

F. GROSCLAUDE, G. RICORDEAU*,
P. MARTIN, F. REMEUF**,
L. VASSAL***, J. BOUILLON****

INRA Laboratoire de Génétique
biochimique et de Cytogénétique,
78352 Jouy-en-Josas Cedex.

* INRA Station d'Amélioration
Génétique des Animaux, BP 27,
31326 Castanet-Tolosan Cedex.

** Institut National Agronomique
Paris-Grignon, Chaire et Laboratoire de
Technologie, 78850 Thiverval-Grignon.

*** INRA Station de Recherches laitières,
78352 Jouy-en-Josas Cedex.

**** Station Caprine de Moissac,
48110 Sainte-Croix-Vallée Française.

Du gène au fromage : le polymorphisme de la caséine α_{S1} caprine, ses effets, son évolution

INRA Prod. Anim.,
1994, 7 (1), 3 - 19.

C'est dans l'espèce bovine qu'ont été effectués les travaux de référence sur la structure primaire et le déterminisme génétique des caséines. On sait qu'il existe dans cette espèce, 4 caséines différentes, appelées α_{S1} , α_{S2} , β et κ , dont la séquence des acides aminés a été élucidée à l'INRA par J.-C. Mercier, B. Ribadeau-Dumas et leurs collaborateurs, et dont les locus de structure sont très étroitement liés (Grosclaude 1979). Il a été récemment établi que ce groupe de locus s'étendait sur une distance d'environ 300 kilobases, dans

l'ordre relatif α_{S1} -Cn, β -Cn, α_{S2} -Cn, κ -Cn (Ferretti *et al* 1990), conforme à celui prédit par Grosclaude (1979), et qu'il était localisé sur le chromosome 4 (Hayes *et al* 1993). Le polymorphisme des caséines bovines a fait l'objet de nombreux travaux, synthétisés dans cette même revue (Grosclaude 1988). Ces travaux ont montré, entre autres, que le polymorphisme de la caséine κ - 2 allèles communs, A et B - avait un effet significatif sur les aptitudes fromagères des laits, l'allèle κ -Cn^B, plus favorable, conférant un temps de coagulation du

Résumé

Le locus de la caséine α_{S1} caprine se distingue par un fort polymorphisme et surtout par le fait qu'il existe, entre allèles ou groupes d'allèles, de nettes différences de niveau de synthèse protéique. Les premiers travaux ont établi que ce polymorphisme était déterminé par un minimum de 7 allèles, correspondant à 4 niveaux de synthèse différents : les allèles A, B et C s'accompagnent d'un taux "fort" de caséine α_{S1} (environ 3,6 g/l), l'allèle E d'un taux "moyen" (1,6 g/l), les allèles D et F d'un taux "faible" (0,6 g/l), l'allèle O étant un allèle nul (pas de caséine α_{S1} chez l'homozygote). En 1985, les allèles E et F prédominaient largement dans les races laitières françaises Alpine et Saanen, ce qui expliquait, en partie, la faiblesse du taux protéique des laits dans ces races, limitant leur rendement fromager, et posait la question de l'intérêt et des modalités d'une sélection en faveur des allèles "forts".

Chacun des variants "faibles" se caractérise par la délétion d'une séquence d'acides aminés (résidus 59 à 95 dans F, 59 à 69 dans D, 14 à 26 dans G) qui résulte, tout au moins pour F et G, d'une anomalie d'épissage des ARN messagers. Dans le cas de l'allèle F, cette anomalie paraît due à la délétion d'un nucléotide, dans le cas de l'allèle G à une substitution nucléotidique. La diminution du niveau de synthèse constatée avec l'allèle E semble imputable à une insertion de 458 nucléotides dans le dernier exon du gène. La subdivision B₁ de l'allèle "fort" B est le type originel de l'espèce. Les allèles à taux réduit sont donc des mutants défectifs.

L'étude des performances en fermes de la descendance de 5 boucs hétérozygotes au locus α_{S1} -Cn a mis en évidence des différences de taux protéique conformes aux estimations ci-dessus (environ 2,5 g/kg entre les allèles A et F, 2 g/kg entre A et E). Ce polymorphisme n'a pas d'effet sur la quantité de lait produite ; mais on observe, par contre, des différences significatives inattendues, pour le taux butyreux, entre l'allèle A, et les allèles E et F. Globalement, l'allèle A a, par rapport à l'allèle F, un effet significatif sur la quantité totale de matière protéique par lactation, mais non sur la quantité de matière grasse.

L'analyse des propriétés physico-chimiques des laits de chèvres homozygotes pour les 3 allèles principaux (A, E, F) confirme les effets du génotype sur le taux de caséine et sur le taux butyreux, et révèle en outre des effets significatifs sur le diamètre des micelles et leur degré de minéralisation calcique, inférieurs dans les laits A/A. Ces observations expliquent les différences constatées dans l'aptitude des laits à la coagulation par la présure, supérieure pour les laits A/A. Les écarts les plus importants concernent la fermeté maximale du gel (A/A>E/E>F/F) et sa vitesse de raffermissement (A/A>E/E et F/F), les laits de type A/A ayant, en moyenne, un temps de prise intermédiaire entre celui des laits E/E (plus long) et F/F (plus court). Des essais de fabrication traditionnelle de fromages du type Pélaron des Cévennes ont mis en évidence de nettes différences de rendement fromager corrigé : + 7,4 % entre les laits A/A et E/E, + 14,8 % entre les laits A/A et F/F, les variations saisonnières de rendement suivant celles de la matière fromagère utile (TP + TB). Des différences de fermeté des fromages (A/A>E/E>F/F) constatées par des mesures instrumentales, ont été confirmées par un jury de dégustation. Selon ce même jury, le goût de chèvre tend à être moins prononcé dans des fromages fabriqués à partir de laits A/A.

Dans les races laitières européennes, on observe, selon les cas, une prépondérance des allèles "forts" A et B, de l'allèle moyen E ou de l'allèle faible F. Ce dernier prédomine dans les races Alpine et Saanen françaises et italiennes ainsi que dans la population Corse. Dans les races Alpine et Saanen, les allèles "forts" sont quasi absents chez les chèvres à index ou taux protéique faible, mais sont majoritaires en race Alpine (0,72) ou fréquents en race Saanen (0,42) chez les sujets à index ou taux protéique fort. En race Alpine, la fréquence de l'allèle A a nettement augmenté au cours des années précédentes chez les mâles de testage (environ 0,5 en 1992) et les boucs améliorateurs (0,6). En race Saanen, l'allèle E reste prédominant, mais la fréquence de l'allèle A s'accroît également.

Les apports et les prolongements scientifiques de ce travail ainsi que les perspectives d'application à la sélection sont discutés.

lait et un temps de raffermissement du caillé plus courts, ainsi qu'une consistance du caillé plus ferme.

On retrouve chez la chèvre les mêmes caséines que chez les bovins, sans doute aussi codées par un groupe de 4 locus étroitement liés (Grosclaude *et al* 1987), situé sur le chromosome 4, homologue du 4 bovin (Hayes *et al* 1993). Dans les populations étudiées jusqu'ici, seules les caséines α_{S1} et α_{S2} sont toujours polymorphes. Le polymorphisme de la caséine α_{S2} a été décrit par Boulanger *et al* (1984) comme étant biallélique, l'allèle A prédominant largement sur l'allèle B (fréquence d'environ 0,85 dans les races Alpine et Saanen françaises). Récemment, une subdivision de l'allèle A en deux "nouveaux" allèles A et C a été mise en évidence par notre équipe (C. Bouniol *et al*, à paraître). Le polymorphisme de la caséine α_{S1} présente, quant à lui, des particularités tout à fait inhabituelles puisqu'on observe, entre allèles ou groupe d'allèles, de nettes différences de taux de synthèse. En conséquence, ce polymorphisme a des effets très significatifs sur la teneur en caséine des laits, donc sur leur rendement fromager.

Il se trouve que la filière fromagère caprine est confrontée au problème de la faible teneur en protéines des laits, notamment en protéines coagulables, qui constitue un défaut majeur (Ricordeau et Mocquot 1967, Ricordeau et Bouillon 1971). C'est ainsi que pendant la première moitié de la lactation, le taux protéique du lait collecté peut tomber jusqu'à 25 g/l, entraînant la production de caillés de texture fragile, avec des pertes importantes et des rendements fromagers excessivement faibles. Par ailleurs, la tenue de ces fromages est souvent défectueuse et peut affecter défavorablement les qualités gustatives des produits, donc leur notoriété (Guionnet 1990). On comprend donc que des recherches très actives aient été menées, au cours des dernières années, pour

comprendre le déterminisme génétique du polymorphisme quantitatif de la caséine α_{S1} et évaluer l'intérêt de sa prise en compte dans la sélection afin d'améliorer la richesse protéique, donc la qualité fromagère des laits.

Le présent article fait le point sur l'état actuel des recherches sur ce sujet, qui ont débuté à un moment où, ni la séquence des acides aminés de la caséine α_{S1} caprine, ni a fortiori la structure de son gène n'étaient connues.

1 / Description et bases moléculaires du polymorphisme

1.1 / Mise en évidence et caractéristiques du polymorphisme

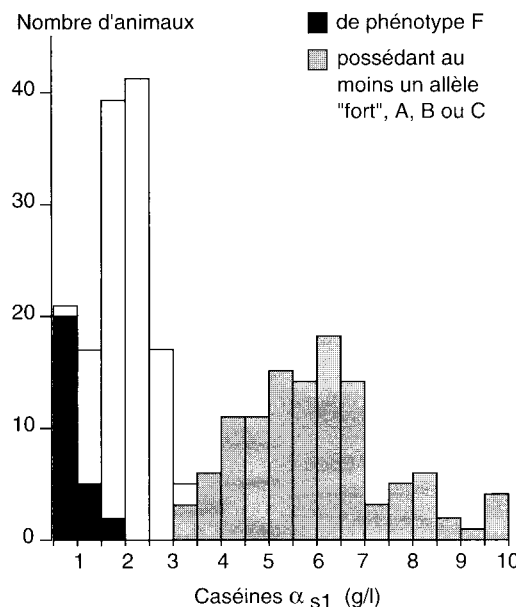
A la suite des travaux de Richardson et Creamer (1975) en Australie, il semblait admis que le lait de chèvre ne contenait pas de caséine α_{S1} . Cette conclusion a été remise en cause par notre équipe (Boulanger *et al* 1984) qui a, par contre, attiré l'attention sur un autre phénomène, en montrant qu'il existait, chez la chèvre, "des variations nettes et répétables de la teneur des laits en caséine α_{S1} ", apparemment liées au polymorphisme électrophorétique de cette protéine et présentant une distribution non gaussienne (figure 1). L'analyse de ce polymorphisme complexe a permis de conclure qu'il était contrôlé par une série d'au moins 7 allèles du locus α_{S1} -Cn dont les produits, ou "variants" se distinguaient selon les deux critères de la mobilité électrophorétique et du taux de synthèse. La détection de ce polymorphisme exige la mise en œuvre parallèle de 3 techniques différentes (Grosclaude *et al* 1987, Mahé et Grosclaude 1989).

