

F. BARILLET et B. BONAÏTI*

INRA Station d'Amélioration génétique des animaux domestiques BP 27 31326 Castanet Tolosan Cedex

*INRA Station de Génétique quantitative et appliquée 78352 Jouy-en-Josas Cedex

Les objectifs et les critères de sélection

La production laitière des ruminants traits

La sécrétion lactée, fonction originale et spécifique des mammifères, est adaptée qualitativement et quantitativement aux besoins de survie des jeunes, qui en sont exclusivement dépendants pendant une période plus ou moins longue. De ce fait, le lait est un milieu biologique complexe, qui représente l'élément nutritif du jeune, assure la croissance de la flore intestinale du nouveau-né et contribue à la transmission de l'immunité passive.

La sélection des ruminants laitiers, dont la production laitière est utilisée par l'homme (en trayant les femelles deux, voire trois fois par jour), a permis d'induire des fonctions laitières dont l'expression dépasse largement les quantités de lait nécessaires à la survie des espèces concernées. En pratique, la sélection laitière a porté jusqu'à maintenant sur des caractères mesurables sur un grand nombre d'animaux à des coûts acceptables dans le cadre du contrôle laitier : d'une part la quantité de lait, d'autre part pour sa composition les taux de matière grasse ou taux butyreux et taux de protéines.

1 / Expression des caractères laitiers

1.1 / Rappels sur la mammogénèse et la lactogénèse

La glande mammaire est composée, d'une part de tissus (épithéliaux, adipeux, vaisseaux sanguins...) qui se développent et seront conservés pendant toute la vie, d'autre part du tissu épithélial lobulo-alvéolaire dont la présence et le fonctionnement sont liés au cycle de reproduction. Ce dernier tissu ou structure alvéolaire se met en place pendant la deuxième moitié de la gestation, devient fonctionnel au moment de la mise bas, puis disparaît après le tarissement (involution mammaire) : l'unité fonctionnelle de ce tissu temporaire est l'acinus composé entre autres des cellules épithéliales alvéolaires, cellules spécialisées à haute capacité de synthèse (l'équivalent de leur poids de protéines par jour), qui en conséquence ne se divisent plus et disparaissent quand elles ont fini de fonctionner (Delouis 1981). La production laitière dépend donc du nombre de cellules épithéliales alvéolaires présentes dans la mamelle en début de lacta-

tion et de leur activité synthétique. Au fur et à mesure de la diminution du taux de synthèse, et de la disparition de ces cellules alvéolaires spécialisées, la production laitière diminue.

Quand on mesure les caractères laitiers vrais pour une lactation donnée (ce qui suppose de réaliser un contrôle laitier journalier à chaque traite de la femelle), on constate donc une évolution très importante de la production laitière avec le stade de lactation (de la mise bas au tarissement) pour une femelle laitière correctement nourrie : la quantité de lait produite journalièrement passe par un maximum (au cours du deuxième mois pour les vaches ou les chèvres, du premier mois pour les brebis) puis elle régresse régulièrement jusqu'au tarissement. La composition du lait (TB, TP) suit une évolution inverse, en passant par un minimum au pic de lactation avant de s'enrichir jusqu'au tarissement.

1.2 / Conséquences pratiques : la méthodologie du contrôle laitier

En pratique, il est impossible d'envisager de mesurer les caractères vrais globaux (contrôle laitier journalier), à l'échelle de toute une population en sélection. Il a donc fallu étudier des protocoles de contrôle acceptables financièrement et dont la précision reste compatible avec le travail de sélection. Le protocole de référence adopté au niveau international (nomenclature contrôle A₁) correspond à un contrôle des productions quotidiennes à périodicité mensuelle. Ce dispositif d'échantillonnage périodique de la quantité et de la composition du lait (prises d'échantillons analysés ensuite en laboratoire) est robuste, puisque la perte de précision est de l'ordre de 2 à 3% comparativement au contrôle journalier (Mc Daniel 1969). Ce résultat découle entre autres du fait que les corrélations phénotypiques ou génétiques entre le caractère vrai (production totale résultant d'un contrôle journalier) et une mesure instantanée sont élevées : 0,75 à 0,90 en début ou fin de lactation ; 0,90 à 0,99 en milieu de lactation.

