

Effet du croisement Holstein sur les caractères laitiers en population Pie Noir

Au cours des vingt dernières années, la population Pie Noir française est passée du type Frison européen au type Holstein nord-américain par croisement d'absorption. Alors que ce processus est en passe de s'achever, cet article dresse un bilan de la "Holsteinisation".

En France, comme dans le reste de l'Europe, le cheptel français Frison Pie Noir a considérablement évolué depuis le début des années 1970 sous l'effet du croisement avec la souche Holstein nord-américaine. Sa part dans le cheptel laitier français est passée de 40 % vers 1970 à 70 % actuellement. Durant cette période, l'effectif de vaches au contrôle laitier a été multiplié par 4, pour représenter actuellement environ la moitié des animaux de la race, et la production moyenne par vache a presque doublé.

Tandis que les importations de femelles Holstein sont restées peu nombreuses, limitées à quelques milliers d'individus, l'essentiel de cette évolution a été réalisé par l'utilisation de taureaux, parfois croisés, mais pour la plupart pur Holstein. Le plus souvent, ces taureaux Holstein ont été achetés par les centres d'insémination français, sous forme de veaux jusqu'en 1983, puis comme embryons après la mise en place de nouvelles normes sanitaires en 1984. D'autres ont été procréés en France à partir d'un noyau de

femelles Holstein pures ou fortement croisées. Contrairement à ce qui s'est passé dans certains autres pays européens, la part des semences importées sur le marché français est toujours restée assez faible, comprise entre 2 et 5 %.

Le croisement entre souches fait généralement apparaître des phénomènes non additifs. Autrement dit, les animaux croisés présentent souvent des performances différentes (en général supérieures) de ce que laisse prévoir leur composition raciale. Les animaux F1, c'est-à-dire issus des deux lignées d'origine, peuvent exprimer une supériorité par rapport à la moyenne des deux lignées parentales, appelée hétérosis, en général interprétée comme un avantage aux individus hétérozygotes. L'hétérosis tend à disparaître au cours des générations suivantes. Ainsi les individus F2 (issus de deux parents F1) ou back-cross (issus d'un parent F1 et d'un parent pur) n'expriment plus que la moitié de l'hétérosis. En pratique, on constate même souvent que ces génotypes F2 ou back-cross présentent une supériorité inférieure à la moitié de l'hétérosis. Cet autre phénomène non additif assez complexe est appelé pertes de recombinaison. Il provient de la rupture par recombinaison de liaisons épistatiques favorables entre gènes parentaux au cours de la méiose.

Jusqu'à présent, et en l'absence de données plus précises, les paramètres du croisement, c'est-à-dire l'hétérosis et les pertes de recombinaison, ont été négligés dans l'analyse des données laitières et l'évaluation génétique. En 1989, Van Der Werf et De Boer ont estimé ces effets dans la population Pie Noir hollandaise. Selon ces auteurs, l'hétérosis serait de l'ordre de 2 à 2,5% pour les quantités de lait

Résumé

La population Pie Noir française a subi un croisement d'absorption avec la souche Holstein nord-américaine. Les taureaux d'insémination artificielle sont purs Holstein depuis 1980. Chez les femelles, le pourcentage de gènes Holstein est passé de 5 % en 1970 à 83 % en 1990. Les effets d'hétérosis et de pertes de recombinaison ont été estimés pour les quantités de lait, de matières grasses et protéiques et pour les taux butyreux et protéique, à partir de 12,4 millions de lactations réalisées par 5,6 millions de vaches de 1975 à 1992. Sur les quantités, l'hétérosis représente 2 à 2,5 % du niveau de production tandis que les pertes de recombinaison sont négatives et représentent 40 à 86 % de l'hétérosis. Sur les taux, les effets non additifs du croisement sont très faibles. Le fait d'avoir négligé ces effets sur les quantités de lait et de matière a conduit à surestimer d'environ 10 % la supériorité de la souche Holstein, qui atteint encore 1,5 écart-type génétique, soit 20 kg de matière protéique. De même, le progrès génétique réalisé intra lignée a été sous-estimé de 10 à 20 %.

et de matière, tandis que les pertes de recombinaison seraient négatives et représenteraient 30 à 80 % de l'hétérosis. Concernant les taux butyreux et protéiques, hétérosis et pertes de recombinaison seraient très faibles. Bien que ces effets soient peu importants, ils peuvent générer des biais non négligeables dans l'évaluation des reproducteurs, ce qui peut justifier leur prise en considération.

