

Utilisation de l'information généalogique pour l'estimation de la variabilité génétique de huit races bovines laitières françaises d'extension nationale ou régionale

S. MOUREAUX (1), D. BOICHARD (2), E. VERRIER (2, 3)

(1) Institut de l'Élevage, INRA-SGQA 78352 Jouy-en-Josas Cedex

(2) INRA, Station de Génétique Quantitative et Appliquée, 78352 Jouy en Josas Cedex

(3) Institut National Agronomique Paris-Grignon, Département des Sciences Animales, 16 rue Claude Bernard, 75 331 Paris Cedex 05

RÉSUMÉ – Cet article présente un bilan de la variabilité génétique dans les huit principales races bovines laitières françaises établi à partir de l'information généalogique. Les données concernent l'ensemble des généalogies connues des femelles au contrôle laitier et sont extraites du Système d'Information Génétique (SIG). Les méthodologies sont dérivées des concepts de consanguinité et de probabilité d'origine des gènes.

La stratégie d'ouverture à d'autres populations diffère d'une race à l'autre : fermeture totale, recours limité, ou recours généralisé aux gènes d'autres races, françaises ou étrangères. Le niveau moyen de consanguinité est actuellement faible dans les différentes races. Il s'accroît à un rythme inférieur à 1 point de pourcentage par génération, les effectifs génétiques correspondants allant de 237 en Simmental à 56 seulement en Prim'Holstein. Ces effectifs génétiques réalisés, sans doute surestimés, sont pourtant sans commune mesure avec les effectifs de femelles considérés. Le nombre efficace d'ancêtres, déduit des probabilités d'origine de gènes, est compris entre 15 et 47 selon les races, ce qui traduit de très forts goulets d'étranglement dans l'histoire récente de ces dernières.

Les races bovines laitières apparaissent donc comme ayant, en termes d'origines, des bases génétiques particulièrement étroites. Parmi les réponses à apporter pour gérer sur le long terme la variabilité génétique de notre cheptel laitier, il est nécessaire, d'une part, de maintenir toutes les races existantes et, d'autre part, d'augmenter le nombre de pères à taureaux et de mieux équilibrer leurs contributions aux séries de testage.

Use of pedigree information to estimate genetic variability of eight national or regional French dairy cattle breeds

S. MOUREAUX (1), D. BOICHARD (2), E. VERRIER (2,3)

(1) Institut de l'Élevage, INRA-SGQA 78352 Jouy-en-Josas Cedex

SUMMARY – This paper presents an analysis of the genetic variability of the eight major French dairy cattle breeds, based on genealogical data. Pedigrees of recorded cows were obtained from the Genetic Information System (SIG) and were used to compute inbreeding coefficients and probabilities of gene origin.

Regarding the use of external germplasm, breeds could be classified in three categories according to their strategy : completely closed breeds (Normande, Tarentaise), restricted (Montbéliarde, Abondance) or generalized (Prim'Holstein, Pie Rouge des Plaines, Brune, Simmental) use of genes from other national or international breeds. The current average coefficient of inbreeding is low in any breed, and the inbreeding trend is lower than 1 % per generation. Such an evolution corresponds to a realized effective size between several tens and a few hundreds only. These numbers, although likely overestimated, are by far lower than the total number of reproducing cows in each breed. The effective number of ancestors, computed from probabilities of gene origin, ranged from 15 to 47, according to the breed, which is the consequence of severe recent bottlenecks.

It is concluded that dairy cattle breeds are small populations, from a genetic point of view. In order to manage the genetic variability of this livestock, it is necessary, on the one hand, to maintain all breeds and, on the other hand, to increase the numbers of bulls' sires in each breed and to balance their contributions to the cohorts of young bulls to be progeny tested.