Outre les conséquences pratiques décrites ci-dessus à propos de la méthodologie du contrôle laitier, on peut en déduire aussi d'autres propriétés : par exemple, toute sélection sur les taux annuels (TB, TP) ou taux globaux calculés à partir du contrôle laitier mensuel induira un progrès génétique au moins égal

à 95% du progrès maximum possible pour une sélection directe sur les caractères laitiers à un stade de lactation bien précis. Il ne faut donc pas, du point de vue génétique, opposer l'approche globale du généticien (caractères laitiers annuels) et du fromager (taux instantanés du lait collecté). D'ailleurs, le généticien peut fort bien tirer parti de ces corrélations génétiques très élevées entre mesures laitières ponctuelles et annuelles, pour simplifier encore plus, si nécessaire, le dispositif d'échantillonnage des caractères globaux (lactation totale) : tel est le cas par exemple du dispositif de contrôle laitier mensuel pratiqué sur une seule des deux traites journalières. La perte de précision vis-à-vis du contrôle mensuel des deux traites journalières (protocole de référence A, décrit ci-dessus) est faible et de l'ordre de 1%, alors que l'on réduit de moitié le nombre de contrôles laitiers à réaliser (Porzio 1953, Poly et Poutous 1967, Dickinson et Mc Daniel 1970). En fait, avec ce dernier protocole de contrôle laitier, le véritable problème à résoudre ne concerne pas la perte de précision, mais les problèmes de biais éventuels imputables aux variations soir-matin, qui existent pour la quantité de lait et le taux butyreux. Des dispositifs de réduction du biais ont ainsi été mis au point avec le contrôle AT utilisé en France chez les bovins ou les caprins laitiers, ou le contrôle AC chez les ovins laitiers (Flamant et Poutous 1970). De même pour les ovins laitiers, le contrôle qualitatif est particulièrement coûteux (chantier de prises d'échantillons) : un dispositif d'échantillonnage partiel au cours de la lactation (protocole et système d'ajustement) a donc été mis au point dans cette espèce (Barillet 1985).

2 / Objectifs et critères de sélection

Tel qu'évoqué dans l'introduction, nous considérons donc ici les caractères laitiers globaux (ensemble de la lactation) mesurables actuellement sur un grand nombre d'animaux à des coûts acceptables (conformément aux protocoles décrits rapidement au premier chapitre) : la quantité de lait (LAIT), sa composition ou teneur en matières grasses (TB) et protéines (TP), ainsi que les quantités de matières grasses (QMG) et protéiques (QMP) résultant du produit de la quantité de lait par sa teneur en constituants correspondants :

- LAIT : en kg pour les bovins et les caprins ; en litres chez les ovins ;
- TB et TP : en g/kg, ou g/l, selon l'espèce ;
- QMG = LAIT x TB, QMP = LAIT x TP, en kg.

2.1 / Paramètres génétiques

L'amélioration génétique peut apporter des progrès de productivité importants à condition d'être patient et de réaliser un effort de sélection continu. Cependant, sur une période de temps donnée et avec une capacité de sélection limitée, tout n'est pas possible. Certaines contraintes biologiques limitent les possibilités réelles de la sélection. Elles s'expriment à travers des paramètres génétiques qu'il faut connaître avant de définir les orientations d'un programme de sélection.

a / Variabilité et héritabilité des caractères laitiers

Les variables de quantité (LAIT, QMG, QMP) sont différentes de celles relatives à la composition du lait