La phase d'absorption Holstein étant maintenant bien avancée, cet article vise à en présenter un bilan, à fournir de nouvelles estimations des paramètres du croisement et à quantifier les biais liés à la non prise en compte de ces paramètres dans le modèle d'évaluation génétique, en particulier les biais sur l'estimation du progrès génétique réalisé et de la différence de potentiel réel entre les deux lignées Holstein et Frisonne européenne.

1 / Evolution de la part de gènes Holstein dans la population Pie Noir

La part de gènes Holstein h_i de chaque animal est déterminée en fonction de celles de son père et de sa mère h_p et h_m , en procédant de l'individu le plus vieux à l'individu le plus jeune :

$$h_i = (h_p + h_m) / 2$$

Quand un individu sans généalogie est trouvé d'origine américaine, canadienne, italienne ou israélienne, il est considéré comme pur

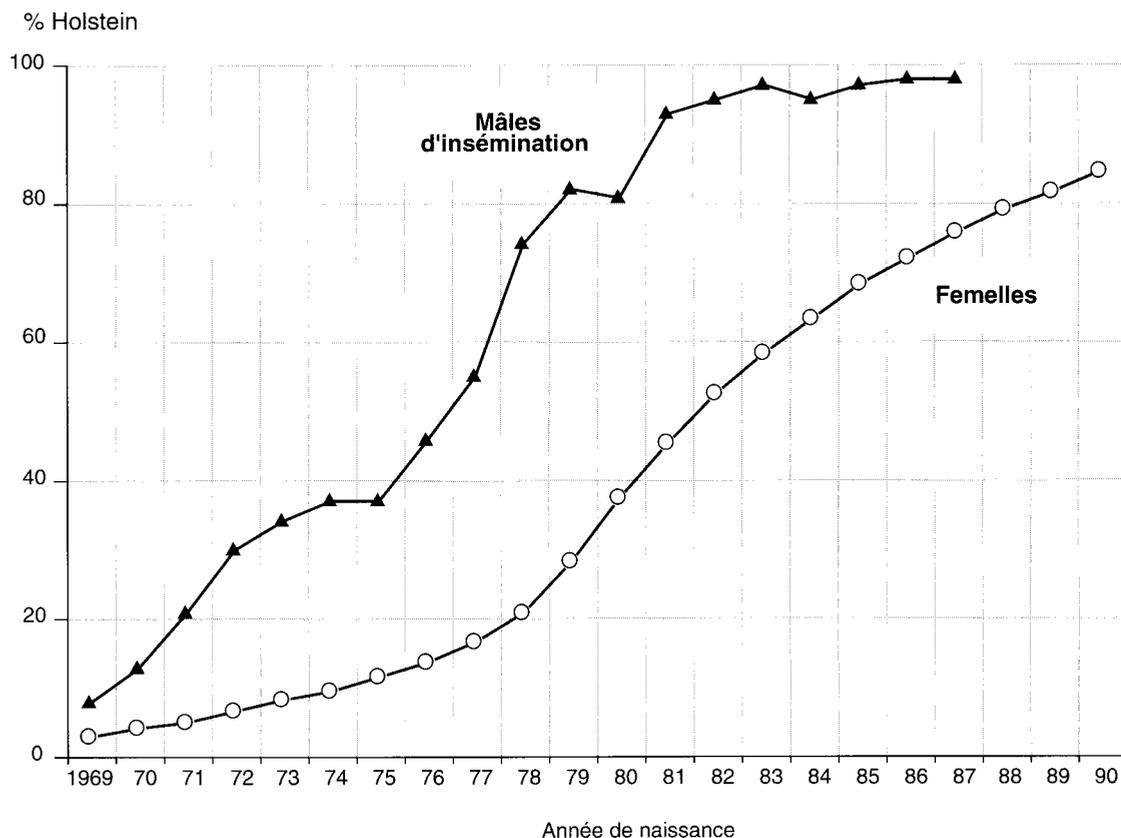
Holstein. Quand il est d'origine française ou européenne, il est considéré pur Frison européen s'il est né avant 1981, F1 s'il est né entre 1981 et 1986, et 75 % Holstein s'il est né après. Ce choix quelque peu arbitraire est fondé sur le taux de holsteinisation observé chez les animaux avec généalogie connue.