Le tableau 1 donne les ordres de grandeur des taux de synthèse de la caséine α_{S1} associés à chacun des 7 allèles. On distingue 4 niveaux de synthèse : fort (allèles⁽¹⁾ A, B, C), moyen (E), faible (D, F) et nul (O). On peut calculer, par exemple, que la différence des taux de caséines α_{S1} entre un homozygote "fort" et un homozygote "faible" est d'environ 6 g/l. Comme il existe, selon les mêmes auteurs, une forte corrélation entre le taux de caséine α_{S1} et le taux de caséine totale ($r = 0,68$ avec $b = 0,64$), les effets quantitatifs du polymorphisme de la caséine α_{S1} se répercutent fortement sur les taux de caséine totale du lait : environ 4 g/l entre les 2 homozygotes ci-dessus, soit une différence - considérable pour un taux de caséine - d'environ 20 % !

Le tableau 1 présente également les fréquences alléliques observées dans des échantillons de femelles des races Alpine et Saanen, dont le lait a été prélevé en 1985. On constate que les allèles E ("moyen") et F ("faible") étaient largement prédominants dans les deux races. L'ensemble de ces résultats permettait donc à la fois d'expliquer la relative faiblesse

Sept allèles ont été mis en évidence au locus de la caséine α_{S1} caprine. Les taux de synthèse correspondants varient de 0 à 3,6 g/l.

Figure 1. Distribution des teneurs en caséine α_{S1} des laits individuels d'un troupeau de 250 chèvres.



(1) Normalement désignés par $\alpha_{S1}\text{-Cn}^A, \alpha_{S1}\text{-Cn}^B, \alpha_{S1}\text{-Cn}^C$, etc. On a adopté dans ce texte une nomenclature simplifiée.

Tableau 1. Allèles au locus de la caséine α_{S1} caprine selon Grosclaude et al (1987) et Mahé et Grosclaude (1989).

Allèles(1) α_{S1} -Cn	Taux de synthèse approximatif (g/l)	Fréquence dans les races (2)	
		Alpine	Saanen
A	Fort : 3,6	0,14	0,07
B	" "	0,05	0,06
C	" "	0,01	-
E	Moyen : 1,6	0,34	0,41
F	Faible : 0,6	0,41	0,43
D	" "	} 0,05	0,03
O	Nul : -		

(1) L'allèle B a été ultérieurement subdivisé en B₁, B₂, B₃, l'allèle D en D et G.

(2) En 1985.

Tableau 2. Différences de structure primaire entre les variants génétiques de la caséine α_{S1} caprine.

Variants Comparés (1)	Nature et localisation des différences
B → A	16 Pro → Leu 77 Glu → Gln
B → C	8 His → Ile 100 Arg → Lys 195 Thr → Ala
B → E	100 Arg → Lys 195 Thr → Ala
B → D	- 11 résidus (59 à 69)
B → F	- 37 résidus (59 à 95)
A → G	- 13 résidus (14 à 26)

(1) Le variant B pris comme référence par Brignon *et al* (1989, 1990) correspond au type B₂.

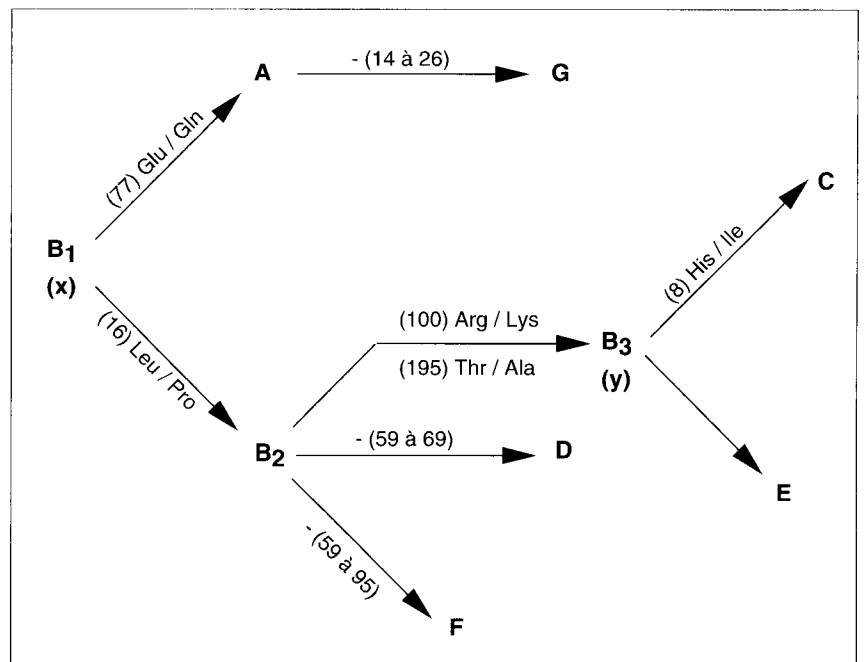
L'allèle originel de l'espèce est un allèle fort, les allèles à taux de synthèse réduit sont des mutants défectifs.

du taux protéique des laits de chèvres dans les races françaises, mais aussi de suggérer qu'une sélection en faveur de ces allèles forts permettrait de l'augmenter de manière très significative. Les recherches suscitées par cette analyse seront présentées dans le chapitre suivant.

1.2 / Caractérisation biochimique des variants

La séquence des acides aminés de la caséine α_{S1} -caprine, ainsi que les différences existant entre les variants A, B, C, D, E et F ont été élucidées par Brignon *et al* (1989, 1990). Ces différences sont résumées dans le tableau 2, qui appelle deux remarques principales. On voit, en premier lieu, que les deux substitutions qui caractérisent le variant E font aussi partie de celles qui caractérisent le variant C. On peut donc conclure que les mutations correspondant à ces substitutions ne sont pas responsables de la réduction du taux de synthèse observé avec l'allèle E. En second lieu, les variants faibles, F et D, se caractérisent tous deux par une délétion, les deux délétions commençant au même résidu. Le variant G est une subdivision du variant D, récemment mise en évidence. Les variants D et G ont une mobilité électrophorétique et un taux de synthèse voisins, mais G se caractérise par une délétion différente, dont on peut noter qu'elle est identique à celle qui caractérise le variant A bovin (Leroux *et al*, en préparation).

Figure 2. Phylogénie des variants génétiques de la caséine α_{S1} caprine. Le type originel, B₁, ainsi que les variants B₂, B₃, A et C sont les variants "forts". Pour (77) Glu/Gln, lire : la différence entre A et B₁, est une substitution, en position 77, du résidu Glu par un résidu Gln ; pour - (14 à 26) = délétion des résidus 14 à 26, etc... Les variants B₃ et E ont la même structure primaire mais un taux de synthèse différent.



Brignon *et al* (1990) ont comparé les séquences des acides aminés des variants caprins à celles des caséines α_{S1} bovine et ovine. Le degré de similitude le plus élevé a été obtenu avec un variant hypothétique, appelé "x", intermédiaire entre A et B (Leu en position 16, Glu en position 77, donc migrant comme B), supposé être le type originel de l'espèce caprine (figure 2). Cette hypothèse entraîne que le niveau de synthèse originel est le niveau fort. Les mêmes auteurs ont également supposé l'existence d'un intermédiaire, "y", entre les variants B d'une part, et C et E d'autre part, migrant également comme B. On verra plus loin que ces variants hypothétiques, désormais appelés B₁ et B₃ (avec B = B₂) ont effectivement été trouvés par la suite.

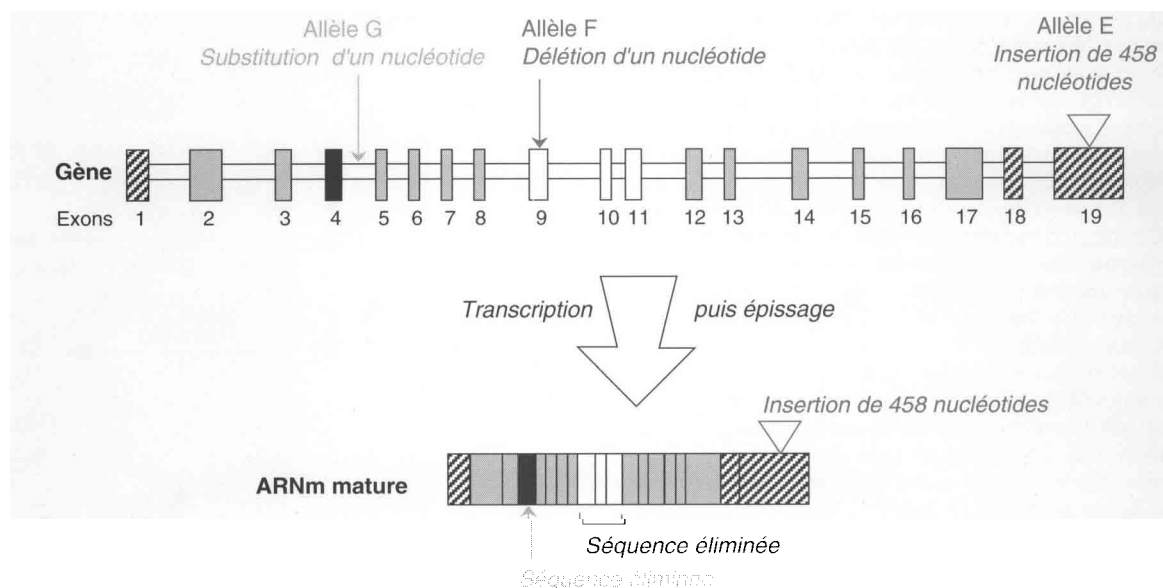
1.3 / Bases génétiques du polymorphisme

La structure du gène de la caséine α_{S1} caprine a été élucidée par Leroux *et al* (1992). Il s'agit d'un gène morcelé en 19 exons, dont 16 codant pour la protéine proprement dite, et s'étendant sur environ 17 kilobases (figure 3). Ces mêmes auteurs ont conclu que la délétion du variant F était effectivement due à une anomalie d'épissage de l'ARN messager, induite par la délétion d'un seul nucléotide dans la séquence du 9^e exon. Curieusement, cette délétion provoque des anomalies d'épissage multiples et complexes, qui se traduisent par une grande hétérogénéité de structure des ARN messagers. Les mécanismes par lesquels cette délétion ponctuelle est susceptible d'entraîner la réduction du taux de synthèse constatée pour l'allèle F restent à élucider. La délétion du variant G a également été inter-

prétée comme résultant d'une anomalie d'épissage, vraisemblablement due, cette fois, à une substitution nucléotidique (Leroux *et al*, en préparation). L'altération génique spécifique du variant D reste à élucider. L'allèle E se caractérise par l'insertion d'une séquence de 458 nucléotides dans le dernier exon du gène, appartenant à sa partie non codante (Jansà *et al* 1994), ce qui explique qu'aucune altération spécifique n'ait pu être décelée dans la protéine (cf 1.2). Les caractéristiques des autres allèles, en particulier de type nul, sont en cours d'étude dans notre équipe, mais on peut affirmer dès à présent que, dans cette série allélique, les diverses mutations entraînant une modification du taux de synthèse sont de nature différente, et localisées dans le gène en des endroits différents.

La connaissance des altérations caractérisant chacun des allèles de la série permet de concevoir une procédure d'identification spécifique de ces allèles, utilisant la technique d'amplification par la réaction de polymérisation en chaîne (PCR). Cette procédure devrait se substituer à terme à l'approche basée sur l'analyse des fragments de restriction, proposée initialement par Leroux *et al* (1990), mais qui ne permet pas de distinguer tous les allèles. Elle a également permis de vérifier l'existence des allèles, au départ hypothétiques, "x" et "y", désormais appelés B₁ et B₃. On doit préciser enfin que les travaux entrepris au niveau de l'ADN ont aussi permis de mettre en évidence des subdivisions des allèles A et O. Celle de l'allèle A est due à une mutation intronique, qui est silencieuse. Les particularités des deux subdivisions de l'allèle nul restent à étudier.

