

Influence du locus de la caséine α_{s1} sur les performances laitières et les paramètres génétiques des chèvres de race Alpine

ME Barbieri¹, E Manfredi¹, JM Elsen¹, G Ricordeau¹,
J Bouillon², F Grosclaude³, MF Mahé³, B Bibé¹

¹Institut national de la recherche agronomique, station d'amélioration génétique des animaux, BP 27, 31326 Castanet-Tolosan cedex;

²Station caprine de Moissac, 48110 Sainte-Croix-Vallée-Française;

³Institut national de la recherche agronomique, laboratoire de génétique biochimique et de cytogénétique, 78352 Jouy-en-Josas cedex, France

(Reçu le 29 août 1994; accepté le 17 mai 1995)

Résumé – L'influence du polymorphisme de la caséine α_{s1} sur les performances laitières et sur les paramètres génétiques a été étudiée sur 883 lactations de chèvres Alpine à la station caprine de Moissac. Les différences entre génotypes, les héritabilités et corrélations génétiques ont été estimées avec un modèle animal, en considérant les effets fixés de la date de mise bas, de la campagne, du numéro de lactation, du génotype caséine α_{s1} (AA, AE, AF, EE, EF, FF), et les effets aléatoires de l'environnement permanent et de la valeur génétique additive. L'allèle fort A a un effet significativement favorable ($P < 0,01$) sur le taux de protéines vraies (AA > AE, AF > EE, EF > FF) et le taux butyreux (AA, AE, AF > EF et FF). Les chèvres AA ont significativement moins de lait que les chèvres AE, AF, EE et EF. Les chèvres AA, AE, AF et EE ont plus de matière protéique ($P < 0,01$) que les chèvres FF qui ont les quantités les plus faibles. Le taux de protéines a une héritabilité totale de 0,66 et une héritabilité résiduelle de 0,34 après prise en compte du génotype de la caséine α_{s1} . La correction pour l'effet moyen du génotype de la caséine α_{s1} augmente la corrélation génétique négative entre quantité de matière protéique et taux de protéines (-0,22 vs 0,09), alors qu'elle diminue la corrélation entre les 2 taux (0,35 vs 0,45). Cette étude confirme que l'allèle fort est bien un allèle favorable pour améliorer les aptitudes fromagères des laits de chèvres, sachant par ailleurs que cet allèle augmente aussi le rapport caséine/protéines et les qualités physico-chimiques des laits. On peut donc maintenant recommander la prise en compte des allèles de caséine α_{s1} en sélection caprine.

caprin / polymorphisme caséine α_{s1} / production laitière / paramètre génétique / taux de protéines

Summary – Effects of the α_{s1} -casein locus on dairy performances and genetic parameters of Alpine goats. The influence of the α_{s1} -casein polymorphism on dairy performance was studied on 883 lactations of Alpine goats at the Station caprine de

Moissac in France. Genotype effects, heritabilities and genetic correlations were estimated using an animal model which included the effects of kidding date, year, lactation number, α_{s1} -casein genotype (AA, AE, AF, EE, EF, FF), permanent environment and additive genetic value. The strong allele A affected significantly ($P < 0.01$) the true protein content (AA > AE, AF > EE, EF > FF) and the fat content (AA, AE, AF > EF and FF). AA goats produced less milk yield than AE, AF, EE and EF goats ($P < 0.01$). Genotypes AA, AE, AF and EE produced more protein yield than FF ($P < 0.01$). Heritabilities of protein content with and without including the α_{s1} -casein genotype in the model, were 0.34 and 0.66, respectively. Including the α_{s1} -casein genotype in the model also modified the genetic correlations between protein yield and protein content (-0.22 vs 0.09) and protein and fat contents (0.35 vs 0.45). This study confirms that the strong allele A is beneficial for improving goat milk quality. Moreover, previous results indicate that A is associated with higher casein/protein ratio and beneficial physico-chemical characteristics for cheese-making. We thus recommend use of α_{s1} -casein polymorphism in goat selection.

goat / α_{s1} -casein polymorphism / milk production / genetic parameter / protein content

INTRODUCTION

La filière caprine est confrontée à des problèmes de qualité fromagère des laits et à la nécessité de trouver de nouveaux débouchés. La faible richesse en protéines des laits, notamment en protéines coagulables (Ricordeau et Mocquot, 1967; Ricordeau et Bouillon, 1971) et son mauvais comportement vis-à-vis de la présure (Remeuf *et al*, 1989) constituent des défauts majeurs. Or, la découverte du polymorphisme génétique de la caséine α_{s1} (Boulanger *et al*, 1984; Grosclaude *et al*, 1987) offre des possibilités d'amélioration de la richesse en protéines et de l'aptitude à la coagulation, ce qui suscite un vif intérêt auprès des éleveurs, des généticiens et des transformateurs. Cependant, avant de recommander aux opérateurs de l'amélioration génétique caprine une sélection en faveur des allèles forts de la caséine α_{s1} , il était indispensable d'évaluer l'ensemble des effets de ces allèles sur les performances laitières, les caractéristiques technologiques des laits et les autres caractères d'importance économique, pour vérifier qu'une telle sélection n'entraîne pas, par ailleurs, des effets défavorables sur d'autres caractères. À cet effet, nous avons utilisé 2 approches complémentaires. La première consiste à comparer les allèles de caséine α_{s1} , (*A, B, C, E* et *F*) à partir de l'analyse intra-descendance de boucs Alps hétérozygotes utilisés en insémination artificielle (IA) dans les élevages soumis au contrôle laitier (Mahé *et al*, 1994). La seconde (présente étude) repose sur la comparaison de 6 génotypes de caséine α_{s1} , grâce à l'expérimentation mise en place dès 1987, à la station caprine de Moissac-Vallée-Française (Lozère), dont le troupeau avait servi, depuis 1984, aux recherches préliminaires sur le typage des allèles des caséines α_{s1} et α_{s2} .