L'évolution de la part de gènes Holstein dans la population des taureaux d'insémination artificielle est présentée en figure 1, en fonction de l'année de naissance des animaux. La part de sang Holstein, très faible avant 1970, augmente fortement jusqu'en 1973, période durant laquelle des taureaux purs Holstein sont testés sur descendance pour déterminer la valeur de la souche. De 1973 à 1975, le niveau reste stable, de l'ordre de 40 %. A partir de 1976, il augmente brusquement, et dès 1977 les taureaux de type Frison européen sont minoritaires. Dans certaines régions, entre 1973 et 1978, un certain nombre de taureaux F1 sont procréés pour tenir compte des objectifs bouchers, choix vite modifié au profit de taureaux purs Holstein. Depuis 1981, la part de sang Holstein chez les taureaux d'insémination est proche de 100 %.

Chez les mâles de monte naturelle au contraire, l'évolution est beaucoup plus lente, suivant fidèlement l'évolution observée chez les femelles.

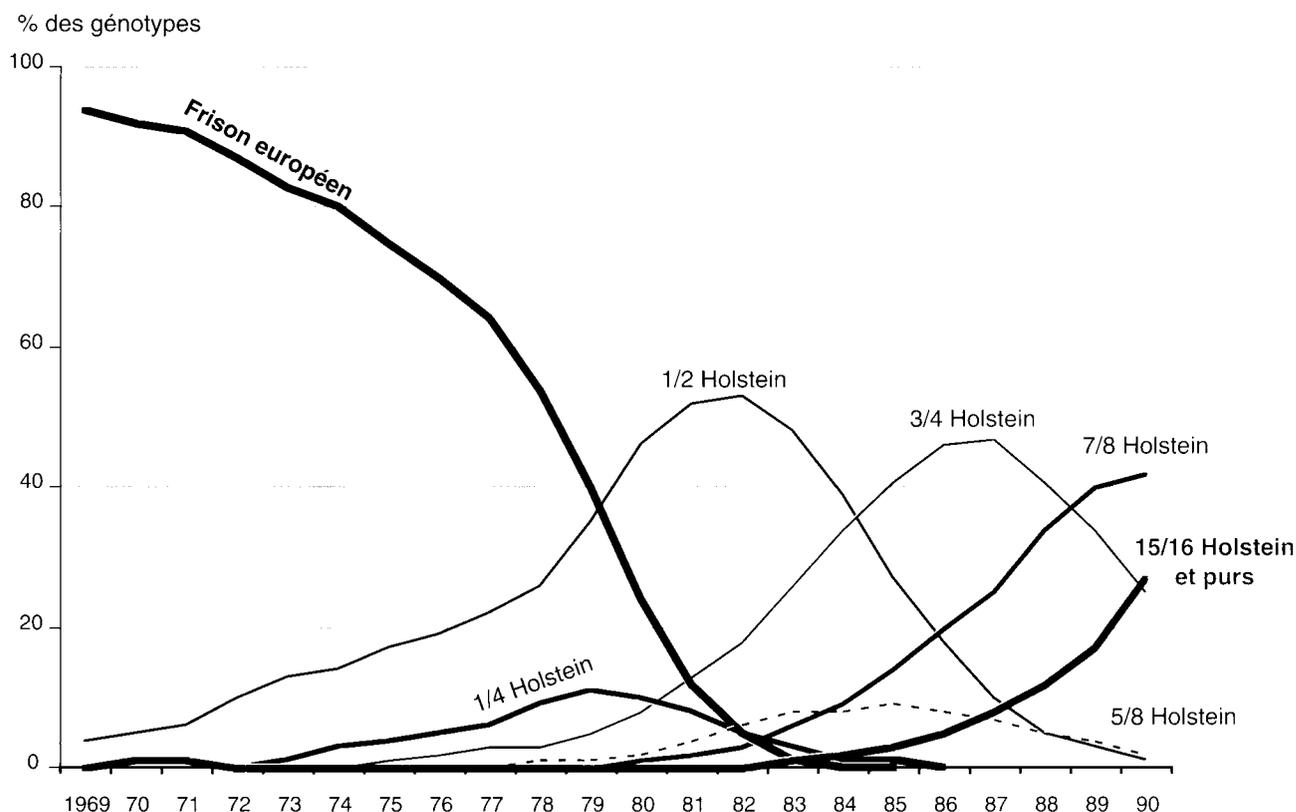
Chez les femelles, l'évolution (figure 1) est lente jusqu'en 1977 (+1 à +2 % par an) puis s'accélère (jusqu'à +8 % par an), ralentissant ensuite progressivement au fur et à mesure que le niveau de Holsteinisation s'élève. Chez