INTRODUCTION

Particulièrement bien organisée, la sélection des bovins laitiers a fait preuve, depuis plusieurs décennies, d'une très grande efficacité génétique et constitue une belle réussite économique, tant pour les organismes maîtres d'œuvre que pour les éleveurs sélectionneurs et utilisateurs. Les huit principales races laitières exploitées en France se distinguent, entre autres, par leur degré d'ouverture sur des populations extérieures : deux sont totalement fermées (Normande, Tarentaise), deux ont eu recours à des infusions momentanées et modérées de gènes extérieurs (Montbéliarde, Abondance), les quatre autres puisent largement dans un vivier international (Prim'Holstein, Simmental Française, Pie Rouge des Plaines et Brune). Que le recrutement s'effectue à une échelle locale ou mondiale, les programmes sont caractérisés par une concentration des efforts de sélection sur une élite réduite, sur le plan numérique, de reproducteurs. En particulier, grâce au pouvoir de diffusion de l'insémination artificielle, les effectifs annuels de nouveaux reproducteurs mâles nécessaires se comptent en quelques centaines à quelques unités seulement. Cette situation permet des intensités de sélection très fortes lors du choix des mères à taureaux, ce qui constitue une source majeure de progrès génétique. Elle autorise également le choix d'un nombre très faible de pères à taureaux, nombre qui est allé en diminuant dans les 20 dernières années, ce qui constitue un resserrement des origines des générations futures (goulets d'étranglement).

Ainsi, il est nécessaire de s'interroger sur les conséquences des stratégies récentes et actuelles de sélection sur l'évolution de la variabilité génétique des races concernées. Cette dernière étant le « carburant » de la sélection, son maintien est en effet nécessaire, d'une part, à la poursuite du progrès génétique et, d'autre part, à d'éventuelles réorientations des objectifs de sélection qui seraient rendues nécessaires par la conjoncture. Il y a quelques années, un premier bilan de la variabilité génétique des huit principales races bovines laitières avait été effectué, sur la base de l'information généalogique (Boichard et al, 1996). L'objectif de la présente étude est d'actualiser ce bilan et d'apprécier dans quelle mesure, cinq ans après environ, la situation a évolué.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

1.1 LES POPULATIONS ANALYSÉES

Toute l'étude repose sur l'analyse des données généalogiques des vaches au contrôle laitier dans les huit principales races élevées en France. Pour disposer de cohortes complètes, les femelles nées après 1996 sont éliminées. L'information utilisée, extraite du Système d'Information Génétique (SIG), inclut l'identification de l'individu, de son père, de sa mère, le sexe de l'individu, sa race, son année de naissance, et son pays d'origine pour les animaux étrangers. Les taureaux d'insémination artificielle sont clairement identifiés. Les animaux issus de croisement non agréé ne sont pas considérés. Les effectifs analysés sont présentés au tableau 1.

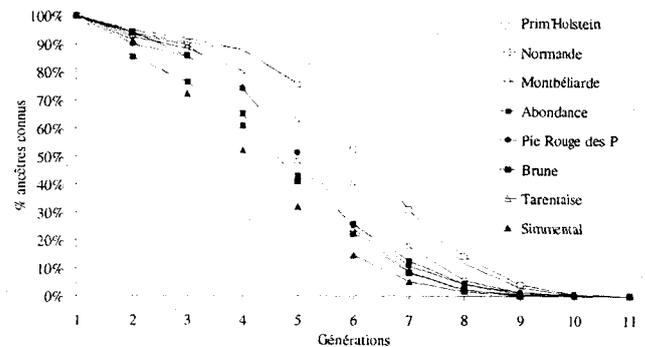
Tableau 1 - Populations analysées

Race	Effectif analysé	Femelles nées en 1993-96
Prim'Holstein	13 533 000	2 141 261
Normande	2 467 956	326 699
Montbéliarde	2 037 115	341 512
Abondance	116 707	12 007
Pie Rouge des P	107 008	9 932
Brune	98 703	14 540
Tarentaise	49 878	5 576
Simmental	116 842	14 167

La proportion de généalogies connues est très faible avant 1970, période d'application de la Loi sur l'Élevage instaurant entre autres l'identification unique des animaux. D'autre part,

de nouveaux élevages entrent régulièrement au Contrôle Laitier, de sorte que la connaissance des généalogies n'est que partielle. Il en résulte une différence de qualité d'information entre animaux, entre années et entre races, qui nécessite des précautions d'analyse et d'interprétation. La figure 1 présente l'évolution du pourcentage d'ancêtres connus selon le rang d'ascendance pour les femelles nées de 1993 à 1996, groupe qui sera l'objet d'analyses particulières par la suite. La connaissance du pedigree est généralement bonne sur 4 à 5 générations, puis décroît très rapidement, pour devenir quasiment nulle entre la 8^{ème} et la 11^{ème} génération suivant les races. C'est en race Normande et Prim'Holstein que la connaissance des pedigrees est la meilleure et en race Simmental qu'elle est la moins bonne.