(TB, TP). Les premières présentent un coefficient de variation phénotypique compris entre 20 et 30% et une héritabilité proche de 0,25. A l'inverse, les taux ont une variabilité plus faible en valeur relative (coefficient de variation phénotypique entre 5 et 10%), mais ils sont plus héréditaires (héritabilité égale à 0,50 environ) (Maijala et Hanna 1974). En conséquence, les possibilités de progrès, en particulier avec la sélection sur descendance des mâles, sont plus importantes pour les variables de quantité que pour les taux. La supériorité génétique des reproducteurs sélectionnés dépend en effet plus de la variabilité génétique du caractère considéré que de son héritabilité.

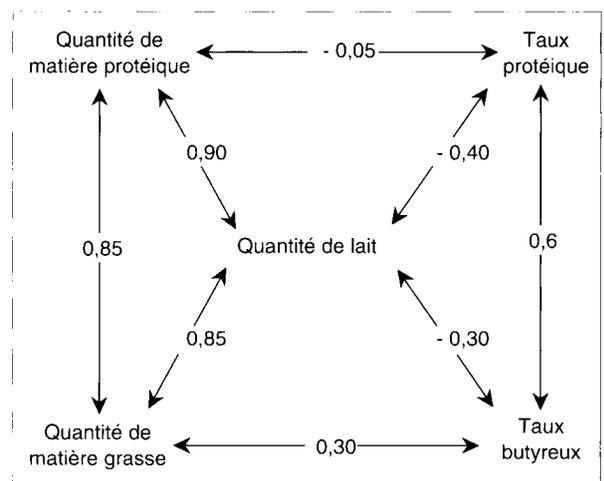
Par ailleurs, les caractères liés aux matières grasses (quantité et taux) sont plus variables que ceux relatifs aux matières protéiques. En première lactation, les écarts-types génétiques des QMG et QMP sont d'environ 16 et 12 kg respectivement chez la vache laitière, 2,1 et 1,6 kg chez la chèvre et 1,3 et 0,95 kg chez la brebis laitière (Barillet et Boichard 1987, Boichard et Bonaïti 1987, Boichard *et al* 1989). Le rapport des écarts-types génétiques des quantités est donc proche de 1,3. Pour les taux, le phénomène est plus marqué puisque les écarts-types génétiques du TB et du TP sont estimés à 2,5 et 1,4 g/kg chez les bovins, 2,5 et 1,3 g/kg chez la chèvre et à 4,6 et 2,5 g/l chez les ovins. Leur rapport est proche de 1,85. Les possibilités d'évolution génétique (progrès ou baisse) des matières grasses sont donc plus importantes que celles des matières protéiques.

b / Corrélations génétiques entre caractères laitiers

L'examen des corrélations génétiques entre caractères conduit à quatre remarques importantes. La figure 1, qui donne les valeurs moyennes de ces paramètres pour les races Montbéliarde et Normande, permet de suivre le raisonnement :

- Les corrélations génétiques, généralement comprises entre 0,75 et 0,9, indiquent de très fortes associations entre les quantités de lait et de matières grasses ou protéiques. Toute sélection sur l'une des quantités induira donc un progrès indirect important sur les autres quantités. La corrélation génétique entre les QMG et QMP, qui conditionne directement

Figure 1. Corrélations génétiques entre caractères laitiers (races bovines Montbéliarde et Normande).



les possibilités d'améliorer de façon préférentielle ou exclusive l'un des deux caractères, est en fait très élevée, puisque sa valeur probable doit être voisine de la moyenne bibliographique égale à 0,84. En tout état de cause, cette liaison n'est pas inférieure à 0,70.