Figure 1. Evolution du pourcentage de gènes Holstein dans la population Pie Noir.



Chez les taureaux d'IA, la proportion de gènes Holstein atteint près de 100 % dès 1980, elle est de 83 % chez les femelles nées en 1990.

Figure 2. Répartition des différents génotypes dans le cheptel femelle.



les femelles nées en 1990, la part de sang Holstein atteint 83 %, soit 3 % de plus qu'en 1989. Ce niveau est très supérieur à la prévision de Colleau et Tanguy (1984), même sous l'hypothèse la plus haute que ces auteurs avaient retenue, montrant la brutalité de l'évolution que nul ne prévoyait clairement en 1980.

Si cette évolution est comparable partout en France dans les grandes lignes, elle présente tout de même des disparités régionales. La région holsteinisée la plus précocément est la zone Rhône Alpes, du fait du rayonnement d'un gros élevage de 800 vaches Holstein. Au cours des années 1970, les régions les plus fortement holsteinisées sont le Nord, la Haute Normandie et les pays de Loire, du fait du changement rapide de stratégie des centres de sélection, tandis que le Sud Ouest et la Bretagne conservent un type plus européen. Les différences entre régions s'estompent au cours des années 1980 et sont actuellement inférieures à 2 %.

Le taux moyen de holsteinisation, qui évolue de façon continue, cache un phénomène discontinu, le nombre de générations de croisement. Ce phénomène est traduit dans la figure 2, qui présente la répartition des principaux génotypes de femelles par année de naissance. D'autres génotypes, y compris les plus invraisemblables, peuvent être trouvés, mais à de faibles fréquences. Les vaches de génotype européen pur restent prédominantes jusqu'en 1978, année à partir de laquelle elles déclinent cependant très rapidement pour disparaître en 1984. Elles sont successivement remplacées par des F1 qui existent en proportion non

négligeable et croissante tout au long des années 70 et présentent un pic en 1981, puis par les 3/4 Holstein qui culminent en 1987, les 7/8 et enfin les 15/16 Holstein. Actuellement, 70 % des primipares au contrôle laitier sont au moins 7/8 Holstein. Il faut noter aussi l'existence entre 1975 et 1984 d'une population 25 % Holstein, issues de taureaux croisés, mais qui n'a jamais dépassé 10 à 15 % des animaux.