Figure 1
Proportion d'ancêtres connus, par race et par génération, chez les femelles nées en 1993-96



1.2 MÉTHODES

D'une manière générale, les méthodes employées consistent à représenter l'évolution espérée de la variabilité génétique, dans une quelconque zone du génome neutre vis-à-vis de la sélection, et ce en l'absence de marqueurs biologiques. Plusieurs paramètres peuvent être calculés et nous indiquons ci-après ceux que nous avons retenus dans le cadre de cette présentation (pour une description plus détaillée, voir Boichard et al, 1996, 1997).

Une première approche consiste à analyser la provenance des gènes d'un ensemble d'animaux considérés. Le principe retenu est très simple : un gène d'un animal donné a une probabilité $\frac{1}{2}$ de provenir de chacun de ses deux parents, $\frac{1}{4}$ de chacun des quatre grands-parents, etc. En procédant de la sorte sur tout un fichier, on peut détecter les ancêtres majeurs, c'est-à-dire ceux par lesquels les pedigrees passent préférentiellement. Chaque ancêtre est caractérisé par sa contribution « brute » au patrimoine génétique des animaux étudiés : par exemple, en ne regardant que les contributions parentales, un animal qui serait père de tout un ensemble de vaches contribuerait pour 50 % au patrimoine génétique de cet ensemble. On calcule également pour chaque ancêtre sa contribution « marginale », tenant compte simultanément de sa contribution « brute » et des relations de parenté qu'il peut avoir avec les autres ancêtres. De ces contributions marginales, on déduit un nombre efficace d'ancêtres qui s'interprète comme suit : l'ensemble étudié a la même variabilité qu'une population qui serait issue des contributions génétiques parfaitement équitables d'un nombre d'ancêtres égal au nombre efficace calculé. Ce nombre est d'autant plus faible que la population a connu de sévères goulets d'étranglement dans son histoire.

Une deuxième approche consiste à calculer le coefficient de consanguinité de tous les animaux du fichier et à retracer l'évolution de la moyenne des coefficients selon l'année de naissance des animaux (on rappelle qu'un animal est consanguin si ses deux parents sont apparentés entre eux, c'est-à-dire s'ils possèdent au moins un ancêtre commun). La consanguinité ayant pour conséquence une homogénéisation du patrimoine génétique, son élévation au sein d'une race (sous l'effet de goulets d'étranglement, par exemple), s'accompagne d'une diminution de la variabilité génétique. Du rythme observé

d'élévation de la consanguinité dans une population, on déduit un effectif génétique « réalisé ». Cet effectif génétique (ou effectif efficace) résume en un seul nombre la combinaison des effectifs de reproducteurs mâles et femelles prenant en compte la plus ou moins grande hétérogénéité des tailles de leur descendance : plus le nombre de reproducteurs est faible, d'une part, et plus les nombres de leurs descendants sont inégaux, d'autre part, plus l'effectif génétique est petit. Dans le cas des races laitières, à cheptel femelle très nombreux, l'effectif génétique est principalement conditionné par le nombre de mâles et par la manière dont ils sont utilisés.

Enfin, pour se projeter dans l'avenir, on calcule la parenté moyenne qui existe dans certaines catégories de reproducteurs. Le calcul de la parenté entre tous les taureaux d'insémination nous permet d'apprécier dans quelle mesure ces reproducteurs, dont l'importance stratégique est indéniable, sont originaux les uns par rapport aux autres.

RESULTATS

Les huit principales races ont été conduites de façon très différente au cours des 30 dernières années. Les races Prim'Holstein et Brune ont maintenant achevé leur croisement d'absorption avec les souches Nord-américaines (au moins 94 % et 78 % de gènes Nord-américains, respectivement, chez les femelles nées en 1996, chiffres sans doute sous-estimés du fait de l'utilisation de taureaux européens croisés mais dont on connaît mal la généalogie). À l'inverse, les races Normande et Tarentaise sont fermées. Un point mérite d'être réalisé sur les 4 autres races : la Simmental utilise des gènes d'origine allemande et suisse ; de même la Pie Rouge des Plaines utilise des gènes d'origine néerlandaise (MRV), allemande (Rotbunt) et nord-américaines (avec une importante fraction Holstein rouge, et quelques infusions de Holstein noir) ; les races Montbéliarde et Abondance ont réalisé une légère infusion Holstein rouge par le passé. Le tableau 2 montre que la fraction Holstein en Pie Rouge des Plaines, encore en augmentation ces dernières années, a atteint un niveau très élevé, que la fraction Holstein rouge est faible et s'est stabilisée en Montbéliarde et Abondance, et que la Simmental utilise de plus en plus de gènes allemands (purs Simmental) et a renoncé aux origines suisses, actuellement fortement croisées Holstein.