- La corrélation génétique entre les taux butyreux (TB) et protéique (TP) est plus faible que son homologue pour les quantités : la moyenne bibliographique s'établit à 0,59 dans l'espèce bovine. Les résultats obtenus chez la chèvre (0,44 à 0,56) ou chez la brebis (0,61 à 0,79) sont du même ordre de grandeur. Une évolution différentielle de chaque taux serait donc plus facile à obtenir que pour les quantités, puisque la corrélation génétique est plus faible entre les taux qu'entre les quantités. Il faut toutefois se rappeler que la liaison génétique entre les taux n'intervient que lorsque l'on cherche à modifier le rapport des taux à travers une sélection sur les taux. En revanche, c'est la corrélation génétique entre les quantités de matières qui va jouer, lorsqu'on cherche à modifier le rapport des taux à travers une sélection sur les quantités de matières, c'est-à-dire en faisant évoluer les quantités de matières respectives.

- Les corrélations génétiques entre les quantités de matières (QMG ou QMP) d'une part, et les taux (TB et TP) d'autre part, sont peu élevées. La liaison entre QMG et TB est nettement positive et proche de 0,25. Celle homologue avec la matière protéique est plus faible mais sans doute positive (0,10). En revanche les estimations récentes aussi bien en ovins qu'en bovins indiquent des relations légèrement négatives entre QMP et TP (Barillet et Boichard 1987, Boichard et Bonaiti 1987).

- La quantité de lait produite est liée négativement aux taux. Les corrélations génétiques entre quantité de lait et TB se situent en moyenne entre -0,20 et -0,30 dans les trois espèces. Les résultats les plus récents pour les bovins et les ovins tendent à montrer que l'opposition est plus forte avec le taux protéique (-0,30 à -0,50). Bien qu'une liaison très forte existe entre les quantités de lait et de matières (QMG, QMP), la quantité de lait se comporte donc très différemment des deux variables de quantités de matières.

De l'examen des paramètres génétiques présentés ci-dessus, il faut retenir les trois points essentiels suivants :

1) La sélection sur la quantité de lait réduit inévitablement la richesse du lait, alors que la sélection sur les quantités de matières permet de maintenir les taux à un niveau génétique probablement constant et certainement d'améliorer le taux butyreux. Il y a cependant un léger risque de détérioration du taux protéique, même dans le second cas (sélection sur les quantités de matières).

2) Toute sélection sur la quantité de matière protéique entraîne pour la quantité de matière grasse un progrès équivalent ou même plus important que pour la matière protéique. Pour accroître le rapport QMP/QMG, il est donc nécessaire de sélectionner contre la matière grasse.

3) Le TP est très faiblement lié aux quantités de matières.

La figure 2 donne une illustration des deux derniers points dans le cas de la race Montbéliarde.

2.2 / Les objectifs de la sélection laitière

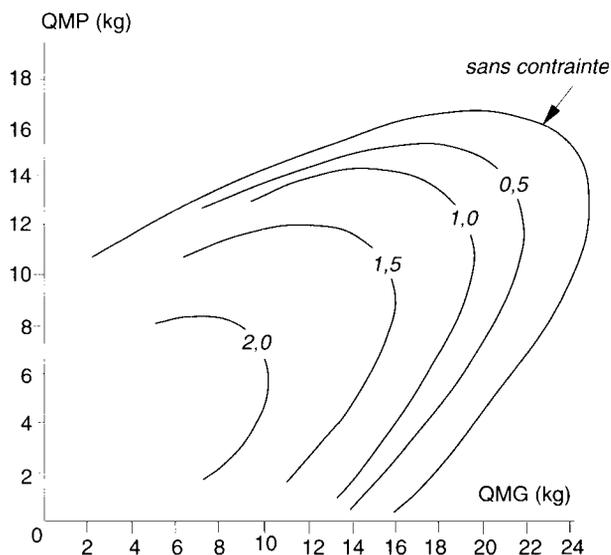
Parmi les 5 caractères de la lactation d'une femelle, seuls 3 sont indépendants. Une sélection optimum doit s'appuyer sur un indice de sélection qui les combine. Comment les choisir et comment les pondérer ? Le raisonnement devrait s'appuyer sur un modèle mathématique représentant de la façon la plus exhaustive possible l'élevage, la transformation et la commercialisation des produits laitiers. Un tel modèle n'existe pas encore ou que partiellement. En tout cas, il resterait une très large imprécision sur ses paramètres. Une approche plus pragmatique et valable pour les 3 espèces permet cependant de définir un objectif de sélection (Barillet *et al* 1987).