Dans cette première partie, nous avons estimé les effets des allèles *A, E* et *F* sur les performances laitières par lactation et les paramètres génétiques de ces variables. Dans une deuxième partie, nous analyserons les effets des allèles sur les performances en cours de lactation. Les études technologiques réalisées sur les laits

homozygotes *A*, *E* et *F* obtenus sur les mêmes chèvres et pendant la même période ont fait l'objet d'autres publications (Mahaut et Korolczuck, 1993; Remeuf, 1993; Vassal *et al*, 1994).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Protocole

Le protocole expérimental a été établi pour obtenir à la fois des chèvres et des laits homozygotes aussi différents que possible et minimiser les réformes des chevrettes et des primipares. Les 3 types d'accouplements de base prévus chaque année pour générer les chèvres homozygotes sont les suivants : père *AE* × mère *AE* ; père *AF* × mère *AF* ; père *EF* × mère *EF*. Ces accouplements sont répétés sur plusieurs années avec des parents différents. Vu la fréquence élevée des allèles *A*, *E* et *F* chez les boucs améliorateurs d'IA de race Alpine, l'expérimentation a été limitée à cette race. Les résultats obtenus concernent 6 années de production. Au fur et à mesure du déroulement de l'expérimentation, les filles hétérozygotes nées de ces accouplements sont utilisées comme mères pour les accouplements suivants et les filles homozygotes *AA*, *EE* et *FF* sont accouplées aux boucs hétérozygotes *AE*, *AF* et *EF* utilisés la même année, pour produire de nouvelles filles hétérozygotes. Pour améliorer les connexions entre années, certains boucs ont été utilisés 2 ou 3 années de suite. D'autres accouplements hors protocole ont été retenus (pères homozygotes pour les allèles *A* et *E*, ou hétérozygotes porteurs d'allèles rares : *AD*, *CF*, *DF*) afin de disposer d'un maximum des données pour comparer les génotypes (tableau I).

Tableau I. Effectifs des boucs d'IA et de monte naturelle (MN) et de leurs filles, selon le génotype du père.

Génotype du père	Nombre de boucs		Total	Nombre de filles		Total
	IA	MN		IA	MN	
<i>AE</i>	6	4	10	87	55	142
<i>AF</i>	7	4	11	82	31	113
<i>EF</i>	6	2	8	72	20	92
Autres hétérozygotes	3	2	5	35	15	50
Homozygotes	5	5	10	63	39	102
Total	27	17	44	339	160	499

L'utilisation de pères hétérozygotes dans les accouplements est préférable à celle de pères homozygotes qui induisent une confusion entre les effets polygéniques liés au père et les effets du génotype de la caséine α_{s1} . Les pères hétérozygotes transmettent à leur descendance 2 allèles, ce qui permet, dans une analyse intra-père, l'estimation de l'effet d'un locus sans confusion avec les effets polygéniques (Neimann-Sørensen et Robertson, 1961). Dans notre étude, la dissociation entre les effets polygéniques et l'effet du gène majeur est renforcée par l'analyse statistique

utilisant le modèle animal. Celle-ci fournit des estimations non biaisées des effets de ces gènes permettant de réaliser des tests adéquats, même en présence de sélection (Kennedy *et al*, 1992).

Typage

Le polymorphisme de la caséine α_{s1} des chèvres a été typé par électrophorèse des laits avec les techniques décrites par Boulanger *et al* (1984) et Grosclaude *et al* (1987). Le génotype des boucs a été déduit de celui de leurs filles, puis déterminé directement par l'étude du polymorphisme de l'ADN à partir de 1989, grâce aux techniques RFLP (*restriction fragment length polymorphism*) et PCR (*polymerase chain reaction*) (Leroux *et al*, 1990, 1992; Leroux, 1992).

Reproduction et conduite d'élevage

Le troupeau est fermé par la voie femelle et ouvert par la voie mâle. Les chèvres adultes sont inséminées sur œstrus induit, avec la semence congelée de boucs améliorateurs d'IA de génotype connu au locus de la caséine α_{s1} . À partir de 1989, de jeunes boucs de monte naturelle, de génotypes *AE*, *AF* et *EF*, sont utilisés pour assurer le retour d'IA. Ces jeunes boucs, nés à la station, sont issus de pères améliorateurs d'IA et de mères bien indexées. La lutte commence début août pour les adultes, après synchronisation des œstrus. Les boucs de monte naturelle sont utilisés sur le retour de l'œstrus induit, jusqu'au 15 septembre. Les chevrettes sont mises en lutte à 8 mois, 1 mois environ après les adultes, à un poids minimum de 33 kg. Les premières nées sont inséminées avec les mêmes boucs que les adultes, mais la majorité est saillie par des boucs de monte naturelle de génotype connu. Du fait du décalage entre la période de lutte des chevrettes et des adultes, l'intervalle entre la 1^{re} et la 2^e mise bas est inférieur d'au moins 1 mois aux intervalles suivants. Pratiquement toutes les chevrettes issues des accouplements du protocole sont conservées pour la reproduction, sauf les chevrettes vides ou saillies tardivement. Les réformes interviennent uniquement après la première lactation, sauf pour les homozygotes *AA*, *EE* et *FF* qui sont en principe conservées si elles mettent bas normalement et sont en bon état.