Tableau 2
Pourcentage de gènes extérieurs

Race	Origine analysée	% de cette origine	
		actuel	évolution en 5 ans
Montbéliarde	Holstein*	4,3	+ 0,6
Abondance	Holstein*	4,5	+ 0,8
Pie Rouge des P	Holstein	58,9	+ 15,2
Simmental	Suisse	26,1	- 0,4

* Holstein rouge

Le tableau 3 montre que dans chaque race, la moitié du patrimoine génétique disponible chez les femelles nées de 1993 à 1996 est expliqué par 5 à 21 ancêtres, généralement des taureaux célèbres ou des mères de plusieurs taureaux célèbres. Dans la plupart des races, l'ancêtre présentant la plus forte contribution explique de l'ordre de 11 % des gènes et cette contribution ne tend pas à décroître au cours du temps. Le nombre efficace d'ancêtres est toujours très faible, compris entre 15 et 47, et il est très inférieur au nombre de mâles d'insémination actifs dans la race. Cet effectif efficace d'ancêtres reflète plutôt la diversité des approvisionnements. Pour les races d'extension régionale, ces valeurs sont assez proches des valeurs rapportées par Boichard et al (1996), par contre, elles sont beaucoup plus faibles pour les 3 races nationales.

Ces faibles valeurs s'expliquent essentiellement par l'organisation des programmes de sélection. Non seulement les mâles d'IA diffusent largement mais les meilleurs d'entre eux sont

utilisés pour procréer la génération suivante de taureaux et de mères à taureaux.

Tableau 3
Impact des principaux ancêtres

Race	Nombre d'ancêtres expliquant 50% des gènes	Nombre efficace d'ancêtres
Prim'Holstein	16	33
Normande	12	33
Montbéliarde	12	30
Abondance	8	19
Pie Rouge des P	21	47
Brune	10	28
Tarentaise	5	15
Simmental	14	36

L'analyse de la consanguinité donne des résultats convergents. Le niveau moyen de consanguinité est faible, de l'ordre de 0,6 à 2 % suivant les races, ce qui traduit le fait que les généalogies ne sont remontées que sur un nombre limité de générations, retardant ainsi l'apparition de consanguinité, et que la consanguinité proche est en général évitée dans les plans d'accouplements. Du fait de leur ouverture sur plusieurs populations extérieures, les races Simmental et Pie Rouge des Plaines présentent une évolution calculée sensiblement plus faible. Toutefois, le rythme d'augmentation du taux de consanguinité des femelles au cours des 10 dernières années est en général compris entre 0,5 et 0,9 point de pourcentage par génération (tableau 4). Chez les mâles d'IA, cette augmentation est encore plus rapide, ce qui traduit le fait que leurs pedigrees sont en général mieux connus, qu'ils dérivent d'un noyau plus étroit et plus sélectionné et, dans les races en croisement, que les mâles sont plus 'purs'. On peut donc supposer que l'évolution mâle reflète assez fidèlement ce que devrait être ou ce que sera l'évolution des femelles. Ces évolutions correspondent à des effectifs génétiques compris entre 56 et 237. Ces valeurs assez faibles, bien que largement surestimées du fait de la sensibilité de la consanguinité vis à vis de la qualité de l'information généalogique, montrent, s'il en est besoin, que les populations bovines laitières sont des populations génétiquement très petites, et qu'il convient de gérer leur variabilité génétique.

Tableau 4
Augmentation du coefficient moyen de consanguinité, en point de pourcentage par génération depuis 1986, et effectif génétique réalisé

Race	Évolution par génération depuis 1986	Effectif génétique réalisé
Prim'Holstein	+ 0,89	56
Normande	+ 0,80	62
Montbéliarde	+ 0,59	85
Abondance	+ 0,51	98
Pie Rouge des P	+ 0,36	137
Brune	+ 0,65	77
Tarentaise	+ 0,52	96
Simmental	+ 0,21	237

Pour illustrer la signification de ces effectifs génétiques réalisés, notons qu'un effectif génétique de 100 correspondrait à un cheptel femelle de taille infinie et à 25 mâles seulement. Dans les populations réelles analysées, les mâles sont évidemment bien plus nombreux, mais il y a utilisation abusive de certains. Ce constat français est tout à fait comparable à ce qui est observé dans d'autres pays, comme le montre la comparaison de Miglior (2000) en race Holstein.