L'amélioration de la quantité de lait est un premier objectif. Une femelle laitière peut-être considérée comme un appareil de production quelconque auquel sont associés des coûts fixes (coût d'élevage jusqu'à la première mise bas, besoins d'entretien, coût du travail et du capital) ou variables en fonction de la production laitière (besoins de production). Toute augmentation de la production laitière par femelle permet donc une amélioration de la productivité et donc de la rentabilité économique.

En fait, la valorisation du lait est étroitement liée aux quantités de matières grasses et protéiques (QMG et QMP). Aussi est-il logique de remplacer l'objectif précédent "Quantité de lait" par un objectif QMG + QMP.

L'équilibre des matières produites, QMG/QMP, doit rester cohérent avec les besoins de la consommation ou doit tendre vers ceux-ci. Une surproduction relative de l'un des constituants entraîne, dans une économie de marché, un effondrement de sa valorisation. Si l'une des matières est déficitaire, l'effort de sélection doit porter sur elle. Il faut donc, dans l'objectif de sélection, pondérer chacune des matières de façon à tendre vers les besoins exprimés par l'ensemble des industries de transformation. Pour les trois espèces, l'objectif prend donc la forme générale : $a \text{ QMG} + b \text{ QMP}$

Figure 2. Progrès génétiques réalisables sur les quantités de matières grasses et protéiques (QMG et QMP) selon la contrainte imposée au progrès sur le taux protéique (TP). Exemple de la race Montbéliarde.



Le choix des deux pondérations (a et b) est plus simple pour les brebis et les chèvres laitières dont le lait est quasi exclusivement transformé en fromage. A taux butyreux comparable à celui du lait de vache, c'est le lait de chèvre qui est le moins riche en protéines : il a donc été décidé de ne porter l'effort de sélection que sur la matière protéique qui, vis-à-vis de la matière grasse, est déficitaire lors de la transformation fromagère : $a=0$ et $b=1$. Le fromage de brebis doit traditionnellement être fabriqué à partir de lait cru, entier et non ajusté. Il importe donc que le rapport des 2 matières soit le plus proche possible de celui du produit transformé : le rapport QMG/QMP doit rester supérieur à 1,20 pour respecter le cahier des charges des appellations d'origine contrôlées. Avec une telle contrainte, l'objectif choisi est : $QMG + 1,85 QMP$. La situation est moins claire pour les bovins. La demande actuelle ou future concerne plutôt la matière protéique (transformation en fromage, exportation de poudre de lait) mais on ne peut affirmer qu'il faille négliger la matière grasse. Avec $a=1$, il faudrait choisir un b compris entre 1,5 et 2.

Lors de la transformation fromagère du lait, le rendement de transformation défini par le rapport, produit transformé/(QMG+QMP), peut, dans certaines situations, être amélioré si le TP augmente : c'est le cas de la transformation en gruyère. Il devient alors utile d'améliorer simultanément les quantités de matières (QMG et QMP) et le taux protéique (TP). L'objectif devient :

$$a QMG + b QMP + c TP$$

Compte tenu des corrélations génétiques entre caractères, les progrès génétiques respectifs de QMG et QMP dépendent peu des paramètres a et b lorsqu'on a : $b > a > 0$. En revanche, le progrès génétique sur le taux protéique dépend étroitement de c. Le choix des coefficients a été fait en tenant compte des progrès génétiques réalisables selon les valeurs des coefficients, et des formules de paiement du lait qui, avec une approximation, peuvent s'exprimer sous la forme $a QMG + b QMP + c TP$. Concrètement, les matières étant exprimées en kg et les taux en g/kg ou g/l, on a retenu comme objectif :

$QMG + 2 QMP + 6 TP$ chez la vache laitière,
 $QMG + 1,85 QMP + 0,1 TP$ chez la brebis laitière.