Tous les produits sont séparés de leur mère à la naissance et allaités au lait artificiel. Les chevrettes d'élevage sont sevrées à un âge compris entre 2 et 3 mois, puis élevées en semi plein air de mai à décembre. Les adultes sont conduites en 4 lots de 70 chèvres en moyenne, constitués chaque année en fonction des dates de mises bas. Les primipares sont séparées des adultes. Les homozygotes *AA*, *EE* et *FF* sont regroupées pour faciliter les prélèvements de laits nécessaires aux études technologiques qui se déroulent sur toute la lactation. Les chèvres sont alimentées en lots, avec une ration supérieure en moyenne à leurs besoins.

Performances et données utilisées

Les chevrettes sont pesées mensuellement jusqu'à l'âge de 7 mois, puis après chaque mise bas. Le contrôle laitier est effectué tous les 14 j jusqu'au 4^e ou 5^e mois de lactation, puis tous les 28 j. Les variables étudiées sont les quantités de lait (L250), de matière protéique (MP250) et de matière grasse (MG250) en 250 j de

lactation (Bouloc, 1991), le taux protéique vrai (TP), le taux butyreux (TB) et le poids à la mise bas (PMB). Les variables MP250 et TP sont les 2 critères utilisés dans le schéma de sélection (Piacere, 1992). Les quantités ajustées à 250 j sont moins liées génétiquement à la durée de lactation et gardent une héritabilité élevée. Par ailleurs, elles ont des dispersions comparables d'un milieu à l'autre, d'où une meilleure homogénéisation des variances résiduelles.

Les données étudiées concernent les lactations des chèvres de génotype *AA*, *AE*, *AF*, *EE*, *EF* et *FF*, contrôlées sur 6 campagnes, de 1987 à 1992. Les familles de père constituées de femelles toutes du même génotype ont été éliminées. Le fichier a ensuite été épuré en respectant les conditions suivantes : durée de lactation supérieure à 90 j ; âge à la première mise bas de 11 à 14 mois ; poids à la mise bas de 35 à 70 kg pour les primipares, supérieur à 45 kg pour les adultes. Ce fichier comprend 883 lactations de 499 chèvres, filles de 44 pères différents. Le tableau I récapitule les boucs utilisés et le nombre de filles nées de chaque groupe de père ; 68% sont filles de boucs améliorateurs d'IA (dont 81% filles de pères hétérozygotes), et 32% filles de boucs de monte naturelle (dont 76% filles de pères hétérozygotes). Les effectifs moyens de filles sont de 14 pour les pères d'IA et de 9 pour les pères de monte naturelle. La généalogie des 499 chèvres constitue un fichier de 908 animaux, dont 409 correspondent aux parents et grands-parents des chèvres. Les distributions des lactations par numéro de lactation, année et génotype sont données dans le tableau II.

Tableau II. Nombre de lactations par numéro de lactation, année et génotype caséine α_{s1} .

	Numéro de lactation			Total
	1	2	3 ou plus	
Année				
1987	46	0	0	46
1988	59	26	0	85
1989	102	30	19	151
1990	81	57	30	168
1991	113	44	49	206
1992	98	61	68	227
Génotype				
<i>AA</i>	56	24	15	95
<i>AE</i>	146	63	55	264
<i>AF</i>	103	52	41	196
<i>EE</i>	45	23	16	84
<i>EF</i>	99	40	31	170
<i>FF</i>	50	16	08	74
Total	499	218	166	883

Méthodes

Deux modèles d'analyse multicaractère ont été utilisés sur les variables L250, MP250, MG250, TP, TB et PMB. Le premier ne prend pas en compte l'effet du

génotype caséine α_{s1} et le deuxième le prend en compte. Les modèles statistiques utilisés sont les suivants :

$$Y_{ijlm} = b(d_{ijlm} - \bar{d}_i) + l_{ij} + a_l + p_l + e_{ijlm} \quad [1]$$

$$Y_{ijklm} = b(d_{ijklm} - \bar{d}_i) + l_{ij} + g_k + a_l + p_l + e_{ijklm} \quad [2]$$

où : Y_{ijklm} (Y_{ijlm}) : performance; b : coefficient de régression linéaire sur la covariable date de mise bas; d_{ijklm} (d_{ijlm}) : date mise bas; \bar{d}_i : date moyenne de mise bas par année; l_{ij} : effet du j^e numéro de lactation et de la i^e année (tableau I); g_k : effet du génotype caséine α_{s1} ; a_l : valeur génétique polygénique (effet aléatoire); p_l : effet d'environnement permanent de la chèvre (effet aléatoire); e_{ijklm} (e_{ijlm}) : résiduelle aléatoire.