Figure 3. Structure du gène de la caséine α_{S1} caprine. Les exons 2 à 17 spécifient la protéine. Dans l'allèle F, la délétion d'un nucléotide dans l'exon 9 (flèche) provoque l'absence, dans l'ARN messager mature, de la séquence correspondant aux exons 9, 10 et 11. Dans l'allèle G, une substitution nucléotidique dans l'intron 4 (flèche) conduit à l'élimination de la séquence correspondant à l'exon 4 dans le transcrit mature.



2 / Effets du polymorphisme de la caséine α_{S1} sur les performances et les propriétés laitières

Avant de recommander aux opérateurs de l'amélioration génétique caprine d'engager une sélection en faveur des allèles "forts" de la caséine α_{S1} pour augmenter le taux protéique des laits, il était indispensable d'évaluer l'ensemble des effets de ces allèles sur la production laitière, les aptitudes fromagères et les autres caractères d'importance économique, ne serait-ce que pour vérifier qu'une telle sélection n'entraînerait pas, par ailleurs, des effets défavorables sur d'autres caractères.

A cet effet une étude a débuté en 1987, à la Station expérimentale caprine de Moissac, à Sainte-Croix-Vallée Française (Lozère), comparant sur 3 lactations au moins les performances zootechniques de chèvres homozygotes pour les 3 allèles les plus fréquents. Les chèvres de ces 3 lots, de génotype A/A, E/E et F/F, sont issues d'accouplements planifiés à la Station (A/F x A/F, A/E x A/E et E/F x E/F). Ce protocole, qui n'est pas achevé, a par ailleurs fourni les échantillons de lait nécessaires aux études physico-chimiques et fromagères. Pour l'étude des effets du polymorphisme sur les performances laitières, il a été précédé par une analyse de données provenant du fichier national de contrôle laitier.

2.1 / Effets du polymorphisme de la caséine α_{S1} sur les performances laitières

Les effets sur les performances laitières (quantité de lait, de matière protéique et de matière grasse, taux protéique et taux butyreux) ont été analysés, à l'aide des données du fichier national de contrôle de performances, dans la descendance de 5 boucs hétérozygotes de race Alpine, dont les génotypes étaient A/F (deux boucs), C/F, A/E et A/B (Mahé *et al* 1994). Le nombre de lactations prises en compte (premières à troisièmes lactations) ainsi que les conclusions de cette analyse sont résumées

dans le tableau 3.

On retrouve d'abord, en accord avec les estimations de Grosclaude *et al* (1987) les effets attendus sur le taux protéique : 2,5 g/kg⁽²⁾ entre les allèles A et F, 2 g/kg entre A et E, alors que les allèles "forts" A et B ont des effets comparables. Cette analyse sépare donc bien les allèles "forts" (A et B), de l'allèle "moyen" (E) et de l'allèle "faible" (F). Mais, premier résultat original, le polymorphisme de la caséine α_{S1} n'a pas d'effet significatif sur la quantité de lait produite, peut-être parce qu'il s'agit là d'un cas particulier, le polymorphisme du gène de structure d'une caséine. Un second résultat, inattendu, concerne l'effet du polymorphisme de la caséine α_{S1} sur le taux butyreux. Cet effet est difficile à expliquer si ce n'est par un phénomène lié au mécanisme cellulaire d'excrétion des constituants du lait. Toutefois, la quantité de matière grasse produite n'est pas significativement affectée par le polymorphisme du locus α_{S1} -Cn, alors qu'on observe un effet significatif des allèles forts sur la quantité de matière protéique. Ces résultats montrent qu'il est possible, par une sélection en faveur des allèles forts, d'enrichir le lait en matière protéique sans diminuer la quantité de lait produite.

A noter que les résultats préliminaires de l'étude en cours à la Station caprine de Moissac amènent aux mêmes conclusions générales (Manfredi *et al*, à paraître). Il en va de même de la comparaison des index de boucs d'insémination artificielle dont on connaît le génotype au locus α_{S1} -Cn. On constate par exemple que, sur 167 boucs de race Alpine "contemporains" (nés de 1985 à 1989) ayant des index calculés sur des périodes comparables, les boucs porteurs d'au moins un allèle "fort" ont des index "quantité de lait" égaux ou supérieurs à ceux des boucs non porteurs, et des index "quantité de protéines vraies" toujours supérieurs. En ce qui concerne les taux, l'index "TP vrai" est de + 2,7 pour les génotypes A/A, + 0,76 pour les génotypes E/E et seulement + 0,19 pour les génotypes F/F (Manfredi et Ricordeau, non publié).

Comparées aux chèvres possédant l'allèle F, faible, celles possédant l'allèle A, fort, ont des taux protéiques plus élevés : + 2,5 g/kg. Le taux butyreux est aussi plus élevé mais la production laitière est identique.

(2) Les taux des constituants des laits sont donnés comme dans les publications originales, soit en g/kg, soit en g/l. On passe d'une valeur en g/kg à une valeur en g/l en appliquant un coefficient multiplicateur de 1.03.

Tableau 3. Effets intra-père des allèles du locus de la caséine α_{S1} sur les performances laitières des filles.

Boucs Allèles transmis	P306 A / F	T315 A / F	U313 C / F	S129 A / E	T317 A / B
Nombre de lactations	139 / 155	311 / 330	388 / 510	89 / 76	173 / 175
Quantités (kg)					
Lait	5,1 ± 23,1	1,6 ± 16,0	-0,5 ± 15,1	-37,0 ± 28,2	23,7 ± 25,9
M. protéiques	2,26* ± 0,68	1,98* ± 0,42	1,51* ± 0,41	0,48 ± 0,73	0,21 ± 0,71
M. grasses	1,35 ± 0,95	1,76* ± 0,58	0,82 ± 0,52	0,82 ± 0,97	0,78 ± 0,88
Taux (g/kg)					
Taux protéique	2,47* ± 0,32	2,56* ± 0,22	1,81* ± 0,20	2,05* ± 0,42	-0,65 ± 0,33
Taux butyreux	1,49* ± 0,56	2,18* ± 0,42	1,06* ± 0,36	2,60* ± 0,68	-0,15 ± 0,50

* P<0,01.

2.2 / Caractéristiques physico-chimiques des laits des génotypes A/A, E/E et F/F

Cette analyse (Remeuf 1993) a été effectuée, en 1989 et 1990, à partir des laits d'animaux homozygotes du troupeau de la Station caprine de Moissac (22 A/A, 17 E/E et 17 F/F). Les échantillons (51 par génotype, soit 153 au total) ont été choisis de manière aléatoire entre le 35^{ème} et le 267^{ème} jour de lactation. Sur chaque lait ont été effectués la séparation et le dosage des principales fractions azotées, la détermination de certaines caractéristiques

des micelles de caséine, ainsi que le dosage des différentes formes de calcium et de phosphore inorganique (pour les techniques, voir Remeuf *et al* 1989). L'aptitude à la coagulation par la présure a été appréciée à l'aide du Formagraph en suivant le protocole décrit par Mc Mahon et Brown (1982).

Le tableau 4 donne, pour les principales caractéristiques mesurées, les résultats de cette analyse. Globalement, ces données montrent que le génotype au locus α_{S1} -Cn a un effet significatif, parfois très net, sur plus de la moitié des variables considérées.

Tableau 4. Valeurs moyennes et comparaison statistique⁽¹⁾ des caractéristiques physico-chimiques et technologiques des laits individuels A/A, E/E, F/F.

	Variables	A/A (n = 51)	E/E (n = 51)	F/F (n = 51)
Fraction azotée	Matière azotée totale (g/l)	34,4 a	30,3 b	28,2 c
	Protéines (g/l)	31,8 a	27,6 b	25,5 c
	Caséine (g/l)	26,7 a	22,8 b	20,7 c
	Caséine soluble (g/l)	2,28 a	2,99 b	2,42 ab
	Azote non protéique (g/l)	0,404 a	0,423 a	0,417 a
	Urée (g/l) (n = 21)	0,48 a	0,50 a	0,50 a
	Caséine / matière azotée totale (%)	77,8 a	75,2 b	73,5 c
	Caséine/protéines (%)	84,2 a	82,6 ab	81,2 b
	Azote non protéique/azote total (%)	7,62 a	8,98 b	9,52 b
	Caséine soluble/caséine totale (%)	8,38 a	13,0 b	11,7 b
M. grasse	Taux butyreux (g/l)	33,5 a	31,8 ab	29,2 b
Fraction minérale	pH	6,57 a	6,61 b	6,58 ab
	Calcium total (mg/l)	1200 a	1090 b	1050 b
	Calcium soluble (mg/l)	360 a	335 b	346 ab
	Calcium ionisé (mg/l)	137 a	122 a	128 a
	Calcium soluble/total (%)	30,2 a	30,8 a	33,0 b
	Phosphore inorganique total (mg/l)	678 a	678 a	669 a
	Phosphore inorganique soluble (mg/l)	362 a	364 a	366 a
	Phosphore inorganique soluble /total (%)	53,2 a	53,8 a	54,6 a
	Citrate soluble (g ac. citrique/l)	0,99 a	0,98 a	1,02 a
Caractères des micelles	Diamètre moyen des micelles (nm)	221 a	264 b	268 b
	Hydratation des micelles (g eau/g MS)	1,71 a	1,73 a	1,74 a
	Minéralisation calcique (mg Ca/g de caséine)	31,6 a	33,4 b	34,3 b
Paramètres de coagulation	Temps de prise (min)	15,1 ab	16,6 a	13,7 b
	Vitesse de raffermissement du gel (mm/min)	3,56 a	2,68 b	2,85 b
	Fermeté maximale du gel (mm)	50,4 a	40,5 b	37,3 c
	Humid. du caillé présure centrifugé (g eau/g MS)	1,77 a	1,66 a	1,71 a
Stabilité thermique	Température de coagulation thermique (°C)	133 a	136 a	133 a

(1) Les chiffres suivis d'une lettre différente sur une même ligne sont significativement différents au seuil de 5 % (n = nombre d'échantillons analysés).

a / Fractions azotées

Les différences observées entre génotypes sont significatives et quasi-identiques pour le taux de matières azotées, le taux de protéines et le taux de caséines (environ 4 g/l entre A/A et E/E et 2 g/l entre E/E et F/F, soit 6 g/l entre A/A et F/F). Tous ces écarts se ramènent donc uniquement aux différences des taux de caséine liées au polymorphisme du locus de la caséine α_{s1} . De ce phénomène découlent les observations faites sur les rapports caséine/matière azotée totale (A/A > E/E > F/F), et caséine/protéines (A/A > F/F, E/E étant intermédiaire). A noter que le pourcentage de caséine non centrifugeable dans la caséine totale est significativement plus faible dans les laits A/A. Toutes ces caractéristiques confèrent aux laits des animaux de génotype A/A une valeur fromagère a priori supérieure à celle des autres laits. On remarque toutefois que les écarts observés ici entre les taux de caséine des homozygotes A/A et F/F sont supérieurs aux estimations de Grosclaude *et al* (1987) (environ 4 g/l) et aux valeurs rapportées dans le tableau 5. Cette différence peut s'expliquer par le fait que les échantillons ont été prélevés en dehors des deux premiers mois de lactation, période où les écarts entre génotypes sont moins accusés qu'ensuite (cf figure 4). Les valeurs obtenues ne sont donc pas représentatives de l'ensemble de la lactation. Elles servent toutefois de référence pour les autres mesures effectuées sur ces laits.

b / Fraction minérale

L'influence du type de caséine α_{s1} sur la fraction minérale est limitée. Toutefois, la concentration du calcium total est plus élevée dans les laits A/A, effet non signalé antérieurement, qui représente aussi un avantage technologique puisque cette concentration est un paramètre déterminant de l'aptitude à la coagulation enzymatique (Lenoir et Schneid 1987). On relève par ailleurs une faible différence dans la répartition du calcium entre les phases soluble et colloïdale, les laits F/F ayant un rapport calcium soluble/calcium total plus élevé que les autres laits.

c / Caractéristiques micellaires

Les dimensions des micelles de caséines sont nettement influencées par le génotype : les diamètres micellaires des laits A/A sont en moyenne inférieurs à ceux des laits E/E et F/F, ce qui confirme les observations préliminaires de Remeuf (1988). Cette caractéristique est également susceptible de favoriser le comportement fromager des laits A/A, puisque la fermeté du gel présuré augmente quand la taille des micelles diminue (Niki et Arima 1984, Remeuf *et al* 1991).