2 / Estimation des paramètres génétiques du croisement

Les paramètres du croisement (hétérosis, pertes de recombinaison et différences génétiques additives entre lignées) sont estimés à partir des données des trois premières lactations réalisées depuis 1975 par 5 661 106 femelles de race Française Frisonne avec généalogie connue (soit 70 % du total), représentant 12 435 716 lactations.

Pour estimer ces différents effets, les quantités de lait, de matière grasse et de matière protéique et les taux butyreux et protéique sont analysés avec un modèle linéaire mixte appliqué à un modèle animal, incluant des effets de milieu, la valeur génétique additive, un effet d'environnement permanent et un effet génétique non additif. Toutes les parentés sont prises en compte pour estimer les valeurs génétiques additives. Des groupes de parents inconnus sont définis selon le sexe du produit, son année de naissance et son type génétique et intègrent de ce fait les différences génétiques additives entre les deux lignées. Les

Actuellement, 70 % des primipares au contrôle laitier sont au moins 7/8 Holstein.

Tableau 1. Estimations des effets génétiques non additifs des différents génotypes, en écart à la moyenne des génotypes parentaux (\pm écart-type d'erreur).

Pourcentage de la race dominante	Données (%)	Quantité de lait (kg)	Quantité de matière grasse (kg)	Quantité de matière protéique (kg)	Taux butyreux (g/kg)	Taux protéique (g/kg)
100	24,8	0 \pm 0,0	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00	0,00 \pm 0,00
90 - 99	2,4	6 \pm 2,7	0,02 \pm 0,09	0,91 \pm 0,08	0,08 \pm 0,01	0,11 \pm 0,01
80 - 89	9,6	16 \pm 1,7	0,47 \pm 0,06	1,07 \pm 0,05	0,10 \pm 0,01	0,08 \pm 0,01
70 - 79	26,0	44 \pm 1,4	1,71 \pm 0,05	1,76 \pm 0,04	0,12 \pm 0,01	0,05 \pm 0,01
60 - 69	6,5	69 \pm 1,8	2,65 \pm 0,06	2,47 \pm 0,05	0,12 \pm 0,01	0,04 \pm 0,01
51 - 59	0,9	87 \pm 3,8	3,62 \pm 0,13	3,06 \pm 0,11	0,17 \pm 0,02	0,05 \pm 0,01
50	29,8	135 \pm 1,3	5,58 \pm 0,04	4,39 \pm 0,04	0,13 \pm 0,01	0,02 \pm 0,01

effets de milieu sont les mêmes que ceux pris en compte dans le cadre de l'évaluation génétique française des reproducteurs laitiers (Bonaïti et Boichard 1990, Bonaïti *et al* 1990) : troupeau-année, numéro de lactation intra année et région, mois de mise bas, âge à la mise bas et intervalle entre mise bas, ces trois effets étant estimés intra année, région et numéro de lactation.

L'effet génétique non additif est estimé par un facteur dont les catégories sont définies à partir de la composition raciale de chaque animal. Sous l'hypothèse réaliste d'absence d'effets maternels sur les caractères laitiers, l'effet génétique non additif est symétrique et ne dépend pas du sens du croisement. Ainsi, par exemple, le même effet affecte les animaux 75 % Holstein et 25 % Holstein. En conséquence, sept catégories d'animaux sont définies en fonction du pourcentage de la race dominante (tableau 1), allant des animaux purs (Frisons Européens ou Holstein) aux animaux 50 % Holstein. Bien que chaque catégorie ne soit pas totalement homogène (par exemple, la catégorie 7 des animaux 50 % Holstein comprend 98 % de F1 et 2 % de F2, qui n'expriment pas en espérance les mêmes effets non additifs), cette classification constitue une approximation raisonnable dans la mesure où chaque catégorie est constituée d'un génotype très dominant.

Tableau 2. Espérance des paramètres de croisement en fonction des performances des génotypes (d'après Dickerson 1969).