Les vecteurs \mathbf{a} , \mathbf{p} et \mathbf{e} des effets aléatoires sont supposés normalement distribués, d'espérance nulle et de variance

$$\mathbf{V} \begin{pmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{p} \\ \mathbf{e} \end{pmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma_a^2 & 0 & 0 \\ 0 & \mathbf{I}\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & \mathbf{I}\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

avec $\mathbf{A} = 2 \times$ matrice de parenté et $\mathbf{I} =$ matrice identité.

La variable date de mise bas (DMB) est exprimée en écart à la date moyenne de chaque campagne et remplace les traditionnelles classes de saison de mise bas, toujours arbitraires. En effet, l'analyse préliminaire des données n'a pas mis en évidence d'effets non linéaires de la saison de mise bas sur les performances, d'où la pertinence d'un ajustement linéaire avec une covariable qui est d'ailleurs très économique en termes de degrés de liberté du modèle. D'autre part, cette covariable a l'avantage de prendre aussi en compte l'effet de l'âge à la première mise bas, dont la corrélation intra-année avec la date de mise bas est comprise entre 0,38 et 0,65.

Les variances et covariances ont été estimées par maximum de vraisemblance restreint avec un algorithme EM en utilisant le logiciel MTC (Misztal, 1993; Misztal *et al*, 1994). Le critère d'arrêt, soit la moyenne des carrés des différences entre 2 estimations successives, a été fixé à 10^{-6} . Le logiciel utilisé pour estimer les effets des allèles est le PEST (Groeneveld et Kovac, 1990).

RÉSULTATS

Effets des génotypes de la caséine α_{s1}

Le tableau III présente les performances laitières par génotype et numéro de lactation. En première et deuxième lactation les durées moyennes de lactation (238 à 243 j et 258 à 271 j) et l'âge moyen à la mise bas (13 à 14 mois en première lactation; 24 mois en deuxième) sont très comparables pour tous les génotypes.

Les résultats des analyses par le modèle animal sont résumés dans la figure 1 par comparaison au génotype de référence *FF*, ainsi que dans le tableau IV qui donne la signification des contrastes au seuil de 1%.

Tableau III. Moyennes arithmétiques des performances laitières par génotype caséine α_{s1} et numéro de lactation.

Variable	N° lactation	AA	AE	AF	EE	EF	FF
Qlait ^a (kg)	1	542	581	591	604	595	575
	2	769	775	781	795	789	861
	3 et plus	883	895	865	1 016	935	926
TP (g/kg)	1	32,18	30,26	29,81	28,80	28,32	27,62
	2	32,60	30,97	30,71	29,59	28,75	27,92
	3 et plus	32,61	31,08	30,57	29,41	28,71	28,32
TB (g/kg)	1	34,13	32,92	32,72	30,81	30,14	29,71
	2	33,53	33,30	33,06	32,07	30,77	29,59
	3 et plus	33,14	33,37	33,31	32,56	30,69	29,74
Durée (j)	1	238	241	241	242	242	243
	2	266	267	269	258	262	271
	3 et plus	270	286	271	298	282	283
PMB (kg)	1	47,1	48,3	49,2	49,0	50,4	49,0
	2	59,0	60,0	60,4	60,8	59,9	63,4
	3 et plus	70,9	70,3	71,8	72,2	69,7	71,7
Âge (mois)	1	13,6	13,4	13,3	13,6	13,4	13,6
	2	24,5	24,2	24,0	24,2	24,4	24,5
	3 et plus	40,7	43,5	44,3	40,0	43,7	40,8

^a Quantité brute de lait.

Tableau IV. Effets des génotypes de la caséine α_{s1} sur les performances laitières, par comparaison au génotype de référence *FF*.

Caractère	Moyenne	AA	AE	AF	EE	EF	FF
L250	676 (150)	-43,2 ^a	-0,1 ^b	6,1 ^b	21,7 ^b	14,9 ^b	0 ^{ab}
MP250	20,1 (4,39)	1,64 ^a	1,84 ^a	1,69 ^a	1,48 ^a	0,99 ^{ab}	0 ^b
MG250	21,7 (5,11)	0,85 ^{ab}	2,03 ^a	1,84 ^a	1,75 ^{ab}	0,95 ^{ab}	0 ^b
TP	29,9 (2,18)	4,78 ^a	2,86 ^b	2,36 ^b	1,31 ^c	0,88 ^c	0 ^d
TB	32,2 (3,58)	3,74 ^a	3,03 ^{ab}	2,51 ^{bc}	1,41 ^{cd}	0,70 ^d	0 ^d
PMB	55,9 (10,7)	-2,32 ^a	-0,86 ^{ab}	0,34 ^b	-0,37 ^{ab}	0,36 ^b	0 ^{ab}

Entre parenthèses, écart type; les valeurs suivies de la même lettre ne sont pas significativement différentes ($P < 0,01$).