En accord avec des observations antérieures (Remeuf 1988) les trois types de laits se distinguent également par le degré de minéralisation calcique des micelles, en moyenne plus élevé chez les génotypes E/E et F/F. Cette particularité est à relier au fait que le génotype a un effet sur la teneur en caséine des laits,

mais pas sur leur teneur en calcium colloïdal. Cet effet est plutôt favorable aux laits de type F/F, car la concentration du phosphate de calcium micellaire est un facteur essentiel du processus de coagulation.

d / Aptitude à la coagulation par la présure

Des différences très significatives sont mises en évidence dans le comportement des laits vis-à-vis de la présure. Les écarts les plus importants concernent la fermeté maximale du gel (A/A > E/E > F/F) et sa vitesse de raffermissement (A/A > E/E et F/F). Les laits de type E/E ont en moyenne un temps de prise plus long que les laits F/F, les laits A/A étant intermédiaires. L'aptitude à la coagulation par la présure sensiblement plus élevée des laits A/A par rapport aux laits E/E et F/F résulte naturellement des propriétés physico-chimiques spécifiques de ces laits : richesse en caséine et en calcium, faibles dimensions des micelles. Il est intéressant de remarquer que, pour ces critères, les caractéristiques des laits A/A se rapprochent de celles du lait de vache, dont on sait que l'aptitude à la coagulation enzymatique est supérieure à celle du lait de chèvre (Remeuf *et al* 1989).

2.3 / Influence sur la fabrication de fromages traditionnels

En 1989 et 1990, des fromages de type Pélardon des Cévennes ont été fabriqués à la Coopérative de Sainte-Croix-Vallée-Française (Lozère) à partir du lait de lots de chèvres homozygotes (A/A, E/E, F/F) du troupeau voisin de la Station caprine de Moissac. La comparaison des trois types de laits a été effectuée 9 fois en 1989, en trois périodes (avril, mai et août) et 24 fois en 1990, d'avril à octobre (Vassal *et al* 1994). Chaque lot de fromages était fabriqué à partir d'un poids connu de 15 kg de lait environ, selon la technique généralement utilisée par les producteurs laitiers de la région (coagulation longue, moulage en faiselles d'un caillé complètement acidifié, salage au sel sec). Pour les résultats rapportés ici (année 1990), les fromages étaient affinés sur place, dans les mêmes conditions que la production habituelle jusqu'à l'emballage (12 ± 3 jours), puis transférés à Jouy-en-Josas pour l'affinage jusqu'à 30 jours, à 8°C et 85 % d'humidité résiduelle.

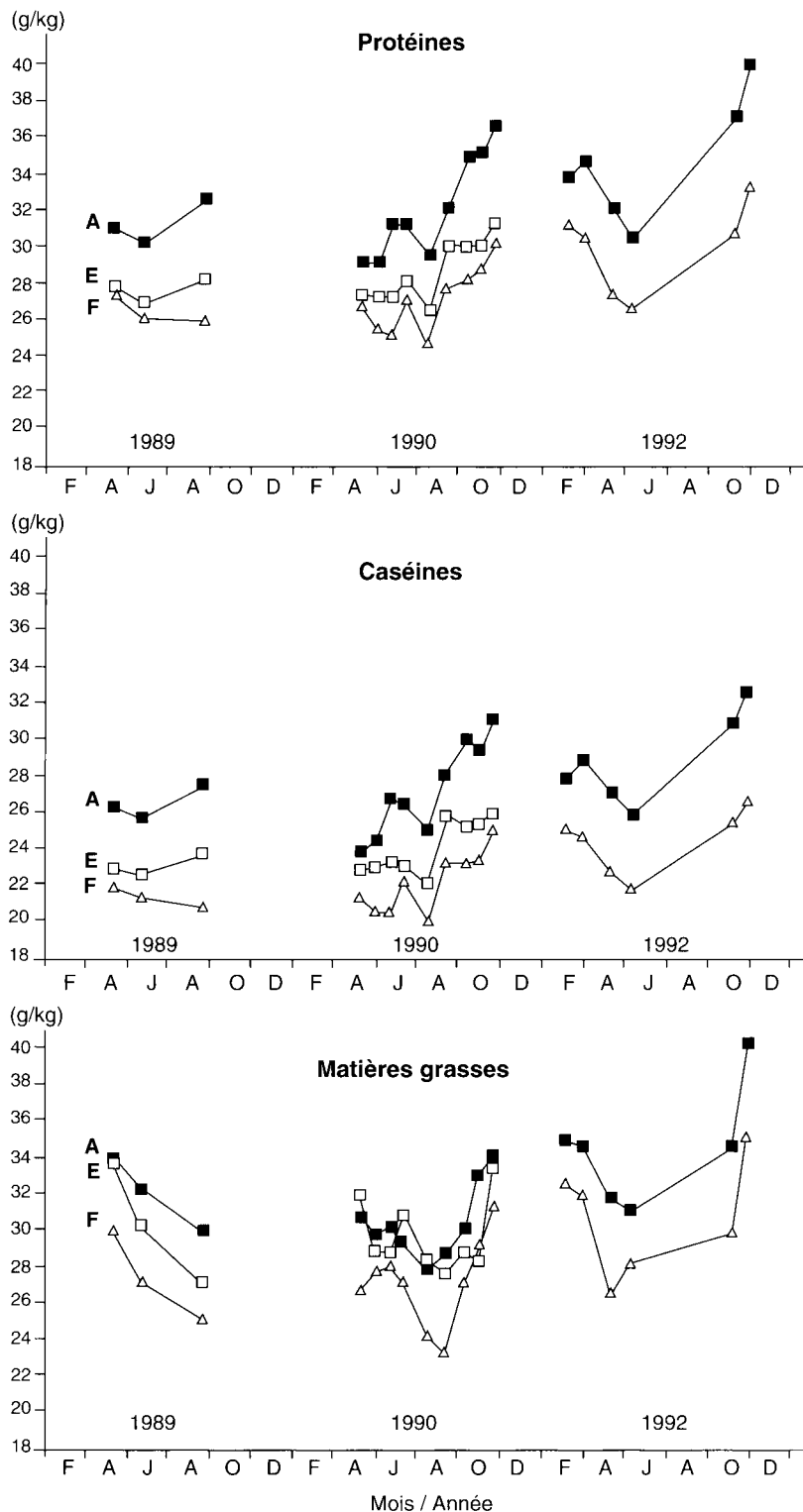
Les mesures ont porté sur la composition des laits de fabrication, le rendement fromager, la composition des fromages frais, la texture et les caractères sensoriels des fromages affinés. Le tableau 5 résume les principaux résultats obtenus en 1990, ceux de 1989 n'en différant pas de manière significative.

a / Composition des laits de fabrication

Les différences de composition des laits de fabrication sont conformes aux résultats présentés précédemment. Le génotype explique 44 % de la variance du taux protéique, 47 % de celle du taux de caséine et 19 % de celle du

Le génotype au locus de la caséine α_{s1} a également un effet sur les caractéristiques des micelles et sur les paramètres de coagulation.

Figure 4. Composition en protéines, caséines et matières grasses du lait transformé au cours de 3 années d'essais (1989, 1990 et 1992). A, E, F : génotypes A/A, E/E, F/F.



taux butyreux. Bien entendu, les valeurs du tableau 5 sont des valeurs moyennes, car ces taux subissent une variation saisonnière comme le montre la figure 4 qui résume les observations faites sur ce point pendant trois années consécutives. On notera pour les deux premiers taux que l'écart entre les deux géno-

types extrêmes apparaît plus élevé en fin de lactation qu'au début. Les variations saisonnières du taux butyreux, tout comme celles du taux protéique, sont en accord avec les observations de Grappin *et al* (1981) qui trouvaient également des minima estivaux.

Le rapport taux de caséine/TP intéresse particulièrement la fromagerie traditionnelle, puisque les caséines sont les seules protéines majoritairement retenues dans le fromage. Le rapport TB/taux de caséine est également important pour les fromagers traditionnels qui ne standardisent pas la teneur en graisse du lait de fabrication, car ce rapport conditionne le gras/sec du fromage. On constate que le rapport taux de caséine/TP est significativement plus élevé pour les laits A/A et E/E ; il est également plus élevé au milieu de la lactation pour les trois génotypes. Le rapport TB/taux de caséine est par contre plus faible chez les laits A/A ; il est par ailleurs plus faible en été qu'en début ou en fin de lactation.

b / Composition des fromages et rendement fromager

La teneur moyenne annuelle en matière sèche des fromages (ES %) est comparable pour les trois génotypes. Par contre le rapport gras/sec moyen des fromages A/A est inférieur à celui des fromages E/E et F/F, ce qui est cohérent avec les observations faites sur le rapport TB/taux de caséine. Les fromages A/A sont aussi secs que les autres alors qu'ils sont moins gras, car ils ont tendance à être un peu plus égouttés. Toutefois, les différences d'humidité des fromages dégraissés ne sont pas significatives. Comme le rapport TB/taux de caséine, le rapport gras/sec des fromages passe par un minimum en été.

En ce qui concerne le rendement fromager, ici le rendement corrigé à 31 % d'ES, on constate des différences nettes et significatives entre génotypes : 1,5 kg pour 100 kg de lait entre les génotypes A/A et E/E (+ 7,4 %) et 1,3 kg entre E/E et F/F (+ 6,9 %), soit 2,8 kg entre A/A et F/F (+ 14,8 %), le génotype expliquant 45 % de la variance totale. L'évolution saisonnière de ce rendement est identique à celle de la matière fromagère utile, TP + TB (figure 5). Ce résultat est en accord avec toutes les données de la littérature (Ricordeau et Mocquot 1967, Portmann *et al* 1968) sur les fromages de même type, indiquant que le rendement fromager est très corrélé à la richesse du lait en protéines et en matière grasse. Comme les différences de taux protéique entre génotypes reflètent essentiellement des différences de richesse du lait en caséine, la proportion de matière azotée incorporée au fromage est nettement fonction du génotype : dans les essais de 1989, au cours desquels un bilan de la matière azotée a été effectué, cette proportion était respectivement de 81,3 %, 78,2 % et 75,1 % pour les génotypes A/A, E/E et F/F.

En 1990, le rendement à l'emballage a également été déterminé. La freinte au cours de l'affinage est pratiquement identique pour les trois types de fromages et la différence reste

Tableau 5. Valeurs moyennes et comparaison statistique (1) des variables de composition du lait de fabrication, de rendement et de composition des fromages frais et des caractéristiques physico-chimiques et sensorielles des fromages affinés (n = 24).