Ces deux objectifs sont nettement futuristes vis-à-vis des systèmes actuels de paiement du lait. En effet la valeur du lait de brebis ne dépend que partiellement de sa composition et le paiement actuel du lait de vache ne valorise pas encore une amélioration du taux protéique. Cependant, ces objectifs de sélection permettent un progrès génétique proche du maximum pour la QMP et une amélioration du TP tout en limitant la perte de progrès génétique sur la quantité

de lait. Le tableau 1 en donne une illustration dans le cas de la brebis laitière. Dans le cas de la chèvre, le TP a une importance plus grande encore puisque les reproducteurs mâles sont choisis selon l'index QMP parmi les animaux positifs en TP.

Pour les bovins laitiers, le contexte économique des quotas, où la production totale de matière grasse produite par un éleveur doit rester constante, peut modifier le choix des objectifs de sélection. L'objectif de quantité reste un objectif intéressant puisqu'il permet de réduire le nombre de vaches et donc d'améliorer le revenu grâce à la réduction des coûts. Mais deux choses remettent en question ce raisonnement. D'une part, la réduction de l'effectif entraîne celle des recettes liées à la production de viande issue du troupeau laitier. D'autre part, la libération d'unité de travail, de terre ou de capitaux peut n'entraîner aucune économie si ces facteurs de production ne sont pas réutilisés par d'autres activités plus rentables. Il peut aussi être plus intéressant d'extensifier la production. Ces arguments contribuent à privilégier les critères de qualité (TP) au détriment de ceux liés à la production et donc d'accroître le poids du TP dans l'objectif de sélection.

Perspectives

Les objectifs de sélection laitière définis dans ce document, sont susceptibles d'évoluer en fonction du contexte économique et surtout de la vision de l'élevage des 15 prochaines années. Deux questions sont essentielles. Faut-il, chez les bovins, contre-sélectionner la matière grasse afin de faire évoluer favorablement le rapport QMP/QMG ? Faut-il accroître ou réduire l'importance donnée au taux protéique ? Les réponses à ces deux questions demandent une formulation cohérente et précise des besoins de l'industrie laitière.

Les conséquences indirectes de la sélection sur d'autres caractères fonctionnels ou liés à la valeur bouchère n'ont pas été abordées. Il s'agit surtout de l'antagonisme avec les critères de fertilité chez les bovins laitiers et avec la conformation bouchère. Si on veut maintenir ou au moins limiter la détérioration de ces deux caractères, il est nécessaire de les sélectionner en même temps que les caractères laitiers. Cela n'est pas facile car leur valeur économique est à la fois plus faible et moins visible que celle de la production laitière. La situation est plus critique encore pour la fertilité qui est peu héritable et impliquerait donc un testage sur descendance avec un grand nombre de filles par taureau. Chez les petits ruminants laitiers, l'antagonisme entre les fonctions de

Tableau 1.
Progrès génétiques réalisables en 10 ans selon le critère de sélection (ovins laitiers).

Critères de sélection	Caractère							
	LAIT	QMG	QMP	QMSU = QMG + QMP	TB	TP	TMSU = TB + TP	TB / TP
LAIT	+40,0	+2,07	+1,76	+3,83	-3,58	-2,46	-6,04	-0,01
QMG	+34,6	+2,54	+1,83	+4,37	+2,24	+0,22	+2,46	+0,04
QMP	+37,1	+2,26	+1,90	+4,16	-0,56	-0,45	-1,01	-0,01
QMG + 1,85 QMP	+37,0	+2,46	+1,90	+4,36	+0,56	-0,45	+0,11	+0,02
QMG + 1,85 QMP + 0,1 TP	+33,9	+2,45	+1,89	+4,34	+1,90	+0,45	+2,35	+0,02

Unités : LAIT en litres, QMG et QMP en kg, TB et TP en g/l.

production laitière et de reproduction ne se pose pas dans les mêmes termes car ces deux fonctions sont totalement disjointes dans le temps (ovins) ou simultanées seulement en fin de lactation (caprins).

