

Agnès PIACERE et J.-M. ELSEN\*

Caprigène France

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

## Les objectifs et les critères de sélection

# Aptitude fromagère du lait et polymorphisme des protéines : perspectives d'utilisation en sélection

**Résumé.** L'aptitude fromagère d'un lait s'exprime à travers son rendement fromager, la composition du produit final qui doit respecter des normes précises, et la qualité organoleptique du fromage obtenu. La composition du lait, et particulièrement sa teneur en caséines et matière grasse détermine principalement son aptitude fromagère. Depuis plusieurs années la sélection des races laitières porte à la fois sur la quantité et la composition du lait. Jusqu'à présent ces caractères, considérés comme polygéniques, ont donné lieu à une indexation permettant de prédire la valeur génétique des animaux d'après leurs performances, et de choisir les meilleurs reproducteurs pour engendrer la génération suivante.

L'étude du polymorphisme des protéines du lait vient remettre en cause ce fonctionnement, dans la mesure où on a pu déterminer le génotype des animaux à des loci "caséines" particuliers, et mettre en évidence que certains allèles améliorent la composition et la valeur fromagère du lait. Utiliser cette information, directement "lue" sur l'animal candidat à la sélection paraît séduisant. Mais il convient d'évaluer les risques aussi bien que l'intérêt de ces nouvelles possibilités d'actions offertes par les techniques de laboratoire.

Les effets des différents allèles doivent être recherchés ; cela nécessite des expériences afin de comparer des animaux de différents génotypes. En outre des simulations permettront de choisir une méthode de sélection adaptée à la population, qui favorise les allèles intéressants sans réduire la variabilité génétique. Ces différentes questions sont abordées actuellement à l'INRA, en particulier à travers l'étude des caséines des races caprines françaises.

La production et la consommation mondiales de fromage s'accroissent sans arrêt ; mais en fait, ce produit est surtout présent dans les pays européens et anglo-saxons. En France, la production fromagère issue du lait de vache s'élève à 1,4 millions de tonnes en 1989, soit 10 % de la production mondiale. Environ 30 % du lait de vache est transformé en fromage. Les productions fromagères issues des laits de chèvre et de brebis sont beaucoup plus modestes : 40 000 tonnes annuelles chacune en 1989. En revanche, dans ces 2 espèces, le fromage est le débouché quasi-exclusif du lait trait (en France, du moins).

La transformation du lait en fromage comporte plusieurs étapes : la coagulation, l'égouttage, le salage et l'affinage. Le résultat obtenu, en quantité et en qualité, dépend de la technologie de transformation utilisée (selon le type de fromage que l'on veut fabriquer) et de la qualité intrinsèque du lait, matière première du processus.

S'ils souhaitent bien sûr travailler un lait de "bonne" qualité, les fromagers réclament aussi une qualité assez constante dans le temps, de manière à faciliter la mécanisation des procédés et la commercialisation du produit final.

Cette dernière exigence est particulièrement difficile à satisfaire. En effet le lait est un produit biolo-

gique, sujet à une multitude de facteurs de variations. Outre les variations accidentelles, liées à l'état sanitaire du cheptel, aux pratiques de récolte et de conservation du lait, il y a des variations plus ou moins prévisibles, liées aux conditions de production, telles que la saison et l'alimentation du bétail. Enfin il y a des variations, statistiquement bien décrites, qui tiennent à l'espèce, la race et l'individu, sur lesquelles on peut agir dans le cadre de programmes de gestion génétique des animaux.

## 1 / Le lait : aptitude fromagère liée à la composition

Un lait présente une bonne aptitude fromagère s'il permet d'obtenir :

- un rendement fromager élevé : quantité de fromage obtenue à partir d'une quantité unitaire de lait mise en oeuvre ;
- un fromage dont la qualité organoleptique en fin d'affinage est conforme au goût du consommateur ;
- un fromage dont la composition est conforme aux normes qui s'appliquent à son appellation, pour le rapport matière grasse/extrait sec notamment.