Variables		Génotype		
		AA	EE	FF
Composition du lait	TP (g/kg)	31,9 _a	28,6 _b	27,1 _c
	CNE (g/kg)	26,9 _a	23,7 _b	22,0 _c
	CNE/TP	0,84 _a	0,83 _a	0,81 _b
	TB (g/kg)	30,2 _a	29,5 _a	27,2 _b
	TB/CNE	1,13 _a	1,25 _b	1,24 _b
Fromage frais Composition et rendement	ES %	30,3 _a	30,9 _a	30,5 _a
	G/S %	41,5 _a	44,2 _b	43,5 _b
	HFD %	79,8 _a	80,0 _a	80,2 _a
	RDC (kg/100 l)	21,6 _a	20,1 _b	18,8 _c
Fromages affinés Physico-chimie	WZE (g.cm)	64 _a	59 _b	57 _b
	WZI (g.cm)	76 _a	67 _b	65 _b
	ES % à 30 j	50,9 _a	51,3 _a	50,0 _a
	pHi	4,65 _a	4,66 _a	4,68 _a
Caractères sensoriels	fermeté (/5)	3,23 _a	2,81 _b	2,85 _b
	Goût de chèvre (/5)	2,02 _a	2,21 _b	2,19 _{ab}

(1) Les valeurs suivies d'une lettre différente sur une même ligne sont significativement différentes au seuil de 5%. n = nombre d'essais effectués en 1990.

Abréviations : TP = taux protéique, CNE = teneur en caséine, TB = taux butyreux, ES = teneur en matière sèche, G/S = gras/sec, HFD = humidité du fromage dégraissé, RDC = rendement corrigé (poids de fromage à 31% d'ES obtenu à partir de 100 kg de lait), WZE = fermeté mesurée en zone périphérique, WZI = fermeté mesurée en zone centrale, pHi = pH mesuré en zone centrale.

très significative entre le rendement à l'emballage des fromages A/A (13,2) et celui des fromages E/E (12,2) ou F/F (11,6).

c / Caractéristiques des fromages affinés

Les fromages ont été soumis d'une part à des mesures de pH, de fermeté (travail nécessaire pour enfoncer une lame) et à la détermination de l'extrait sec et, d'autre part, à des analyses sensorielles comportant la notation de l'intensité de différents caractères de textu-

re et de saveur. Seuls les résultats des notations des caractères "fermeté" et "goût de chèvre", qui permettaient de différencier les fromages en fonction du génotype sont rapportés ici (tableau 5).

La fermeté des fromages A/A est en moyenne plus élevée que celle des fromages E/E, elle-même plus forte que celle des fromages F/F. Ces variables se caractérisent toutefois par un écart-type très élevé, dû en grande partie à une forte variation saisonnière. Or elles sont fortement corrélées à l'extrait sec et, dans une moindre mesure, au gras/sec et au pH des fromages. Alors que l'extrait sec à 30 jours est en moyenne comparable pour les génotypes, l'écart-type de cette variable est nettement plus élevé que celui de l'extrait sec du fromage frais, ce qui traduit des irrégularités dans le séchage des fromages en cave. Pour pallier cette difficulté, la signification de l'effet du génotype sur la fermeté du fromage a été testée jour par jour. Cette analyse confirme que la fermeté des fromages A/A se distingue de façon hautement significative de celle des fromages E/E et F/F, qui ne se différencient pas entre eux.

Ces différences de fermeté sont bien perçues par le jury de dégustation qui trouve les fromages A/A plus fermes que les fromages E/E et F/F. La répartition saisonnière de la réponse du jury est tout à fait comparable à celle des mesures instrumentales, tous les fromages étant plus mous au printemps, et plus durs en été qu'en automne (figure 6). De même, le jury attribue en moyenne, aux fromages A/A, une note d'intensité de goût de chèvre inférieure à

Le rendement fromager des laits de type A/A est supérieur à celui des laits E/E (+7%) et F/F (+15%); son évolution saisonnière est similaire pour les 3 génotypes.

Figure 5. Rendement corrigé en fromage frais. A, E, F : génotypes A/A, E/E, F/F.

Rendement corrigé en fromage frais (%)

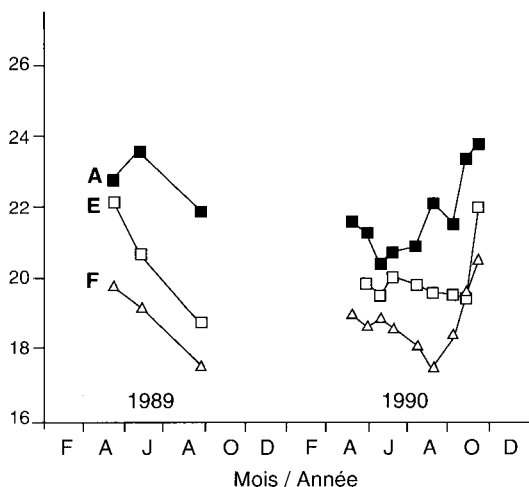
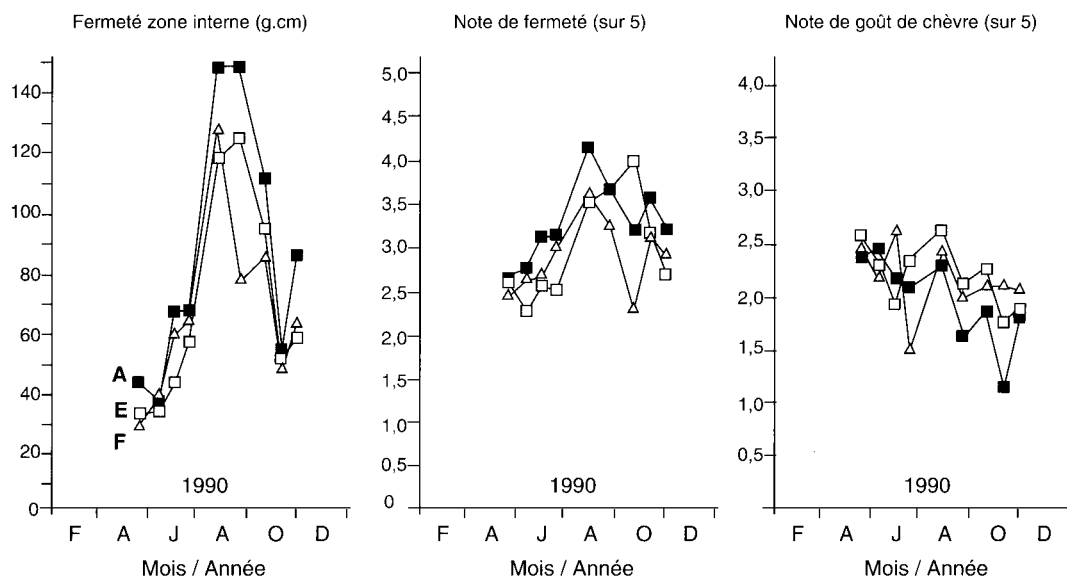


Figure 6. Caractéristiques des fromages affinés. Fermeté mesurée, note de fermeté et note de "goût de chèvre". A, E, F : génotypes A/A, E/E, F/F.



celle donnée aux fromages E/E et F/F. Cette note de "goût de chèvre" diminue plus nettement au cours de la lactation pour les fromages A/A que pour les fromages E/E et F/F.

3 / Inventaire et évolution des fréquences alléliques

3.1 / Fréquences alléliques dans les races européennes

Le tableau 6 récapitule les fréquences alléliques estimées dans 13 races laitières françaises, italiennes et espagnoles. On notera la

grande diversité des situations, marquée toutefois, globalement, par une prédominance de l'allèle E. Les fréquences observées dans les races Alpine et Saanen italiennes sont proches de celles estimées en 1985 pour leurs homologues françaises, mais les allèles forts y sont encore plus rares. La fréquence de l'allèle F atteint son maximum dans ces deux races et dans la population Corse. On remarquera aussi le niveau de fréquence atteint par l'allèle nul (ici ensemble des allèles O, D et G) dans la race des Canaries. A l'opposé, les allèles forts sont majoritaires dans les races italiennes Garganica et Maltese, mais également dans la race des Canaries. Cela paraît être aussi le cas dans la population traditionnelle Vélipaja

Tableau 6. Fréquences alléliques au locus α_{S1} -Cn dans des échantillons de races laitières européennes, selon Grosclaude et al (1987) pour les races Alpines et Saanen françaises, Ramunno et al (1991) pour les races italiennes et Jordana et al (1991) pour les races espagnoles. Données non publiées (1990-1992) pour les races françaises Poitevine, Corse et Rove (M.F. Mahé, Y. Amigues et F. Grosclaude). Les allèles "faibles" D et G sont ici confondus avec l'allèle "nul" (O).

Races	Pays	Effectifs	Allèles au locus α_{S1} . Cn					
			A	B	C	E	F	O
Alpine	France	213	0,14	0,05	0,01	0,34	0,41	0,05
	Italie	80	-	-	-	0,35	0,59	0,06
Saanen	France	159	0,07	0,06	-	0,41	0,43	0,03
	Italie	70	0,03	< 0,03 >	-	0,49	0,46	-
Poitevine	France	209	0,05	0,35	-	0,45	0,14	-
Corse	France	106	0,06	0,13	-	0,14	0,59	0,08
Rove	France	147	0,12	0,05	-	0,62	0,10	0,11
Garganica	Italie	54	0,61	< 0,37 >	-	-	0,02	-
Maltese	Italie	81	0,33	< 0,28 >	-	0,11	0,27	0,01
Murciana-Granadina	Espagne	77	0,08	0,25	-	0,62	0,05	-
Malaguena	Espagne	56	-	0,25	-	0,70	0,05	-
Payoya	Espagne	39	0,04	0,14	-	0,82	-	-
Canaria	Espagne	74	0,28	0,32	-	0,20	-	0,20

Les allèles E et F prédominent dans les races Alpine et Saanen, tant en France qu'en Italie.

Tableau 7. Fréquences alléliques observées en 1989 au locus α_{s1} -Cn chez des femelles en production et les "mères de boucs" des races Alpine et Saanen.

Allèles ⁽¹⁾	Alpine		Saanen	
	Femelles nées de 1979 à 1987 (n = 1237)	Mères à boucs nées de 1983 à 1989 (n = 741)	Femelles nées de 1979 à 1986 (n = 82)	Mères à boucs nées de 1983 à 1989 (n = 577)
A	0,20	0,41	0,05	0,18
B	0,03	0,05	0,02	0,04
C	0,02	-	0,01	-
E	0,28	0,26	0,38	0,54
F	} 0,47	0,18	} 0,55	0,19
O		0,10		0,05

(1) Les allèles "faibles", D et G, sont confondus avec l'allèle nul (O).

d'Albanie et dans la race Damascus de Chypre (Mahé et Grosclaude, résultats non publiés). La situation observée dans les races Alpine et Saanen, caractérisée par une forte fréquence des allèles E et F est donc loin de se retrouver dans les autres races. On notera enfin qu'en France, c'est la race Poitevine qui recèle la plus forte fréquence d'allèles forts, le type B étant ici prédominant.