Génotypes	Hétérosis	Pertes de recombinaison
F1 (50% A x 50% B)	1,0	0,0
F2 (50% A x 50% B)	0,5	0,5
BC1 (75% A x 25% B)	0,5	0,25
BC2 (87,5% A x 12,5% B)	0,25	0,19

Tableau 3. Estimations des effets d'hétérosis et de pertes de recombinaison (\pm écart-type d'erreur).

Caractères	Hétérosis	Pertes de recombinaison
Quantité de lait (kg)	135 \pm 1	-94 \pm 5
Quantité de matière grasse (kg)	5,6 \pm 0,1	-4,8 \pm 0,2
Quantité de matière protéique (kg)	4,3 \pm 0,1	-1,7 \pm 0,2
Taux butyreux (g/kg)	0,12 \pm 0,01	0,22 \pm 0,02
Taux protéique (g/kg)	0,01 \pm 0,01	0,16 \pm 0,01

Les effets non additifs correspondants à chaque catégorie sont présentés au tableau 1, exprimés en écart aux animaux purs. Ils montrent une supériorité des animaux F1 sur la moyenne des animaux purs de l'ordre de 135 kg de lait, de 5,6 kg de matière grasse, de 4,4 kg de matière protéique, tandis que cette supériorité est très faible pour le taux butyreux (+0,1 g/kg) et pratiquement nulle pour le taux protéique. Chez les animaux back-cross (type 4), la supériorité sur les quantités observée par rapport aux purs n'est que du tiers de celle observée chez les F1 : 44 kg, 1,7 kg et 1,8 kg respectivement pour les trois quantités de lait, de matière grasse et de matière protéique. Pour les taux, cette supériorité est égale (+0,1g/kg TB), voire supérieure (+0,05g/kg TP) à celle observée pour les F1, tout en restant très faible. Les estimations sont intermédiaires pour les types génétiques 5 et 6 comprenant entre 31 et 69 % de sang Holstein (50% exclus). La supériorité non additive des animaux 7/8 et 15/16 Holstein sur les purs est très faible.

Ces résultats peuvent être combinés entre eux pour estimer les effets d'hétérosis et de pertes de recombinaison, selon le modèle de Dickerson (tableau 2). Pour cela, plusieurs génotypes peuvent être utilisés, mais les plus informatifs sont les F1 et les back-cross. Les F1 expriment la totalité de l'hétérosis, tandis que les animaux back-cross expriment la moitié de l'hétérosis et un quart des pertes de recombinaison. Les estimations sont présentées au tableau 3. Les estimations d'hétérosis sont tout à fait comparables aux résultats de Van der Werf et De Boer. Ils représentent 2 à 2,5 % de la production moyenne observée entre 1982 et 1985 quand les F1 étaient les animaux majoritaires dans la population en lactation. Les pertes de recombinaison sont négatives et semblent plus importantes pour la quantité de matière grasse (86 % de l'hétérosis) que pour

Les effets d'hétérosis représentent 2 à 2,5 % du niveau de production pour les caractères de quantités et sont négligeables pour les taux.

Tableau 4. Estimations des différences génétiques entre lignées et des progrès génétiques intra lignée.

	Quantité de lait (kg)	Quantité de matière grasse (kg)	Quantité de matière protéique (kg)	Taux butyreux (g/kg)	Taux protéique (g/kg)
Progrès génétique intra lignée Holstein ¹⁾	47	2,67	1,49	0,14	0,02
Biais ²⁾	-5,5	-0,22	-0,16	0,004	0,001
Progrès intra Frisonne européenne ³⁾	48	1,91	1,65	0,005	0,03
Biais ²⁾	-9	-0,37	-0,27	0,004	0,003
Différence Holstein-Frisonne	943	25	21	-1,8	-1,25
Biais ²⁾	115	4,7	3,9	0,15	0,05

¹⁾ estimé à partir des index des taureaux Holstein d'insémination artificielle nés de 1973 à 1985.

²⁾ Biais lorsque les effets non additifs du croisement ne sont pas pris en compte dans l'évaluation génétique.