De nombreux auteurs, à partir de l'analyse statistique d'un grand nombre de fabrications, ont pu établir des équations de la forme :  $R = a \cdot TP + b \cdot TB$ , R étant le rendement en kg de caillé pour 100 kg de lait, TP la teneur en protéines du lait et TB sa teneur en matière grasse ; a et b sont des constantes. Ces équations donnent de très bons résultats, pouvant expliquer 90 % des causes de variation du rendement. Toutefois, à chaque type de fabrication fromagère correspond une équation particulière, par exemple :  $R = 0,218 \cdot TP + 0,058 \cdot TB$  pour une fabrication de gruyère du Jura (Mocquot *et al* 1963).

### 1.1 / Les constituants du lait

Pour le fromager, la qualité du lait s'exprime donc avant tout par sa "richesse", c'est-à-dire sa teneur en matière grasse et en matière protéique coagulable. Sur ce point, les différences entre espèces sont importantes (tableau 1). Des trois espèces, ce sont les brebis qui ont le lait le plus riche et les chèvres le plus pauvre en matière fromageable (caséine et matière grasse). Cependant, l'adaptation des animaux à divers systèmes de production, et l'intérêt d'offrir au consommateur une grande variété de produits conduisent à persévéérer dans l'utilisation de ces trois espèces pour la production laitière et fromagère.

**Tableau 1.** Composition moyenne de la matière sèche du lait (en g/kg) selon l'espèce

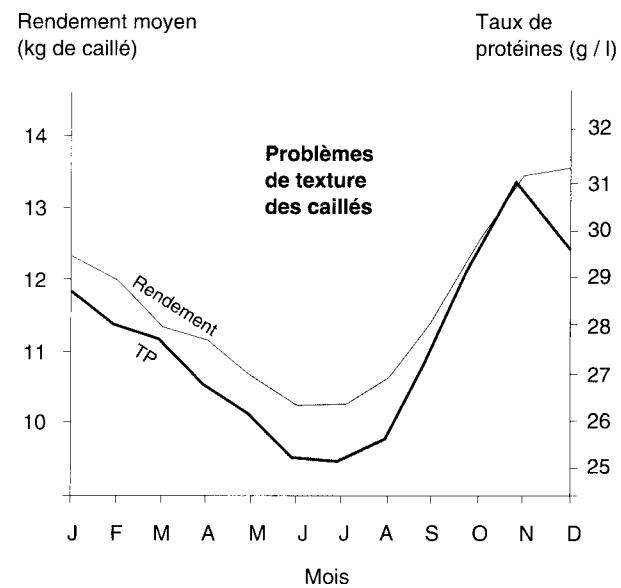
Eléments constitutifs	vaches	brebis	chèvres
lactose	47	47	46
matière grasse	38	72	34
matière protéique	32	54	28
dont caséines	27	45	23
azote non protéique	0,3	2,7	2,7
matière saline	9	9	6

Jusqu'à présent, les travaux réalisés sur la richesse du lait ont surtout étudié les variables "taux protéique moyen" (TP) et "taux butyreux moyen" (TB) de la lactation. Ce ne sont pas exactement les variables qui intéressent le fromager :

- le taux protéique prend en compte des protéines qui ne se retrouvent pas dans le caillé : les protéines solubles et une petite fraction de la caséine restent dans le sérum. Toutefois dans chaque espèce le TP est suffisamment corrélé au taux de protéines coagulables (qui en représente 70 à 80 % selon l'espèce) pour être utilisé. Il a l'avantage d'être beaucoup plus facile et bon marché à mesurer sur un grand nombre d'animaux. Actuellement l'analyse d'un échantillon de lait (TP et TB) coûte environ 1,50 F.

- le fromager s'intéresse plus à la richesse du lait qu'il reçoit journalièrement qu'à son taux moyen annuel. Mais la richesse du lait varie en cours de lactation de la même manière dans toutes les espèces sans qu'on puisse actuellement intervenir sur ce phénomène physiologique. Ceci a des répercussions industrielles plus gênantes dans le cas des espèces ovine et caprine dont les mises bas sont concentrées sur quelques mois de l'année : 75 à 90 % des mises bas ont lieu sur quatre mois, de novembre à février. Le lait reçu en laiterie présente alors une composition très variable selon la saison, au point d'être parfois difficile à travailler (figure 1). Dans l'espèce caprine ce phénomène est exacerbé du fait de la plus faible richesse moyenne du lait.