3.2 / Evolution des fréquences alléliques dans les races Alpine et Saanen

Les prélèvements de laits en fermes, effectués depuis 1985, ont permis de calculer les fréquences alléliques dans 5 sous-ensembles de la population femelle : a) un échantillon de femelles en production, représentatif de la population des femelles présentes en 1989 ; b) les chèvres "hyperlaitières", femelles dont l'index "lait" est supérieur à 186 en race Alpine et 265 en race Saanen ; c) les chèvres à taux protéique (TP) élevé : il s'agit des chèvres ayant soit un index "TP" supérieur à 3,6 en race Alpine et 2,3 en race Saanen, soit un TP supérieur à 34 g/kg (34 à 45 en race Alpine, 34 à 37 en race Saanen) ; d) les chèvres à taux protéique faible, ayant soit un index "TP" inférieur à -2,2 dans les 2 races, soit un TP compris entre 19 et 22 g/kg ; e) les mères à boucs, femelles susceptibles de produire les jeunes mâles destinés aux épreuves du prétestage pour les aptitudes à la reproduction en vue d'une éventuelle qualification pour le testage proprement dit. Elles représentent la tranche supérieure (5 %) des femelles ayant le meilleur index "matières protéiques" parmi celles ayant un index TP positif dans les élevages "connectés" (élevages ayant à la fois plus de 80 % de chèvres de père connu et plus de 20 % de chèvres nées d'IA sur au moins 3 années).

Chez les mâles, le programme a permis d'établir le génotype des "boucs d'IA". Les boucs nés avant 1984 sont peu nombreux (7 à 17 par année de naissance en race Alpine), ce qui correspond à la période où le testage s'effectuait en station et où le nombre d'inséminations artificielles était limité (moins de 8 000 par an). Le testage en fermes a démarré en 1984 et s'est accompagné d'un développe-

ment rapide de l'IA (12 000 en 1984, 24 000 en 1986, 51 000 en 1989, 55 000 en 1992). On distinguera donc d'une part les boucs adultes, nés de 1975 à 1986-1987, qui sont majoritairement des mâles améliorateurs, et d'autre part les séries de testage complètes formées par les boucs nés de 1987 à 1992 (race Alpine) et de 1988 à 1992 (race Saanen).

a / Femelles en production

Les fréquences alléliques observées en 1989 chez les femelles en production (tableau 7) ne sont pas très différentes de celles estimées en 1985 (tableau 1). En race alpine, la fréquence globale des allèles "forts" semble toutefois avoir légèrement augmenté (0,25 contre 0,20). Une évolution dans ce sens s'observe au sein même du présent échantillon puisque 48 % des femelles Alpine nées en 1986 et 1987 sont porteuses d'au moins un allèle "fort", contre seulement 29 % pour celles nées de 1979 à 1983.

b / Chèvres "hyperlaitières" et à taux extrêmes

Si les fréquences alléliques observées chez les chèvres hyperlaitières rappellent celles de la population des femelles en production, le contraste est par contre saisissant avec, et entre les deux groupes de femelles ayant des taux protéiques extrêmes (tableau 8). Chez les sujets à taux bas, les allèles "forts" sont quasi-absents dans les 2 races, alors que chez les sujets à taux élevé, ils prédominent nettement en race Alpine (0,72) tandis qu'en race Saanen, leur fréquence (0,42) égale celle de l'allèle E. A l'inverse, on note chez les femelles à taux bas une très forte incidence de l'allèle nul, notamment dans la race Alpine.

c / Mères à boucs

Le tri des mères à boucs parmi l'ensemble des mères se traduit par une nette augmentation de fréquence des allèles "forts", A et B, qui deviennent presque majoritaires en race Alpine (tableau 7). Par contre l'allèle C, rare dans la population, n'est plus représenté chez les mères à boucs. Dans ce groupe on constate également une évolution de la fréquence des allèles "forts" avec le temps, puisqu'en race

Tableau 8. Génotypes et fréquences alléliques au locus α_{S1} -Cn des chèvres "hyperlaitières" et des chèvres à taux de protéines "extrêmes".

		Index "Quantité de lait" élevé ("hyperlaitières")		Index "TP" ou TP bas		Index "TP" ou TP élevés	
		Alpine	Saanen	Alpine	Saanen	Alpine	Saanen
Caractéristiques des sous-ensembles	Effectifs	56	65	117	152	182	80
	Lait (kg)	1042	1126	720	853	603	657
	TP	26,3 (20-30)	26,6 (22-31)	22,0 (19-27)	22,6 (19-27)	35,5 (30-45)	32,7 (29-37)
	TB	31,2 (21-48)	29,2 (21-42)	28,2 (21-35)	27,2 (19-36)	36,1 (24-50)	34,0 (26-42)
Catégories génotypiques ⁽¹⁾	A,B,C /	22	7	4	1	172	55
	E /	19	47	41	64	8	23
	F,D /	15	11	59	85	2	2
	O / O	-	-	13	2	-	-
Fréquences alléliques	A	0,24	0,05	0,02	< 0,01	0,63	0,28
	B,C	0,02	0,01	-	-	0,09	0,14
	E	0,29	0,58	0,21	0,27	0,21	0,42
	F	0,45	0,36	0,39	0,58	0,07	0,16
	D	-	-	0,02	0,01	-	-
	O	-	-	0,36	0,14	-	-

(1) A, B, C/ = nombre de chèvres possédant au moins un des allèles A, B ou C ;

E = parmi les autres chèvres, nombre de celles possédant au moins un allèle E, etc.

Les allèles forts sont rares chez les chèvres à TP faible et très fréquents, voire majoritaires, chez les chèvres à TP élevés.

Alpine, 70 % des femelles nées de 1983 à 1986 sont porteuses d'au moins un allèle "fort", contre 82 % pour celles nées de 1987 à 1989. Dans la race Saanen, ces proportions passent, pour les mêmes périodes, de 28 à 44 %.

d / Boucs d'IA

Chez les boucs adultes, les fréquences alléliques évoluent peu et sont, dans les deux races, proches de celles des mères à boucs. Les différences entre races apparaissent nettement dans les proportions de porteurs d'allèles

"forts" (68 % en race Alpine, 27 % en race Saanen). Les boucs améliorateurs disponibles pour l'IA de 1986 à 1993 sont des animaux nés de 1979 à 1989, dont certains peuvent figurer plusieurs années de suite au catalogue. Une partie de ces boucs est issue du testage par IA, les autres sont des boucs "de location" provenant des élevages. La proportion des sujets améliorateurs issus du testage par IA varie largement de 1986 à 1993 : en race Alpine, elle passe de 88 % en 1986 à 21 % en 1990, pour remonter à 66 % en 1993 ; en race Saanen, elle varie de 90 à 40 et 75 % aux mêmes périodes.

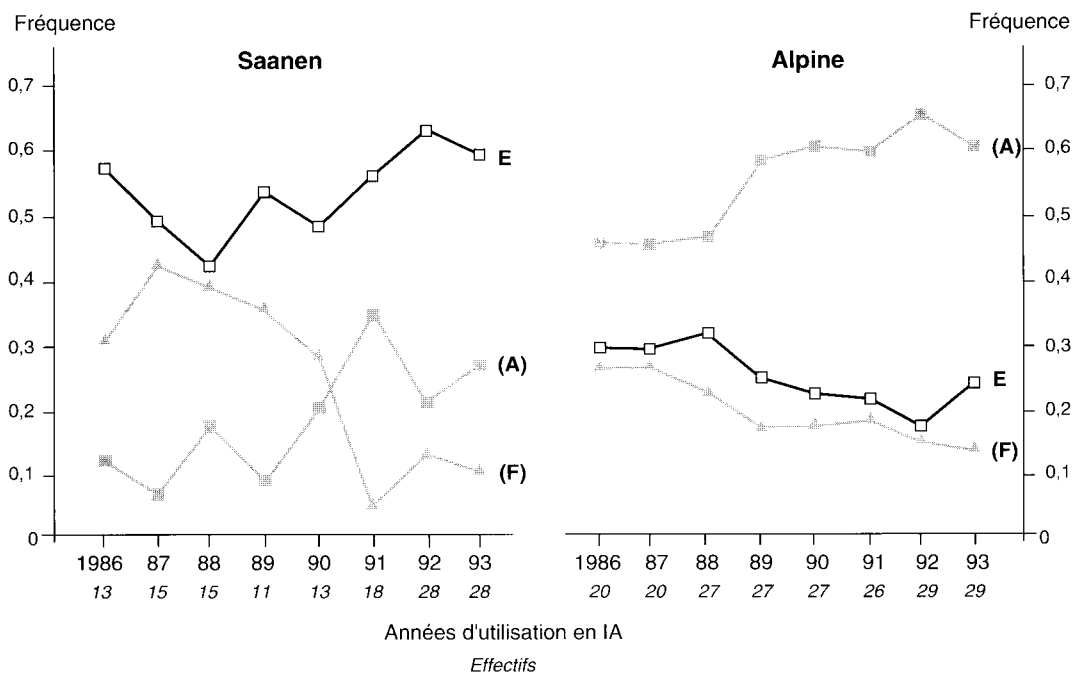
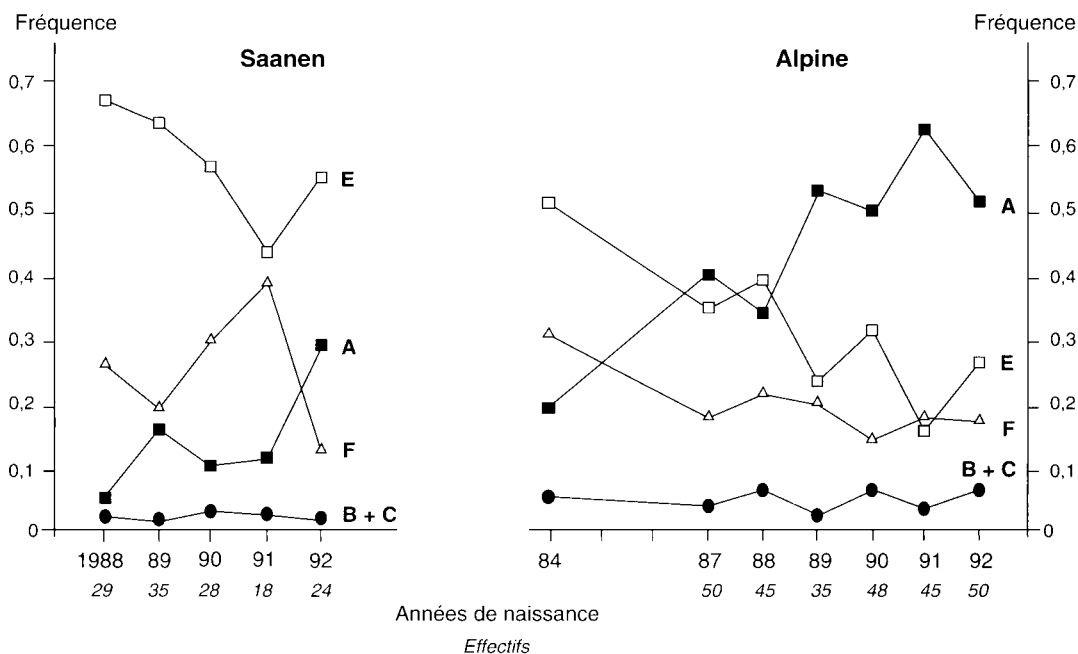
Figure 7. Evolution des fréquences alléliques au locus α_{S1} -Cn chez les boucs améliorateurs utilisés en insémination artificielle dans les races Saanen et Alpine. (A) = allèles "forts", A, B et C ; (F) = allèles "faibles", F, D, G et O.

Figure 8. Evolution des fréquences alléliques chez les jeunes mâles de testage.