³⁾ estimé à partir des index des taureaux Frisons européens d'insémination artificielle nés de 1969 à 1979.

la quantité de matière protéique (40 %), alors que l'étude hollandaise fournissait des résultats opposés. Pour les taux, il ne semble pas y avoir d'hétérosis et les pertes de recombinaison sont positives, tout en restant d'un niveau très faible.

3 / Conséquences sur l'évaluation génétique des animaux

Après prise en compte des effets non additifs, la supériorité Holstein initiale, estimée à partir des différences entre index de taureaux Holstein et Frisons européens contemporains, est de 943 kg de lait, 25 kg de matière grasse, 20,5 kg de matière protéique, -1,8 g/kg de taux butyreux et -1,3 g/kg de taux protéique (tableau 4). Pour les quantités, cet écart est plus faible que lorsque les effets non additifs sont négligés. Ainsi, pour la quantité de lait, cet écart est réduit de 115 kg. Ce biais est toutefois plus faible qu'espéré. En effet, la différence de potentiel entre les deux souches Holstein et Frisonne Européenne a été mesurée initialement par la supériorité des filles F1 de taureaux Holstein sur leurs contemporaines Frisonnes européennes, en supposant l'absence d'hétérosis. Avec les données disponibles jusqu'en 1980, elle était donc surestimée de $2 \times 135 = 270$ kg. Même sans prendre en compte explicitement les effets non additifs, le système d'évaluation avait donc déjà détecté qu'une partie de la supériorité des croisés ($270 - 115 = 155$ kg pour les F1) ne s'est pas transmise à leurs filles.

Les conséquences sur les estimations de valeurs génétiques additives sont complexes, mais dans l'ensemble moins importantes que prévu. En l'absence de prise en compte des effets du croisement, les premiers taureaux Holstein, dont les filles sont majoritairement F1, sont surestimés d'environ 80 à 100 kg de lait, tandis que les taureaux Holstein récents ont des estimations de valeur génétique pratiquement inchangées. Ainsi, on constate que le biais D pour la quantité de lait est prédit assez

précisément par la proportion p de filles F1 dans la descendance :

$$\Delta (\text{kg de lait}) = 7 + 0,84 p (\%) \quad (R^2 = 0,75)$$

Le coefficient de régression est relativement faible comparé à l'effet d'hétérosis, puisque le biais observé ne représente que 31 % (0,84 contre $2 \times 1,35$ kg) du biais maximal possible si l'effet d'hétérosis des filles F1 était répercuté intégralement sur l'index de leur père Holstein. Il en résulte qu'intra lignée Holstein, le progrès génétique annuel, estimé chez les taureaux d'insémination artificielle nés de 1972 à 1985, est augmenté de 5,5 kg de lait, de 0,22 kg de matière grasse et de 0,16 kg de matière protéique (tableau 4).

Les taureaux Frisons européens, dont la descendance est pourtant essentiellement pure, ont une estimation de valeur génétique sous-estimée, et ce d'autant plus qu'ils sont plus jeunes : alors qu'un taureau européen né en 1970 n'est sous-estimé que de 25 kg de lait, le biais atteint en moyenne 100 kg de lait pour les taureaux nés en 1978. Il en résulte qu'intra lignée Frisonne européenne, la prise en compte des effets non additifs augmente l'estimation de progrès génétique annuel (mesuré chez les taureaux d'insémination artificielle nés de 1969 à 1979) de 9 kg de lait, de 0,37 kg de matière grasse et de 0,27 kg de matière grasse (tableau 4).

Par contre, l'évolution génétique estimée dans l'ensemble de la population des taureaux, qui combine la différence entre lignées (revue à la baisse) et les estimations de progrès intra lignée (revues à la hausse), reste inchangée. Chez les mâles d'insémination artificielle, il atteint 108 kg de lait par an, dont plus de la moitié est imputable au changement de race.