**Figure 1.** Evolution des taux de protéines et du rendement fromager du lait de chèvre. Le rendement est exprimé en poids de caillé égoutté (45 % d'extrait sec) pour 100 litres de lait.



### 1.2 / Prise en compte du taux protéique dans la sélection

#### a / Le paiement du lait

En 1969, une loi dite "Loi Godefroy" rend obligatoire en France le paiement du lait en fonction de sa composition et de sa qualité bactériologique.

En fait, pour l'espèce bovine, le paiement tenait déjà compte du taux butyreux. Le paiement au taux protéique a été généralisé pour les bovins en 1977. La formule la plus généralement retenue fixe un prix pour un lait de composition standard : 38 g de matière grasse et 32 g de matière protéique par kg de lait, auquel s'ajoute une bonification ou une réfaction selon que le lait est plus ou moins riche que la composition standard. En 1976 le taux butyreux était payé 1,20 centime et le taux protéique 0,43 centime par gramme différentiel. Depuis, du fait des difficultés d'écoulement de la matière grasse, le taux protéique a été réévalué par rapport au taux butyreux : 3,4 centimes le gramme de TP contre 2,0 centimes pour le TB.

Dans l'espèce caprine, le paiement du lait à la composition a été introduit en 1986. La composition du lait standard est fixée à 28 grammes de matière protéique et 33 grammes de matière grasse.

Dans l'espèce ovine, le paiement du lait à la composition (définie comme le taux de matière sèche utile égal à la somme du TP et du TB) a été introduit en 1989.

#### b / Variabilité entre races

On pourrait penser que cette politique de prix va favoriser le développement des races présentant la meilleure richesse du lait (tableau 2). Ce n'est pas le cas en général. Il faut reconnaître que, malgré la prise en compte de la richesse du lait, l'éleveur est surtout payé en fonction des quantités produites. Le

**Tableau 2.**  
Résultats moyens du contrôle laitier - comparaison de plusieurs races

race	femelles contrôlées (jours)	durée de lactation (j)	production moyenne (g/kg)	matière grasse (g/kg)	taux butyreux (g/kg)	matière protéique (kg)	taux protéique (g/kg)
<i>espèce bovine, résultats 1980</i>							
Frisonne	1306851	289	4866	188	38,6	151	31,0
Normande	334222	277	4096	171	41,8	137	33,5
Montbéliarde	226311	284	4723	174	36,8	150	31,8
Jersiaise	739	279	2958	152	51,4	110	37,4
<i>espèce caprine, résultats 1988</i>							
Alpine	124230	233	560	18,6	33,2	15,4	27,5
Saanen	76252	239	604	19,0	31,5	16,2	26,8
Poitevine	778	226	445	15,3	34,5	12,5	28,2
<i>espèce ovine, résultats de laiteries (éleveurs sélectionneurs)*</i>							
Lacaune	129000	164	217	15,4	71	11,6	53,6
Manech	74000	159	102	7,6	75	5,7	56,0

\* pour l'espèce ovine les résultats portent sur la période de traite, après 25 à 35 jours d'allaitement des agneaux ; les résultats sont exprimés en litres et non en kilogrammes.

choix de la race la plus productive reste alors prioritaire, le cas le plus exemplaire étant celui de l'espèce bovine : la race Française Frisonne a supplanté les autres, elle même subissant un croisement d'absorption par la race Holstein importée des Etats-Unis. On constate que la supériorité de production laitière fait plus que compenser, du point de vue de l'éleveur, le manque à gagner résultant de taux plus faibles.

Cependant il n'en est pas moins vrai que dans chaque espèce et chaque race on tient compte plus ou moins des taux dans la sélection.

## 2.2 / Les effets possibles du polymorphisme

Lorsqu'on s'intéresse aux effets du polymorphisme d'une protéine sur les propriétés physico-chimiques et fromagères du lait, on peut s'attendre, éventuellement, à deux types d'effets : 1) les propriétés physico-chimiques d'un variant protéique peuvent différer de celles de la protéine de référence ; il s'agit donc d'un effet biologique direct du variant ; 2) le taux de synthèse du variant peut être différent ; il s'agit d'un effet quantitatif direct de la mutation du gène ; ces deux types d'effets peuvent se cumuler.

