fort taux de consanguinité. Ce qui nous laisse déjà soupçonner ce que j'ai affirmé en introduction : dans une population limitée, la consanguinité est inévitable ! Ensuite, l'arbre généalogique est très déséquilibré, et plein de trous, le « recul » est mal distribué, et au final ma septième génération n'a que très peu d'ancêtres connus (à 7 générations, si l'arbre généalogique était complètement rempli, nous aurions en tout 510 rats sur le schéma, dont 256 au tout premier étage !). Après la quatrième génération, nous n'avons plus de mâles en réserve, donc il faut garder un mâle pour utiliser les femelles qui ne l'ont pas encore été, donc le rythme de nos portées se ralentit.

B.2 Solution en entonnoir

La deuxième solution que l'on essaie en général est une solution où on veut équilibrer davantage l'arbre, et que j'appelle « en entonnoir » car il faut faire davantage de portées au début, pour en faire de moins en moins au fur et à mesure que le temps passe. En général, on commence comme ça :



Voilà qui ressemble beaucoup plus à un « début de lignée » comme l'entendent beaucoup de rateries débutantes (et moins débutantes). Problème : on n'est arrivés qu'à la deuxième génération, et on a déjà consommé sept de nos 9 rats. Il ne nous reste plus que deux mâles, et si l'on ne veut pas faire de consanguinité, on va devoir finir en cascade :



Encore perdu : on n'est toujours pas à 8 générations, et tout le travail préparé dans la branche maternelle est tué par l'introduction deux fois de suite de deux mâles sans généalogie en fin de parcours, qui fournit un arbre généalogique à peine moins déséquilibré et troué que le précédent.

L'autre option après la génération 2, c'est de faire de la consanguinité rapprochée (tous les rats avant la deuxième génération incluse sont proches parents). C'est, encore une fois, exactement le constat que je fais dans l'introduction : en petite population, passées les premières générations, on doit nécessairement choisir entre faire de la consanguinité ou abaisser nos exigences en profondeur de généalogie des reproducteurs.

B.3 En route vers une bonne solution

À partir de là, les possibilités sont évidemment nombreuses et les joueurs tâtonnent, mais assez rapidement, ils trouvent les deux premiers étages (former trois couples entre les fondatrices et trois fondateurs, avec les femelles obtenues former à nouveau trois couples avec les trois fondateurs restants). L'idée de garder un mâle et une femelle de chaque portée vient également assez vite, puis-

qu'on se rend bien compte que l'effectif ne pourra pas être stable si on en garde seulement un, ou plus de trois.

Après quelques gribouillages, on trouve également assez vite l'idée de faire trois portées par génération plutôt que seulement deux, à nouveau pour éviter l'effet entonnoir ; l'idée de boucler le schéma de gauche à droite arrive donc assez naturellement.

Ensuite, ce n'est plus qu'une question de bonnes notations (ce qui n'est pas forcément simple : au tout début de ce travail, c'est une des choses qui m'a pris le plus de temps ! trouver la bonne représentation, la bonne organisation spatiale sur la feuille est une étape essentielle qui aide beaucoup à éclaircir l'esprit !) et de patience pour arriver à une forme de schéma circulaire.

Il ne reste plus qu'à torturer un peu le tricot pour se mettre en conformité avec les âges de reproduction traditionnels, et on y est !

Glossaire

Allèle	Version, variante d'un gène. Chaque individu possède deux allèles de chaque gène.
Allozygotes	Se dit d'une paire d'allèles du même gène non rigoureusement identiques, et par extension, de l'individu qui les porte.
Ancêtre commun	Individu apparaissant dans l'arbre généalogique de deux autres individus. Par abus de langage, on parle également des ancêtres communs d'un seul individu ; il s'agit des ancêtres communs entre son père et sa mère.
Apparentés	Deux individus sont dits apparentés s'ils possèdent un ou plusieurs ancêtres en commun.
Autozygote	Se dit d'une paire d'allèles du même gène rigoureusement identiques (donc identiques par descendance), et, par extension, de l'individu qui les porte. Un individu autozygote pour un ou plusieurs gènes est nécessairement consanguin.
Consanguin	Individu dont le père et la mère sont apparentés. Individu possédant un ou plusieurs ancêtres communs.
Consanguinité	Reproduction entre individus apparentés ; état des individus résultant d'une telle union.
Déterminisme	Un caractère est dit génétiquement déterminé si l'on sait associer l'expression phénotypique de ce caractère à la présence d'un ou de plusieurs allèles de certains gènes. Ce déterminisme est souvent complexe ou incomplet (influence de facteurs environnementaux, influence de nombreux gènes sans expression univoque...)
Dépression consanguine	Perte de la capacité d'adaptation voire de survie d'une population, due à l'appauvrissement critique du pool génétique qui la compose, en général en raison d'une trop forte consanguinité.
Dérive génétique	Fluctuation aléatoire de la fréquence des différents allèles dans la population, pouvant conduire à la disparition totale de certains d'entre eux. La dérive génétique est d'autant plus importante que la population est de petite taille, isolée, en régime de reproduction autorisant les mariages consanguins, ou soumise à de fortes pressions de sélection.
Famille	Population d'individus partageant deux-à-deux des liens de parenté ou d'alliance (mon oncle, la femme de mon oncle). Les individus d'une famille ne sont pas forcément tous apparentés.
Fondateur	Individu ancêtre de tous les rats d'une population.
Gène	Unité fonctionnelle de l'information génétique de l'organisme, constituée d'une ou plusieurs séquences d'ADN, et contenant l'information nécessaire à la réalisation d'une fonction (la fabrication d'une protéine, par exemple).