Tableau 5
Coefficients moyens de parenté

Race	Parenté moyenne (%) entre		
	mâles d'IA nés en 1991-95	femelles nées en 1993-96	mâles et femelles nés en 1994-95
Prim'Holstein	4,6	2,2	2,9
Normande	5,1	3,0	4,3
Montbéliarde	4,9	2,8	3,9
Abondance	5,8	3,7	4,8
Pie Rouge des P	2,1	1,8	1,6
Brune	4,1	3,0	3,1
Tarentaise	5,3	4,1	4,7
Simmental	1,2	2,0	1,0

L'analyse de la parenté confirme les résultats obtenus lors du calcul de la consanguinité. Le tableau 5 présente la parenté moyenne entre mâles, entre femelles, et entre mâles et femelles. Les mâles sont plus fortement apparentés entre eux que les femelles, ce qui s'explique par le nombre limité de pères, mères et grands-pères à taureaux. Les résultats observés sont cohérents avec les effectifs génétiques calculés précédemment : les races qui avaient les effectifs les plus faibles ont les coefficients moyens de parenté les plus élevés.

CONCLUSION

En dépit d'un cheptel de femelles souvent très nombreux, les races bovines laitières sont des populations à base génétique fort étroite, de taille « efficace » très inférieure aux races bovines allaitantes et même inférieure aux races ovines laitières (Palhière et al, 2000). Cette taille est d'ailleurs probablement surestimée du fait d'une connaissance incomplète des généalogies. Cette situation est une conséquence directe de la réduction drastique du nombre d'ancêtres mâles majeurs, et particulièrement du nombre de pères à taureaux. Sans vouloir dramatiser, il convient d'exploiter ces races de façon durable, en préservant autant que possible leur variabilité génétique, pour limiter les risques tant à court terme (dérive génétique,

apparition de tares) qu'à plus long terme (épuisement de la variabilité génétique, plafonnement du niveau génétique, moindre adaptabilité à une modification du milieu ou de l'objectif de sélection). Deux mesures au minimum doivent être envisagées : 1) d'une part maintenir toutes les races à un effectif raisonnable et dans un contexte fermé, de sorte que l'effectif génétique du cheptel français soit la somme des effectifs génétiques de chacune des races actuelles ; 2) d'autre part, éviter certains excès qu'on a pu connaître dans le passé, en particulier dans l'utilisation abusive de certains pères à taureaux. Ainsi, il conviendrait qu'un père à taureaux ne soit utilisé qu'une année et qu'il ne contribue pas à plus d'un quart d'une série de testage à l'échelle du pays. En race Holstein, ce seuil devrait être descendu à un maximum de 60-80 fils mis à l'épreuve par père.

L'accroissement en cours du poids des caractères fonctionnels dans l'objectif de sélection peut aider à limiter les concentrations d'origine, à la condition que l'on raisonne effectivement sur un index de synthèse. Une certaine segmentation du marché de la génétique en fonction de systèmes plus ou moins intensifs pourrait aussi contribuer au maintien de lignées variées. À l'avenir, une utilisation volontariste des marqueurs génétiques, visant à exploiter les différences à l'intérieur de la descendance des différents mâles, peut également apporter des éléments de solution. Enfin, le critère de sélection des mâles d'IA pourrait être redéfini pour prendre en compte non seulement leur valeur génétique mais aussi leur degré d'originalité par rapport à leurs contemporains et à leurs conjointes potentielles. Il n'en demeure pas moins que des mesures démographiques simples, telles que celles concernant l'utilisation des pères à taureaux et suggérées plus haut, seraient les plus efficaces et devraient être discutées sans tarder au sein des structures concernées.

Boichard D., Maignel L., Verrier E., 1996. INRA Prod. Anim., 9, 323-335

Boichard D., Maignel L., Verrier E., 1997. Genet. Sel. Evol., 29, 5-23

Miglior F., 2000. 10th World Holstein-Friesian Conference, 108-113

Palhière I., Barillet F., Astruc J.M., Aguerre X., Belloc J.P., Briois M., 2000. Renc. Rech. Ruminants, 7, ce volume