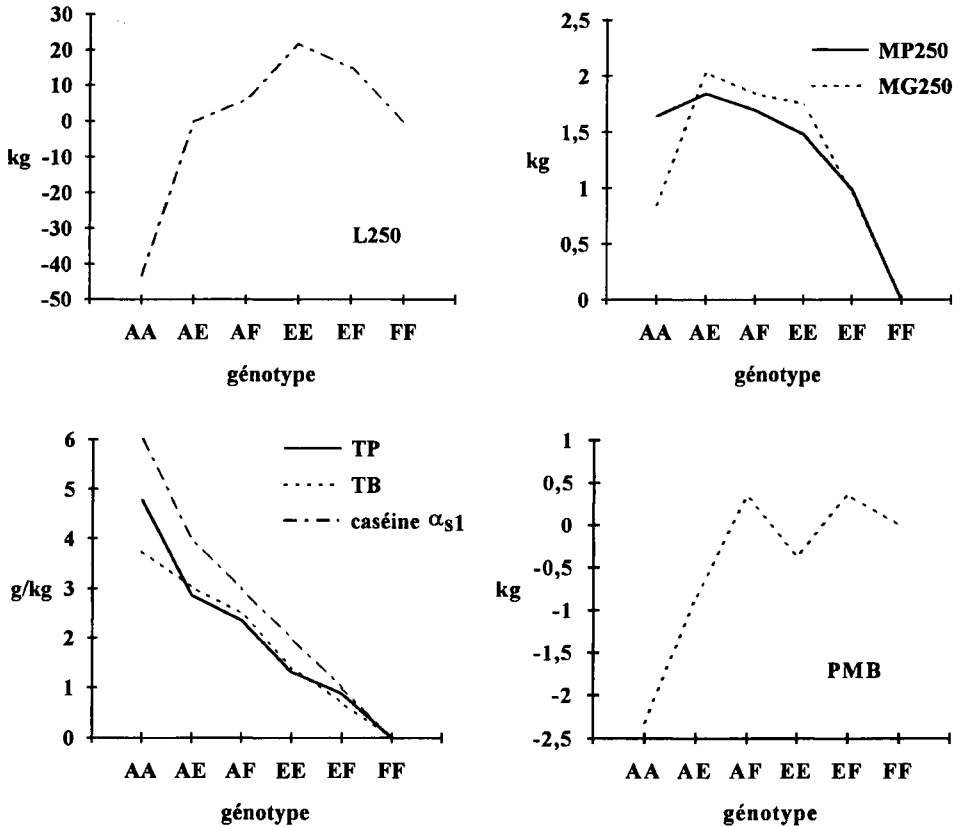


Fig 1. Effets des génotypes de caséine α_{s1} sur les performances lactières et le poids à la mise bas comparés au génotype de référence *FF*. L250 = quantité de lait en 250 j de lactation; MP250 = quantité de matières protéiques en 250 j de lactation; MG250 = quantité de matières grasses en 250 j de lactation; TP = taux protéique; TB = taux butyreux; caséine α_{s1} = taux de synthèse en caséine α_{s1} d'après Grosclaude *et al* (1987); PMB = poids à la mise bas.

Taux de protéines

Les génotypes se classent dans l'ordre $AA > AE > AF > EE > EF > FF$, tous les contrastes entre génotypes étant très significatifs, sauf entre *AE* et *AF*, *EE* et *EF*. Les chèvres *AA* ont un TP supérieur de 3,5 g/kg à celui des *EE* et de 4,8 g/kg à celui des *FF*: la différence entre génotypes extrêmes représente 16% de la moyenne ou plus de 3 écarts types génétiques du caractère ($\sigma_g = 1,4$ g/kg, Boichard *et al*, 1989). Ces résultats sont proches de ceux de Mahé *et al* (1994) qui observent une différence de 2,5 g/kg entre les allèles *A* et *F* dans une étude intrapère utilisant des données en fermes.

Les allèles ont un effet clairement additif sur le TP. L'allèle fort *A* a une nette supériorité sur les allèles *E* et *F*, ce qui est cohérent avec les estimations des taux

de synthèse en caséine α_{s1} des différents allèles (3,6 g pour *A*; 1,6 g pour *E* et 0,6 g pour *F*) et de la corrélation élevée entre le taux de caséine α_{s1} et la teneur en caséine totale (Grosclaude *et al*, 1987; fig 1).

Taux butyreux

L'allèle *A* a également un effet favorable et les génotypes se classent dans le même ordre que pour le TP, les différences étant significatives entre les 3 génotypes les plus forts d'une part (*AA*, *AE* et *AF*) et les 2 génotypes les plus faibles d'autre part (*EF* et *FF*). Les différences observées ici entre les homozygotes *A* et *F* (3,7 g/kg) sont plus faibles que celles estimées par Mahé *et al* (1994) qui avancent par ailleurs l'hypothèse de mécanismes cellulaires pour expliquer le fait que les allèles de caséine α_{s1} semblent avoir un effet direct sur le TB.

Finalement, les effets du génotype sur les 2 taux sont différents, puisque, pour le TP, l'écart entre les génotypes *AA* et *AE* est au moins le double de celui qui existe entre les autres génotypes successifs (1,9 *vs* 0,7 g/kg), alors que, avec le TB, les écarts entre génotypes successifs varient de 0,5 à 1,1 g/kg. Les valeurs énergétiques des laits des différents génotypes estimées à partir de la formule de Sauvant (1981), sont très significativement différentes entre elles : 707 kg cal pour les laits *AA*, 685 pour les *AE*, 679 pour les *AF*, 658 pour les *EE*, 650 pour les *EF* et 641 pour les *FF*.