Génome, génotype	Ensemble de tous les gènes d'un individu.
Hétérozygote	Individu possédant deux allèles différents du même gène.
Homogamie	Régime de reproduction dans lequel les individus de même phénotype se reproduisent préférentiellement entre eux.
Homozygote	Individu possédant deux allèles isoactifs du même gène. Paire de tels allèles.
Identiques	Allèles qui sont l'exacte copie l'un de l'autre, car issus d'un même individu par transmission de parent à enfant. On précise en général « identiques par descendance ».
Inbreeding	Consanguinité. Dans un texte en français, lorsqu'il n'est pas traduit, désigne généralement un croisement consanguin entre parents très proches (frère et sœur, oncle et nièce...), ou la stratégie de reproduction se fondant sur l'itération de tels croisements (« lignée travaillée en inbreeding »).
Isoactifs	Deux allèles non strictement identiques sont dits isoactifs s'ils produisent le même effet sur le phénotype.
Lignée	Population d'individus descendant tous d'un même pool de fondateurs, et donc tous apparentés, mais éventuellement de manière éloignée. Au-delà d'un certain taux de consanguinité, la lignée se transforme en souche.
Linebreeding	Régime de reproduction dans lequel on marie exclusivement ou quasi-exclusivement des individus descendant tous d'un même pool de fondateurs, donc apparentés, mais pas de manière trop proche. Autorise des portées occasionnelles en outcrossing ou en inbreeding, pourvu qu'elles ne soient pas la règle. En français : élevage en lignées.
Locus	Position d'un gène sur un ou plusieurs chromosomes.
Outcrossing	Croisement entre deux individus non apparentés, dont les produits ne sont pas consanguins.
Panmixie	Régime de reproduction dans lequel un individu est susceptible de se reproduire avec n'importe quel individu du sexe opposé appartenant à la même population, et ce avec la même probabilité. Autrement dit : régime de reproduction aléatoire.
Pedigree	Arbre généalogique. Dans les espèces possédant des races, le pedigree garantit l'appartenance de l'individu à une race donnée. Peu utilisé chez le rat, je l'utilise ici pour désigner un arbre généalogique assez long et informatif (plusieurs générations d'ascendants renseignés, incluant les dates de naissance et de décès, etc.)
Pénétrance	Phénomène génétique impliquant que deux individus possédant le même génotype n'ont pourtant pas forcément le même phénotype.
Phénotype	Ensemble des caractères visibles, exprimés, d'un individu. (Ne se limite pas à la couleur des poils !)

- Pool** Ensemble de tous les allèles existant dans une population, et susceptible d'être transmis à une descendance. Le pool génétique est en quelque sorte la « matière première » que nous cherchons à utiliser lorsque nous faisons de la sélection. Par extension, peut également désigner un ensemble d'individus (ex. pool de reproducteurs).
- Population** Ensemble d'individus définis par au moins une caractéristique commune (« tous les rats vivant sur le sol français », « tous les rats mâles nés à la raterie de la tarte au citron »...)
- Porteur** Individu hétérozygote, dont l'un des allèles est récessif et lié à un caractère phénotypique particulier, souvent positif (couleur par exemple) ou négatif (maladie génétique).
- Récessif** Allèle n'ayant aucun effet s'il est présent à l'état hétérozygote chez l'individu, et ayant besoin de se trouver en présence d'un autre allèle isoactif du même gène pour s'exprimer dans le phénotype de l'individu. Par extension, caractère déterminé par un gène récessif.
- Retrempe** Outcrossing occasionnel entre un individu consanguin (généralement issu d'un travail d'élevage en lignée) et un autre individu qui ne lui est pas apparenté, dans le but d'abaisser la consanguinité de la lignée ou d'introduire un nouvel allèle absent du pool.
- Souche** Population d'individus génétiquement très semblables et présentant des caractéristiques très homogènes, généralement très apparentés entre eux et très consanguins (mais pas forcément issus d'une reproduction en inbreeding, contrairement à l'idée répandue).



Artefact - Les Vigies Pirates - juin 2014



Retrouvez nous sur <http://www.vigies-pirates.net>
Contact : artefact@vigies-pirates ou sur <http://www.srfa.info>