La sélection laitière peut aussi s'enrichir par la prise en compte de nouveaux caractères. L'automatisation du contrôle laitier peut fournir une apprécia-

tion précise et fine de la facilité de traite qui serait facilement utilisable en sélection. La valeur fromagère du lait constitue aussi un objectif de sélection important pour l'avenir. Elle pourrait être appréciée par la détermination du génotype correspondant à certaines caséines (Piacère et Elsen 1991) ou par la définition de critères rhéologiques facilement mesurables dans le cadre du contrôle laitier.

Références bibliographiques

- Barillet F., 1985. Amélioration génétique de la composition du lait des brebis : l'exemple de la race Lacaune. Thèse de Docteur Ingénieur, INA Paris-Grignon.
- Barillet F., Boichard D., 1987. Studies on dairy production of milking ewes I. Estimates of genetic parameters for total milk composition and yield. *Génét. Sél. Evol.*, 19(3), 459-474.
- Barillet F., Bonaïti B., Boichard D., 1987. Amélioration génétique de la composition du lait des brebis, des chèvres et des vaches, CEPIL-INRA.
- Boichard D., Bonaïti B., 1987. Genetic parameters for first lactation dairy traits in Friesian, Montbéliarde and Normande breeds. *Génét. Sél. Evol.*, 19, 3, 337-350.
- Boichard D., Bouloc N., Ricordeau G., Piacère A., Barillet F., 1989. Genetic parameters for first lactation dairy traits in the Alpine and Saanen goat breeds. *Génét. Sél. Evol.*, 21, 205-215.
- Delouis C., 1981. Les paramètres physiologiques de la formation et du fonctionnement de la mamelle. 6ème Journées de la Recherche ovine et caprine, Paris, 2-3 décembre 1981, 5-34, ITOVIC-SPEOC, Paris.
- Dickinson F.N., Mc Daniel B.T., 1970. Single-Milking Yields versus 24-Hour Yields for estimation lactation milk production by the test interval method. *J. Dairy Sci.*, 53, 200-207.
- Flamant J.C., Poutous M., 1970. Aspects quantitatifs de la production laitière des brebis. VIII : précision d'un contrôle laitier alterné (AT) et d'un contrôle laitier d'alternance quelconque corrigé pour les écarts moyens entre les performances du soir et du matin (AC). *Ann. Génét. Sél. Anim.*, 2(1), 65-73.
- Mc Daniel Ben T., 1969. Accuracy of sampling procedures for estimating lactation yields : a review. *J. Dairy Sci.*, 52, 1742-1761.
- Maijala K., Hanna M., 1974. Reliable phenotypic and genetic parameters in dairy cattle. 1st world. Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Madrid October 7-11, 1974, vol. I, 541-563, Ed. Garsi, Madrid.
- Piacère A., Elsen J.M., 1992. Aptitude fromagère du lait et polymorphisme des protéines. INRA Prod. Anim., hors série "Eléments de génétique quantitative et application aux populations animales", xxx-xxx.
- Poly J., Poutous M., 1967. Le contrôle laitier mensuel alterné (AT). I. Précision vis-à-vis d'un contrôle mensuel au bimestriel pour la production "de lait en 305 jours". *Ann. Zootech.*, 16(2), 183-190.
- Purzio G., 1957. Il controllo del latte secondo un nuovo metodo. *Italia Agricola*, n°6, 421-427.