Quantité de lait

Les chèvres homozygotes *A* ont une quantité de lait significativement inférieure à celle des génotypes *AE*, *AF*, *EE* et *EF* les plus productifs. Ces résultats ne permettent donc pas de confirmer totalement l'absence d'effet des allèles de la caséine α_{s1} sur la quantité de lait constatée par Mahé *et al* (1994). Cependant on ne peut affirmer que les différences observées en quantité de lait soient totalement génétiques, dans la mesure où l'alimentation en lots aurait pu limiter la production des chèvres homozygotes *AA* dont le lait a une valeur énergétique nettement supérieure (+ 7 à 8% en kcal pour les laits *AA* par rapport aux laits *EE* par exemple).

Matière protéique et matière grasse

Les génotypes *AA*, *AE*, *AF* et *EE* ont des quantités de matière protéique significativement supérieures au génotype *FF* qui est le moins performant, mais pas au génotype *EF*. Les génotypes *AE* et *AF* présentent une production de matière grasse significativement supérieure au génotype *FF*, le moins performant, tandis que les contrastes entre *AA* et les autres génotypes ne sont pas significatifs. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Mahé *et al* (1994) qui trouvent un effet significativement favorable de l'allèle *A* par rapport à l'allèle *F* pour la quantité de matière protéique et, partiellement, pour la quantité de matière grasse.

Poids à la mise bas

Les chèvres *AA* ont un poids significativement inférieur ($P < 0,01$) aux chèvres *AF* et *EF* les plus lourdes. Précisons qu'à la première mise bas les chèvres *AA* et *AE* étaient significativement plus légères ($P < 0,01$) que les chèvres *EF*.

Paramètres génétiques

Ils sont estimés selon 2 modèles : le modèle 1, purement polygénique, ne prend pas en compte le génotype de la caséine α_{s1} , le modèle 2, à hérédité mixte, prend en compte à la fois le gène majeur et les polygènes (tableau V).

Table V. Héritabilités (h^2), répétibilités (r), corrélations génétiques (au-dessus de la diagonale et phénotypiques (en dessous) des performances laitières, selon les modèles 1 et 2.

<i>Modèle 1 : DMB + année*n1 + environnement permanent + valeur génétique globale</i>								
	h^2	r	L250	MP250	MG250	TP	TB	PMB
L250	0,40	0,56		0,87	0,78	-0,42	-0,08	0,55
MP250	0,40	0,57	0,91		0,82	0,09	0,18	0,54
MG250	0,48	0,64	0,82	0,84		-0,09	0,56	0,40
TP	0,66	0,85	-0,44	-0,05	-0,18		0,45	-0,10
TB	0,58	0,77	-0,16	0,01	0,41	0,43		-0,08
PMB	0,55	0,68	0,35	0,35	0,29	-0,07	-0,04	
<i>Modèle 2 : DMB + année*n1 + génotype + environnement permanent + valeur polygénique</i>								
L250	0,38	0,56		0,96	0,80	-0,48	-0,03	0,56
MP250	0,38	0,57	0,95		0,84	-0,22	0,09	0,56
MG250	0,48	0,64	0,83	0,84		-0,19	0,58	0,41
TP	0,34	0,77	-0,48	-0,19	-0,27		0,35	-0,16
TB	0,58	0,74	-0,14	-0,05	0,41	0,32		-0,07
PMB	0,52	0,67	0,34	0,36	0,29	-0,02	-0,02	

Année*n1 : combinaison année et numéro de lactation.

Avec le modèle [1], les héritabilités sont de l'ordre de 0,40 pour les 3 variables quantités (L250, MP250 et MG250), de 0,66 et 0,58 pour le TP et le TB. Ces valeurs sont comparables à celles estimées en fermes avec le modèle classique père, sur chèvres primipares, par Boichard *et al* (1989) et Bouloc (1991) pour les races

Alpine et Saanen. Les corrélations génétiques sont très proches des valeurs classiques rapportées par ces auteurs : corrélations positives entre quantités (0,78 à 0,87) et entre les 2 taux (0,45), négative entre TP et quantité de lait et proche de zéro entre TP et MP250, ce qui démontre encore une fois que la sélection sur la seule variable MP250 ne peut améliorer indirectement la richesse du lait en protéines. Le poids à la mise bas présente une héritabilité de 0,55, des corrélations positives avec les quantités (0,40 à 0,55), et des corrélations proches de 0 avec les taux.

Avec le modèle [2], les paramètres relatifs au TP sont modifiés. D'une part, l'héritabilité est réduite de 0,66 à 0,34 (-48%), avec des écarts types génétiques respectifs de 1,8 et 1,0 g/kg. L'héritabilité résiduelle de 0,34 reste élevée, ce qui démontre l'existence d'une variabilité polygénique importante qu'il conviendra d'exploiter conjointement avec le polymorphisme de la caséine α_{s1} . D'autre part, ce modèle met en évidence une moindre association polygénique entre les 2 taux (0,35 contre 0,45) et des antagonismes plus forts entre le TP et les quantités de matières (-0,22 avec la MP250 contre 0,09; -0,19 avec la MG250 contre -0,09), qui apparaissent atténués avec les modèles polygéniques (modèle [1]; Boichard *et al*, 1989; Bouloc, 1991). En revanche, l'héritabilité résiduelle de TB n'est pas différente de l'héritabilité totale et les estimations de répétabilité sont, dans l'ensemble, comparables avec les 2 modèles (tableau V).