D'autre part, avant de prendre la décision de diffuser un allèle qui présenterait des effets directs favorables, il faut vérifier s'il a des effets indésirables génétiquement associés, que ce soit des effets pléiotropiques (effet d'un gène sur un autre caractère que le caractère principal) ou des effets résultant d'un gène associé par déséquilibre de liaison.

Le cas de la caséine alpha s<sub>1</sub> caprine, particulièrement étudié du fait des variations importantes de taux de synthèse des différents allèles, est un bon exemple des multiples recherches qui accompagnent la découverte d'allèles à "effet majeur" avant qu'on puisse définir une stratégie d'utilisation en sélection.

## 2 / Les caséines : effets du polymorphisme

### 2.1 / Les quatre caséines et leur polymorphisme

La caséine du lait est constituée de quatre protéines différentes appelées alpha s<sub>1</sub>, alpha s<sub>2</sub>, bêta et kappa. Il existe une liaison très étroite entre les loci des quatre caséines. Cette liaison a été démontrée par des études mendéliennes rendues possibles par l'existence d'un polymorphisme génétique (Grosclaude 1991).

Chez les bovins, il existe un polymorphisme pour alpha s<sub>1</sub>, bêta et kappa, tous les allèles n'étant pas présents dans toutes les races.

Chez les caprins, on connaît 3 allèles pour la caséine alpha s<sub>2</sub>. Il existe un fort polymorphisme pour la caséine alpha s<sub>1</sub> qui présente la particularité d'associer différents taux de synthèse à différentes classes alléliques (tableau 3).

Chez les ovins, il existe un polymorphisme de la caséine alpha s<sub>1</sub>. On connaît 2 allèles, A et W (welsh). En race Lacaune, W est pratiquement éliminé (fréquence 0,7 %), tandis qu'en race Sarde il est présent avec une fréquence de 22 %. Les études sur cette espèce sont beaucoup moins avancées que sur les précédentes.

**Tableau 3.** Allèles du locus de la caséine alpha s<sub>1</sub> caprine et fréquences

allèles	taux de synthèse approximatif	fréquence estimée (en 1987)	
		race Alpine	race Saanen
A	fort : 3,6 g/l	0,14	0,07
B	fort : 3,6 g/l	0,05	0,06
C	fort : 3,6 g/l	0,01	-
E	moyen : 1,6 g/l	0,34	0,41
F	faible : 0,6 g/l	0,41	0,43
D	faible : 0,6 g/l	} 0,05	} 0,03
O	nul : 0,0 g/l		

### 2.3 / Les recherches concernant la caséine alpha s<sub>1</sub> caprine

Les chèvres porteuses d'un allèle "fort" ont un taux protéique plus élevé que les autres. La différence de TP entre animaux porteurs (AA) et non porteurs (FF par exemple) est de 4 g/kg environ, c'est-à-dire beaucoup plus élevée que la différence moyenne entre les 2 races (0,5 g/kg) et que l'écart-type génétique intra race (1,3 g environ).

L'idée de départ est donc que la détection et l'utilisation préférentielle des animaux porteurs d'un allèle "fort" permettrait d'augmenter le taux protéique du lait produit par le cheptel beaucoup plus rapidement qu'on ne pourra l'obtenir avec la sélection actuelle, qui place le TP en deuxième priorité.

Toutefois, avant de prendre toute décision, il convenait de mener plusieurs études :

a - préciser la fréquence des différents allèles selon les races et selon les catégories d'animaux habituellement considérées dans le schéma de sélection (mères à filles, à fils, boucs en testage et boucs améliorateurs).

b - évaluer les effets de l'allèle fort sur le TP et ses répercussions sur les autres variables laitières :

- qu'en est-il de la production laitière ? La corrélation négative entre TP et quantité de lait s'applique-t-elle dans ce cas ?