Conclusion

Les effets d'hétérosis estimés dans cette analyse sont tout à fait comparables à ceux estimés dans la population hollandaise. Ils représentent environ 2 % du niveau de production pour les caractères de quantités et sont négligeables pour les taux. Les estimations de

Avoir négligé les effets non additifs du croisement sur les quantités de lait et de matière a conduit à surestimer d'environ 10 % la supériorité de la souche Holstein.

pertes de recombinaison apparaissent moins cohérentes mais restent d'un niveau assez faible. Pour les quantités, elles sont clairement négatives mais semblent plus importantes pour le lait et la matière grasse (86 % de l'hétérosis) que pour la matière protéique (40 % seulement de l'hétérosis).

En l'absence de prise en compte de ces effets non additifs dans l'évaluation, les biais générés sur les index sont moins importants qu'on pouvait le craindre. La principale conséquence est la surestimation d'environ 10 % de la différence de potentiel entre les deux lignées Holstein et Frisonne européenne, et la sous-estimation de 10 à 20 % de l'évolution génétique intra lignée. Le changement de race a

permis un gain considérable de productivité, d'environ 1,5 écart-type génétique sur les caractères de quantité, soit au bas mot 10 années de sélection. Il s'est accompagné d'autres évolutions en général non maîtrisées, comme l'augmentation du format, le changement de conformation, l'amélioration de la forme de la mamelle, une dégradation de la fertilité femelle. Au vu de nos résultats sur la différence entre les deux souches (1,3 g/kg), on pouvait aussi craindre une dégradation sensible du taux protéique, qui a été évitée grâce à un vigoureux effort de sélection des taureaux de forte diffusion, comme le montre l'absence d'évolution des index taux protéique des vaches en production (INRA-Institut de l'Élevage, 1992).

Références bibliographiques

BONAÏTI B., BOICHARD D. 1990. Benefits from animal model evaluation of dairy cattle in France. In Proceeding 4th World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, Edinburgh, July 23-27 1990, XIII, 364-373, Ed Hill, Thompson, Wooliams, Edinburgh.

BONAÏTI B., BOICHARD D., VERRIER E., DUCROCQ V., BARBAT A., BRIEND M. 1990. La méthode française d'évaluation génétique des reproducteurs laitiers. INRA Prod. Anim., 3, 83-92

COLLEAU J.J., TANGUY D. 1984. Modélisation de la diffusion des gènes Holstein à l'intérieur de la

population bovine Pie Noir Française. Génét. Sel. Evol., 16, 335-354.

DICKERSON G.E. 1969. Experimental approaches in utilising breed resources. Anim. Breed. Abstr. 37 : 191-202

INRA-Institut de l'Élevage, 1992. Bilan d'indexation laitière des reproducteurs bovins. Résultats 1991. Compte rendu 1949, 147 p, Paris.

VAN DER WERF J.H.J., DE BOER W. 1989. Estimation of genetic parameters in a crossbred population of Black and White dairy cattle. J. Dairy Sci., 72, 2615-2623.

Summary

Effect of Holstein crossbreeding on dairy traits in the French Black and White cattle population

The French Black and White dairy cattle population has been crossbred with the Holstein strain. The percentage of Holstein genes reached almost 100% as early as 1980 for artificial insemination bulls and increased from 5 % in 1970 to 83 % in 1990 for females. Heterosis and recombination losses in Holstein x European Black and White cattle were estimated for milk, fat, and protein yields, and for fat and protein contents, from about 12.4 million records collected on about 5.6 million cows from 1975 to 1992. For yield traits, heterosis reached

2-2.5 % of the mean, while recombination losses estimates were negative and reached 40 to 86 % of heterosis. For contents, heterosis and recombination losses were very low. For yield traits, omitting these crossbreeding parameters in genetic evaluation led to a 10 to 20 % underestimation of the within strain genetic trend, and to a 10 % overestimation of the genetic differences between strains, which reached 1.5 genetic standard deviation, i.e. 20 kg protein.

BOICHARD D., BONAÏTI B., BARBAT Anne, 1993. Effet du croisement Holstein sur les caractères laitiers en population Pie Noir. INRA Prod. Anim., 6 (1), 25 - 30.