DISCUSSION

Les résultats du protocole de la station caprine de Moissac permettent de dissocier les effets d'un gène majeur et des polygènes sur les performances des chèvres laitières. La connaissance des allèles de caséine α_{s1} représente donc une information nouvelle et précieuse pour mieux comprendre le déterminisme génétique des caractères et leurs associations, et pour explorer les différences entre races. Cette information peut être obtenue dès la naissance, dans les 2 sexes, grâce à des techniques de typage de plus en plus performantes (Leroux *et al*, 1990, 1992; Leroux, 1992).

L'utilisation du modèle à hérédité mixte modifie sensiblement certains des paramètres estimés avec le modèle polygénique classique. Une diminution de l'héritabilité pour le TP était attendue. La réduction de la corrélation génétique entre le TP et le TB, et surtout l'opposition négative plus forte entre le TP et les 2 quantités, peuvent s'expliquer par un effet direct du gène de la caséine α_{s1} sur le TP et un effet indirect sur le TB comme suggéré par Mahé *et al* (1994), ou par un effet pléiotropique de ce gène sur les quantités de matières et les taux de protéines. Les besoins de protéines de la ration étant prioritaires pour un bon niveau de production, on peut aussi se demander si les recommandations alimentaires ne devraient pas tenir compte du génotype caséine α_{s1} moyen des chèvres, afin d'éviter que les apports en quantité et qualité des protéines ne constituent un facteur limitant la quantité de lait produite pour les chèvres avant un TP génétiquement élevé. D'où l'intérêt d'étudier les caractéristiques nutritionnelles des 3 types de chèvres AA, EE et FF, pour vérifier s'il existe des différences de métabolisme azoté et énergétique entre ces 3 types.

Compte tenu de ces résultats et des précédents (Mahé *et al*, 1994), on peut maintenant conclure que l'allèle fort A a un effet favorable sur la quantité de matière

protéique et surtout le taux de protéines. Par ailleurs, nous savons que cet allèle confère aux laits *AA* une aptitude fromagère supérieure à celle des autres laits *EE* et *FF*, notamment un pourcentage plus élevé de protéines coagulables, des micelles de caséines plus fines et un meilleur rendement fromager (Remeuf, 1993; Grosclaude *et al*, 1994; Vassal *et al*, 1994). Cet avantage est important, dans la mesure où la plupart des fabrications fromagères sont issues de la technologie lactique qui donne des caillés de texture fragile.

Les recherches en génétique moléculaire ont démontré que les allèles à taux de synthèse réduit sont des mutants défectifs : insertion de 458 nucléotides dans le dernier exon du gène dans le cas de l'allèle *E*; délétion de 37 résidus d'acides aminés dans le cas de l'allèle *F*, d'où des anomalies d'épissage entraînant la production de 3 formes de transcrits caractérisés pouvant être à l'origine de la réduction de la quantité d'ARNm spécifiant la caséine α_{s1} (Brignon *et al*, 1990; Leroux *et al*, 1992; Martin 1993; Grosclaude *et al*, 1994). Le fait que le génotype *FF* se classe dernier en quantités de protéines et de matière grasse et en richesse de lait confirme que ces anomalies biochimiques se traduisent également pas des anomalies de la sécrétion, de sorte que l'allèle *F* doit aussi être considéré comme un allèle défectif au niveau des performances laitières.

L'influence favorable de l'allèle *A* sur les 2 principaux critères de sélection (index MP et index TP), par opposition à l'influence défavorable de l'allèle *F* sur les mêmes critères, explique finalement que le classement des boucs de testage en race Alpine soit fonction de leur génotype caséine α_{s1} (Manfredi *et al*, 1995). Nous pouvons donc maintenant recommander la prise en compte des allèles de caséine α_{s1} dans le schéma de sélection caprin. Celui-ci devra être modifié pour gérer de façon optimale le gène majeur caséine α_{s1} et les polygènes, dans la programmation des accouplements, le choix des jeunes boucs de testage et l'indexation des reproducteurs.

REMERCIEMENTS

Nous remercions A Lajous qui a contribué à la réalisation de cette expérimentation, D Lajous qui a constitué les fichiers initiaux, V Dupuy et A Piacere qui ont participé aux analyses génétiques préliminaires.

Ce travail a bénéficié d'un financement régulier du ministère de l'Agriculture dans le cadre des études financées par la Commission nationale d'amélioration génétique ovine et caprine, et des contrats annuels avec l'ONILAIT sur l'étude des effets du polymorphisme de la caséine α_{s1} .