Cette importance numérique des boucs de location traduit bien le fait que la capacité de testage par IA a été jusqu'ici insuffisante.

Sur les 8 années considérées, l'évolution des fréquences alléliques chez ces boucs améliorateurs est différente dans les deux races (figure 7). En race Alpine, les allèles "forts", essentiellement l'allèle A, sont majoritaires et leur fréquence augmente aux dépens de celles des autres allèles. La proportion de sujets porteurs d'au moins un allèle "fort" passe ainsi de 70 % en 1986 à 93 % en 1993. Dans la race Saanen, la fréquence des allèles "forts" tend aussi à augmenter, mais reste à un niveau plus bas ; l'allèle E maintenant sa prédominance, l'évolution se fait au détriment des allèles "faibles". Compte tenu du bas niveau de départ, la proportion de porteurs d'allèles "forts" augmente toutefois très nettement (11 % en 1986, 50 % en 1993). Encore faut-il signaler que cette évolution est due en partie aux "boucs de location" (de 1990 à 1993, 87 % de porteurs d'allèles forts chez 32 boucs de location contre seulement 36 % chez les 56 boucs testés par IA). L'évolution de la fréquence de l'allèle A devrait s'accroître à partir de 1996 avec l'arrivée des futurs améliorateurs nés en 1992 (cf. figure 8).

Chez les jeunes boucs de testage testés par IA (figure 8), l'évolution des fréquences découle de la situation observée chez les mères à boucs et les mâles améliorateurs. **Dans la race Alpine**, on note un accroissement de la fréquence de l'allèle A qui devient prépondérant, au détriment surtout de l'allèle E, alors que l'allèle nul tend à disparaître. **Dans la race Saanen**, la situation évolue dans le même sens, mais à des niveaux différents, comme si cette population avait 5 à 6 années de retard par rapport à l'Alpine. Ainsi, on observe une augmentation de la fréquence de l'allèle A, une diminution de la fréquence de l'allèle E qui

reste toutefois dominant, alors que la fréquence de l'allèle F semble fluctuer autour d'une valeur moyenne de 0,25, et que les allèles D et nul sont pratiquement absents. Globalement, le pourcentage de porteurs d'au moins un allèle "fort" augmente dans les 2 races : de 64 à 80 % en race Alpine et de 14 à 58 % en race Saanen. A noter que la disparition progressive des allèles B et C n'est pas à exclure, d'autant que le schéma de sélection est un circuit fermé.

En résumé l'analyse comparée du polymorphisme de la caséine α_{S1} entre races et catégories de reproducteurs permet de tracer des perspectives pour l'amélioration génétique du taux protéique chez les caprins. En effet, nos résultats montrent bien que les allèles du locus de la caséine α_{S1} sont, dans une large mesure, des indicateurs du taux protéique. Lorsque, comme dans la race Alpine, les allèles "forts" et les allèles "faibles" sont à peu près également représentés dans la population, toute sélection sur l'une des deux variables (TP ou allèles de caséine α_{S1}) se traduit par une réponse efficace sur l'autre.

Dans la race Alpine, la sélection directe des boucs améliorateurs sur la base de 2 index (Matière protéique > 3 et TP > 0, jusqu'en 1993, première année d'utilisation des index basés sur le modèle animal) et des jeunes boucs à tester sur les index de leurs parents, se traduit par une nette augmentation de la fréquence des allèles "forts". On peut donc espérer une amélioration sensible des taux protéiques des laits de chèvres nées d'IA dans les années à venir. Toutefois, le maintien de boucs F/F, E/F ou porteurs d'allèles "nuls" parmi les boucs améliorateurs et de testage, va entraîner la production de descendance très hétérogènes en TP, de sorte que ces allèles défectueux F et O vont persister encore longtemps dans les élevages de sélection.

Chez les boucs améliorateurs, la fréquence de l'allèle A a augmenté dans les 2 races mais l'allèle E reste prédominant en race Saanen.

Dans la race Saanen, la fréquence des porteurs d'allèles "forts" évolue en moyenne favorablement, mais de façon très irrégulière d'une année à l'autre, par suite des petits effectifs de boucs de testage (18 et 24 en 1991 et 1992 contre une moyenne de 30 au cours des 3 années précédentes). D'autre part, on observe une moindre mobilisation des éleveurs, d'où des pertes de charge dans les accouplements programmés et la récupération des jeunes mâles, ce qui réduit l'efficacité des opérations de sélection. La faible fréquence des allèles "forts" parmi les animaux contrôlés et le faible effectif des boucs en testage ont plusieurs conséquences : les chèvres sélectionnées sur l'index TP ne sont pas toutes porteuses d'allèles "forts" comme en race Alpine, et les allèles "forts" sont transmis par un nombre limité d'origines paternelles, ce qui n'est pas sans risques sur la variabilité génétique et les autres caractères de production (cas de boucs porteurs mais détériorateurs pour le caractère "débit de traite"). Enfin, l'allèle C est pratiquement absent chez les améliorateurs.

Discussion et conclusions

Dans l'état actuel de nos connaissances sur les protéines des laits de vache, de brebis et de chèvre, on peut affirmer que la situation observée au locus de la caséine α_{S1} caprine est sans équivalent par le fort degré de polymorphisme qui caractérise ce locus, et surtout par l'ampleur des variations quantitatives qui lui sont associées : la différence de l'ordre de 20 % entre les taux de protéines des laits des génotypes "fort", A/A et "faible", F/F, est en effet une différence considérable pour un tel caractère. Les mutations génomiques responsables de ce polymorphisme sont de nature diverse, et on ne peut pas dire actuellement si cette situation est due au hasard, ou si elle résulte au contraire d'une particularité du locus α_{S1} caprin. Signalons que Rando *et al* (1992) viennent de mettre en évidence, chez des bovins italiens, un allèle de caséine α_{S1} à taux de synthèse réduit qui se caractérise par une insertion dont la localisation et la taille sont très comparables à celles de l'allèle E caprin. Une telle répétition d'un même phénomène dans 2 espèces différentes peut guider la recherche du mécanisme d'apparition de ce type d'allèles. Ce résultat incite par ailleurs à poursuivre l'approfondissement des connaissances sur le polymorphisme des lactoprotéines des espèces d'élevage, des phénomènes, moins spectaculaires que le polymorphisme de la caséine α_{S1} caprine, ayant pu rester jusqu'ici inaperçus.

Il est clair que l'allèle originel de l'espèce caprine est un allèle "fort" et que les allèles à taux de synthèse réduit - moyen, faible ou nul - sont des mutants défectifs. Les raisons pour lesquelles ces mutants sont devenus majoritaires dans certaines races restent à élucider. Comme une telle situation s'observe aussi bien chez des races à forte production laitière comme l'Alpine et la Saanen que chez une population "traditionnelle" comme la population Corse, on peut difficilement se contenter

d'une explication mettant en cause les effets d'une forte pression de sélection en faveur de la quantité de lait. Dans un premier temps, l'inventaire en cours du polymorphisme de la caséine α_{S1} caprine dans les races mondiales permettra de circonscrire avec plus de précision l'aire d'extension des différents allèles.

Très classiquement, on observe, dans les espèces laitières, une corrélation génétique négative entre la quantité de lait produite et la richesse de ce lait en matières grasses et en protéines (Barillet et Boichard 1987). Dans le cas du polymorphisme de la caséine α_{S1} caprine, cette relation n'est pas vérifiée puisque la quantité de lait n'est pas significativement affectée alors que les différences de taux protéique sont importantes. Ce résultat original peut s'expliquer par le fait que les variations génétiques observées sont celles du locus de structure d'une caséine et non celles de gènes régulant le processus de sécrétion du lait. Bien plus surprenante est la mise en évidence d'effets du polymorphisme du locus de la caséine α_{S1} sur le taux butyreux ! L'explication semble devoir être recherchée dans les mécanismes cellulaires de l'excrétion des constituants du lait (Mahé *et al* 1994). De tels résultats incitent à entreprendre l'analyse du déterminisme génétique de la synthèse des principaux constituants du lait et des mécanismes cellulaires de leur excrétion. Les outils de la biologie moderne autorisent désormais une telle entreprise.

D'un point de vue plus appliqué, les effets du polymorphisme de la caséine α_{S1} sur les aptitudes fromagères des laits et leur rendement fromager sont importants. Par ailleurs on évite aussi, avec les porteuses d'allèles "forts", un problème redouté par l'industrie fromagère, celui de la faiblesse excessive des taux protéiques pendant la période estivale, qui rend la coagulation des laits difficile et nuit à la qualité des produits (Guionnet 1990). On a toutefois noté que les fromages fabriqués avec des laits de type A/A tendent à dégager un goût de chèvre moins prononcé. Des recherches ont été engagées pour tenter d'identifier les bases moléculaires de ce goût qui, curieusement, ne sont pas connues avec certitude.

Dans le domaine de l'amélioration génétique des espèces d'élevage, on se trouve, pour la première fois sans doute, devant la nécessité de définir une stratégie de sélection pour un caractère quantitatif - le taux protéique du lait caprin - contrôlé en partie par des polygènes et en partie par un locus à effets majeurs, dont les effets sont, de surcroît, particulièrement spectaculaires. Peut-être faudra-t-il bousculer les habitudes de pensée qui pourraient conduire à en rester à des méthodes de traitement classiques (sélection sur la quantité de matière protéique et le taux protéique), avec l'argument que celles-ci augmentent de toutes façons la fréquence des allèles "forts". Il est clair au contraire, que la prise en compte du polymorphisme de la caséine α_{S1} est souhaitable car elle permet :

- d'opérer avec une meilleure précision, puisque les allèles de la caséine α_{S1} sont des

indicateurs du taux de caséine, à la différence du taux protéique qui englobe les protéines du lactosérum ;

- de distinguer de manière plus fine les génotypes des reproducteurs : si les génotypes E/E et A/O, par exemple, ont des taux de caséine α_{S1} voisins, les taux associés aux allèles transmis à leur descendance seront au contraire très différents ;

- de conduire une politique intelligente de gestion des ressources génétiques, en accouplant, par exemple, des mâles porteurs d'allèles "forts" à des femelles non porteuses, mais à fort potentiel laitier, - et inversement - ce qui évitera la perte de très bonnes souches laitières, ou encore, en sauvegardant les allèles "forts" minoritaires, B et C.

- de déterminer précocement le génotype des jeunes boucs au testage, pour éliminer les non

porteurs d'allèles forts qui ont peu de chances d'être améliorateurs.

La détermination des génotypes au locus α_{S1} -Cn peut désormais se faire dès la naissance des animaux et dans les deux sexes, ce qui permet d'envisager une sélection jouant à la fois sur la variabilité polygénique et sur le polymorphisme de ce locus.

L'intérêt de cet exemple paraît d'autant plus grand, pour les généticiens, qu'il préfigure sans doute les questions nouvelles qui devraient émerger, au fur et à mesure que les travaux sur le génome (Gellin et Grosclaude 1991) dégageront des éléments significatifs du déterminisme génétique des caractères intéressant la production animale. Ce travail montre en tous cas que la génétique moléculaire moderne peut avoir sa place dans l'analyse et la résolution de problèmes concrets qui se posent dans les filières de production.