RÉFÉRENCES

- Boichard D, Bouloc N, Ricordeau G, Piacere A, Barillet F (1989) Genetic parameters for first lactation dairy traits in the Alpine and Saanen goat breeds. *Genet Sel Evol* 21, 205-215
- Boulanger A, Grosclaude F, Mahé M-F (1984) Polymorphisme des caséines α_{s1} et α_{s2} de la chèvre (*Capra hircus*). *Génét Sél Evol* 16, 157-176
- Bouloc N (1991) Analyse de la forme de la courbe de lactation. Application à l'étude des modalités d'allègement du contrôle laitier et de prévision précoce de la production dans l'espèce caprine. Thèse de doctorat INA-PG, Paris

- Brignon G, Mahé MF, Ribadeau-Dumas B, Mercier JC, Grosclaude F (1990) Two of the 3 genetic variants of goat α_{s1} -casein which are synthesized at a reduced level have an internal deletion possibly due to altered RNA splicing. *Eur J Biochim* 193, 237-241
- Groeneveld E, Kovac M (1990) Generalized computing procedure for setting up and solving mixed linear models. *J Dairy Sci* 73, 513-531
- Grosclaude F, Mahé MF, Brignon G, Di Stasio L, Jeunet R (1987) A Mendelian polymorphism underlying quantitative variations of goat α_{s1} -casein. *Génét Sél Evol* 19, 399-412
- Grosclaude F, Ricordeau G, Martin P, Remeuf F, Vassal L, Bouillon J (1994) Du gène au fromage : le polymorphisme de la caséine α_{s1} caprine, ses effets, son évolution. *INRA Prod Anim* 7, 3-19
- Kennedy BW, Quinton M, Van Arendonk JAM (1992) Estimation of effects of single genes on quantitative traits. *J Anim Sci* 70, 2000-2012
- Leroux C (1992) Analyse du polymorphisme du gène caprin codant la caséine α_{s1} et des produits de sa transcription. Application au développement d'une procédure de typage précoce des animaux. Thèse de doctorat, université de Paris-Sud
- Leroux C, Martin P, Mahé MF, Levéziel H, Mercier JC (1990) Restriction fragment length polymorphism identification of goats α_{s1} -casein alleles: a potential tool in selection of individuals carrying alleles associated with a high level protein synthesis. *Anim Genet* 21, 341-351
- Leroux C, Mazure N, Martin P (1992) Mutations away from splice site recognition sequences might *cis*-modulate alternative splicing of goat α_{s1} -casein transcripts. Structural organization of the relevant gene. *J Biol Chem* 267, 6147-6157
- Mahaut M, Korolczuck J (1993) Effect of genetic variants of casein on the recovery of milk proteins in fresh and soft cheeses obtained by ultra- or microfiltration from goat's milk. *In : Cheese Yield and Factors Affecting its Control*, Intern Dairy Federation, 174-178
- Mahé MF, Manfredi E, Ricordeau G, Piacere A, Grosclaude F (1994) Effets du polymorphisme de la caséine α_{s1} sur les performances laitières : analyse intra-descendance de boucs de race Alpine. *Genet Sél Evol* 26, 151-157
- Manfredi E, Ricordeau G, Barbieri ME, Amigues Y, Bibé B (1995) Génotype caséine α_{s1} et sélection des boucs sur descendance dans les races Alpine et Saanen. *Genet Sél Evol* 27, 451-458
- Martin P (1993) Polymorphisme génétique des lactoprotéines caprines. *Lait* 73, 511-532
- Misztal I (1993) Multitrait REML algorithm in repeatability models. *J Dairy Sci Abstracts* vol 76 suppl 1, 192
- Misztal I, Perez-Enciso M, Mäntysaari EA (1994) Inversion algorithms in sparse matrix package FSPAK. *J Dairy Sci* vol 77 suppl 1, 222
- Neimann-Sørensen A, Robertson A (1961) The association between blood groups and several production characteristics in 3 Danish cattle breeds. *Acta Agric Scand* 11, 163-196
- Piacere A (1992) Le schéma de sélection des races Alpine et Saanen. Objectifs et moyens. *In : Colloque « Amélioration génétique de l'espèce caprine », Niort, 29 avril 1992, chambre d'agriculture des Deux-Sèvres, A1-A9*
- Remeuf F (1993) Influence du polymorphisme génétique de la caséine α_{s1} caprine sur les caractéristiques physico-chimiques et technologiques du lait. *Lait* 73, 594-557
- Remeuf F, Lenoir J, Duby C (1989) Étude des relations entre les caractéristiques physico-chimiques des laits de chèvre et leur aptitude à la coagulation par la présure. *Lait* 69, 499-518
- Ricordeau G, Bouillon J (1971) Testage des boucs en race Saanen et Alpine. IV Possibilités de sélection sur les aptitudes fromagères. *In : 2^e Conférence internationale de l'élevage caprin, Tours, ITOVIC, Paris, 283-286*

- Ricordeau G, Mocquot G (1967) Influence des variations saisonnières de la composition du lait de chèvre sur le rendement en fromage. Conséquences pratiques pour la sélection. *Ann Zootech* 16, 165-181
- Sauvant D (1981) Alimentation énergétique des caprins. In : *Nutrition et systèmes d'alimentation de la chèvre* (P Morand-Fehr, A Bourbouze, M Simiane de, eds), Tours, France, 12-15 mai 1981, ITOVIC-INRA, Paris, Vol 1, 55-68
- Vassal L, Delacroix-Buchet A, Bouillon J (1994) Influence des génotypes *AA*, *EE* et *FF* de la caséine α_{s1} caprine sur le rendement fromager et les caractéristiques sensorielles de fromages traditionnels : premières observations. *Lait* 74, 89-103