Références bibliographiques

- Barillet F., Boichard D., 1987. Studies on dairy production of milking ewes. I. Estimates of genetic parameters for total composition and yield. *Génét. Sél. Evol.*, **19**, 459-474.
- 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.
- Brignon G., Mahé M.F., Grosclaude F., Ribadeau-Dumas B., 1989. Sequence of caprine α_{S1} -casein and characterization of those of its genetic variants which are synthesized at a high level, α_{S1} -CnA, B and C. *Protein Seq. Data Anal.*, **2**, 181-188.
- Brignon G., Mahé M.F., Ribadeau-Dumas B., Mercier J.C., Grosclaude F., 1990. Two of the three 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. Biochem.*, **193**, 237-241.
- Ferretti L., Leone P., Sgaramella V., 1990. Long range restriction analysis of the bovine casein genes. *Nucleic Acids Res.*, **18**, 6829-6833.
- Gellin J., Grosclaude F., 1991. Analyse du génome des espèces d'élevage : projet d'établissement de la carte génétique du porc et des bovins. *INRA Prod. Anim.*, **4**, 97-105.
- Grappin R., Jeunet R., Pillet R., Le Toquin A., 1981. Etude des laits de chèvre. I. Teneurs du lait de chèvre en matières grasses, matière azotée et fractions azotées. *Le Lait*, **61**, 117-133.
- Grosclaude F., 1979. Polymorphism of milk proteins : some biochemical and genetical aspects. *Proc. 18th Int. Conf. Anim. Blood Grps (Leningrad, 1978)*, **1**, 54-92.
- Grosclaude F., 1988. Le polymorphisme génétique des principales lactoprotéines bovines. Relations avec la quantité, la composition et les aptitudes fromagères du lait. *INRA Prod. Anim.*, **1**, 5-17.
- Grosclaude F., Mahé M.F., 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.
- Guionnet P., 1990. Qualité fromageable d'un lait de chèvre. (Document de travail, Coopérative laitière, 79800 La Mothe-Bougon).
- Hayes H., Petit E., Bouniol C., Popescu P., 1993. Localization of the α_{S2} -casein gene (CASAS2) to the homoeologous cattle, sheep and goat chromosomes 4 by in situ hybridization. *Cytogenet. Cell. Genet.*, **64**, 281-285.
- Jansà Pérez M., Leroux C., Sánchez Bonastre A., Martin M., 1994. Occurrence of a LINE sequence in the 3'UTR of the goat α_{S1} -casein E allele associated with a reduced protein synthesis. *Gene (soumis)*.
- Jordana J., Sánchez A., Jansà M., Mahé M.F., Grosclaude F., 1991. Estudio comparativo de razas caprinas españolas en relación a las variantes de la caseína α_{S1} . *IV Jorn. Prod. Animal. (Saragossa)*, *ITEA* **11**, 598-600.
- Lenoir J., Schneid N., 1987. L'aptitude du lait à la coagulation par la présure. In : Eck A., "Le fromage", 139-150, 2^{ème} édition, Tec et Doc Lavoisier, Paris.
- Leroux C., Martin P., Mahé M.F., Levéziel H., Mercier J.C., 1990. Restriction fragment length polymorphism identification of goat α_{S1} -casein alleles : a potential tool in selection of individuals carrying alleles associated with a high level protein synthesis. *Animal Genetics*, **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.

- McMahon D.J., Brown R.J., 1982. Evaluation of Formagraph for comparing rennet solutions. *J. Dairy Sci.*, **65**, 1639-1642.
- Mahé M.F., Grosclaude F., 1989. α_{S1} -CnD, another allele associated with a decreased synthesis rate at the caprine α_{S1} -casein locus. *Genet. Sel. Evol.*, **21**, 127-129.
- Mahé M.F., Manfredi E., Ricordeau G., Piacère A., Grosclaude F., 1994. Effets du polymorphisme de la caséine α_{S1} caprine sur les performances laitières : analyse intra-descendance de boucs en race Alpine. *Genet. Sel. Evol.* (sous presse).
- Niki R., Arima S., 1984. Effects of size of casein micelle on firmness of rennet curd. *Jpn. J. Zootech. Sci.*, **55**, 409-415.
- Portmann A., Pierre A., Vedrenne P., 1968. Relation entre teneur en matière grasse et azotée du lait de chèvre et rendement en fromage. *Rev. Lait. Franç.*, **251**, 97-101.
- Ramunno L., Rando A., Di Gregorio P., Massari M., Blasi M., Masina P., 1991. Struttura genetica di alcune popolazioni caprine allevate in Italia a locus della caseina α_{S1} . *Atti IX Congresso Nazionale ASPA I*, 579-589.
- Rando A., Ramunno L., Di Gregorio P., Davoli R., Masina P., 1992. A rare insertion in the bovine α_{S1} -casein gene. Abstracts, XXIII International Conference on Animal Genetics, 3-7 Août 1992, Interlaken, Suisse, 53.
- Remeuf F., 1988. Lait de chèvre : étude sur le polymorphisme génétique de la caséine α_{S1} . *Bull. Tech. Ovin et Caprin*, **20**, 35-38.
- Remeuf F., 1993. Influence du polymorphisme génétique de la caséine α_{S1} caprine sur les caractéristiques physico-chimiques et technologiques du lait. *Le Lait*, **73**, 549-557.
- Remeuf F., Lenoir J., Duby C., 1989. Etude des relations entre les caractéristiques physico-chimiques des laits de chèvre et leur aptitude à la coagulation par la présure. *Le Lait*, **69**, 499-518.
- Remeuf F., Cossin V., Dervin C., Lenoir J., Tomassone R., 1991. Relations entre les caractères physico-chimiques des laits et leur aptitude fromagère. *Le Lait*, **71**, 397-421.
- Richardson B.C., Creamer L.K., 1975. Comparative micelle structure. IV. The similarity between caprine α_{S1} -casein and bovine α_{S3} -casein. *Biochim. Biophys. Acta*, **393**, 37-47.
- Ricordeau G., Bouillon J., 1971. Testage des boucs en races Saanen et Alpine. IV. Possibilités de sélection sur les aptitudes fromagères. II^{ème} Conf. Intern. Elevage caprin, Tours, ITOVIC Ed., 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.
- Vassal L., Delacroix-Buchet A., Bouillon J., 1994. Influence des génotypes A/A, E/E et F/F de la caséine α_{S1} caprine sur la fabrication de fromages traditionnels. *Le Lait* (sous presse).

Remerciements

Ce travail a bénéficié de l'aide financière du Ministère de la Recherche et de la Technologie, dans le cadre de la procédure des "sauts technologiques" (1989-90), du cofinancement d'une bourse de Thèse par le Conseil Régional de Poitou-Charentes (1989-90) et, depuis 1991, de crédits d'études accordés par l'ONILAIT et le Ministère de l'Agriculture. En dehors des signataires de cet article, de nombreuses personnes ont contribué à la réalisation du projet, en particulier : Marie-Françoise Mahé, Christine Leroux, Nathalie Mazure et Marta Jansà (Laboratoire de Génétique biochimique et de Cytogénétique), Y. Amigues (Laboratoire des Groupes sanguins), E. Manfredi et A. Lajous (Station d'Amélioration génétique des animaux),

Agnès Piacère (Caprigène France), Marie-Thérèse Le Tilly (INA PG, Laboratoire de Technologie), Agnès Delacroix-Buchet, Elizabeth Perrot, Elizabeth Theveu, R. Legouar et G. Pitel (Station de Recherches laitières), B. Gout (Coopérative "Le Pélardon des Cévennes").

Les prélèvements ont été réalisés avec le concours de J-P. Sigwald (Institut de l'Elevage), de J-L. Bonné (Caprigène France) et surtout de A. Maingot (Institut de l'Elevage) dont la contribution a été essentielle pour obtenir chaque année des échantillons dans les meilleures conditions, en dépit des difficultés du programme. Nous remercions enfin les éleveurs qui ont accepté, plusieurs années de suite, de participer à ces prélèvements.

Summary

From gene to cheese : the caprine α_{S1} casein polymorphism, its effects and its evolution.

The caprine α_{S1} casein locus is remarkable for its high level of polymorphism and for the fact that there exists clear differences in the level of protein synthesised between alleles or groups of alleles. The early studies established that the polymorphism was due to a minimum of 7 alleles which corresponded to 4 different levels of synthesis : the A, B and C alleles are associated with a "high" level of α_{S1} casein (around 3.6 g/l), the E allele is associated with a "medium" level (1.6 g/l),

the D and F alleles are associated with a "low" level (0.6 g/l) and the O allele is a nul allele (with no α_{S1} casein in the homozygote). In 1985 the E and F alleles predominated in the French milking breeds, Alpine and Saanen, in part accounting for the low level of milk protein in these breeds and limiting their cheese yield. This posed the question of the value of selection in favour of "high" alleles and the means by which such selection might best be achieved.

Each of the "low" variants is characterised by the deletion of an amino acid sequence (residues 59

to 95 in F, 59 to 69 in D, and 14 to 26 in G) which results from anomalous splicing of the RNA messenger. In the case of the F allele, this anomaly appears to be due to the deletion of a nucleotide, in the case of the G allele to the substitution of a nucleotide. On the other hand, the reduction in the level of synthesis found with the E allele appears to be caused by an insertion of 458 nucleotides in the last exon of the gene. The B₁ subdivision of the "high" B allele is the original allele of the species. The alleles with reduced levels are therefore defective mutants.

The study of the on-farm performance of the offspring of 5 bucks heterozygous at the α_{s1} -Cn locus provided evidence for their different protein levels which agrees with the estimates given above (around 2.5 g/kg difference between the A and F alleles, 2 g/kg for the A and E alleles). This polymorphism did not affect the amount of milk produced while unexpectedly, significant differences were found for the fat percentage between the A allele and the E and F. Overall, the A allele has, when compared to the F allele, a significant effect on the total amount of protein per lactation but not on the amount of fat.

Analyses of the physico-chemical properties of milk from goats homozygous for the 3 principal alleles (A, E, F) confirm the effects of the genotypes on the casein and fat percentages, and shows, in addition significant effects on the diameter of the micelles and on their calcium content, which is lower in A/A milk. These characteristics explain the observed differences in the ability of the milk to be coagulated by rennin, this ability being greatest for A/A milk. The most important differences concern the maximum curd firmness (A/A>E/E>F/F) and the rate of firming (A/A>E/E and F/F). A/A milk also has, on average, an inter-

mediate time for coagulation between that of E/E milk (longer) and that of F/F milk (shorter). Trials of the traditional manufacture of "Pélardon des Cévennes" type cheese provide evidence of clear differences in the adjusted cheese yield : +7.4 % between A/A and E/E milk and + 14.8 % between A/A and F/F milk. Seasonal variation in yield follows that in the fat + protein yield. Some differences in the firmness of cheese (A/A>E/E>F/F), for which evidence was previously found by laboratory measurements, were confirmed by a taste panel. According to the same panel, the goat flavour tended to be less pronounced in the cheeses made from A/A milk.

In the European milking breeds, we observe, according to the breed, a preponderance of "high" alleles A and B, of the "medium" allele E or the "low" allele F. The latter predominates in the French and Italian Alpine and Saanen breeds and also in the Corse population. In the Alpine and Saanen breeds the "high" alleles are almost absent in goats which have a low index or protein percentage, but are in the majority in the Alpine breed (0.72), and are frequent in the Saanen breed (0.42) in animals which have a high index or protein percentage. In the Alpine breed, the frequency of the A allele has clearly increased in recent years in males at test (around 0.5 in 1992) and in the stud bucks (0.6). In the Saanen breed the E allele remains predominant, but the frequency of the A allele is increasing.

The scientific contributions and implications of this work and the prospects for its application in breeding programmes are discussed.

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 (1), 3-19.