- qu'en est-il du TB ? Comment va évoluer le rapport gras/sec du fromage qui est un élément important de la qualité du fromage et de sa conformité à la législation.

c - vérifier autant que possible si des caractères négatifs ne sont pas associés aux allèles forts :

- cela pourrait concerner la production laitière à laquelle serait associée la production de molécules indésirables (goût amer par exemple ...)

- cela pourrait concerner les animaux, leur métabolisme, leur santé, leur aptitude à la production ou à la reproduction.

Afin de répondre à ces questions il a été décidé :

- d'établir un protocole d'étude en station, avec production d'animaux de génotype déterminé, dont on pourra suivre la carrière sans le biais d'une élimination précoce ; ils fourniront en outre du lait de génotype connu pour les expériences d'aptitude fromagère
- de repérer dans les élevages des filles de mâles d'insémination intéressants par leur génotype caséine alpha s<sub>1</sub>. Sur ces nombreuses filles, le contrôle laitier permettra d'apprécier l'effet des allèles dans les conditions de l'élevage.

### 2.4 / Quelques résultats acquis sur les caprins

Les premiers résultats acquis en station (études en cours) laissent à penser que :

- la différence de production laitière entre les porteurs du variant A et les autres n'est pas très importante

- les porteurs de A semblent avoir une supériorité non seulement sur le TP mais aussi sur le TB. C'est un phénomène intéressant qui demande des études complémentaires

- les porteurs de A semblent être moins lourds (poids à la première mise bas) ; ce phénomène demande à être confirmé

- les fromages fabriqués à partir de lait AA auraient une meilleure texture et un rendement fromager plus élevé que les autres. La question du goût doit encore être approfondie.

## 3 / Perspectives d'utilisation en sélection

### 3.1 / La fréquence des "bons" allèles varie selon les races

Les allèles ou les haplotypes intéressants ne se trouvent pas avec la même fréquence dans les différentes races. Les possibilités et les difficultés liées à l'utilisation des génotypes des animaux varient en conséquence. L'espèce caprine est un cas où la situation est contrastée : la race alpine porte l'allèle A avec une fréquence assez élevée, alors qu'il est rare en race Saanen (tableau 3).

### 3.2 / Si on ne prend pas en compte le génotype des animaux ?

Si l'allèle intéressant provoque une forte supériorité des animaux pour le caractère considéré, l'indexation classique sur performances permettra de révéler, parmi les animaux exceptionnels, des porteurs de l'allèle. Si cet allèle est fréquent, à coup sûr il sera présent chez les animaux d'élite qui seront finalement beaucoup diffusés. La fréquence de l'allèle aura tendance à augmenter, ce que l'on constate en race alpine (tableau 4).

Par contre, si l'allèle est rare, il peut être présent chez quelques sujets pressentis comme reproducteurs d'élite, mais finalement disparaître au moment où l'on écarte certains animaux, soit pour diverses raisons indépendantes de leur niveau génétique (croissance, maladie, fertilité ...) soit lorsqu'on prend en considération d'autres caractères à sélectionner (quantités produites, vitesse de traite ...). C'est ce qui pourrait arriver en race Saanen si on ne prend pas de mesures particulières pour privilégier les porteurs de l'allèle A.

**Tableau 4. Espèce caprine : proportion (%) d'animaux porteurs d'au moins un allèle fort selon les catégories de reproducteurs (estimations des années 1989 à 1991).**

catégorie :	race Alpine	race Saanen
femelles mères à filles	40	10
femelles mères à fils d'IA	70	35
mâles mis en testage en 89	55	15
mâles améliorateurs diffusés en 91	80	50

### 3.3 / Si on prend en compte à la fois le génotype des animaux et les performances réalisées ?

Plusieurs auteurs ont comparé diverses façons d'intégrer dans le choix des reproducteurs le génotype connu pour un locus à effet quantitatif. Les cas étudiés sont les suivants (Smith 1967) :

- on ne sélectionne qu'en fonction du locus considéré (c'est à dire qu'on cherche à rendre la population homozygote pour ce locus)

- on sélectionne sur un index combinant performances et génotype

- on fait une sélection en deux étapes, d'abord sur génotype, puis sur performances.

Les résultats par rapport à la solution de base (sélection sur performances) dépendent :

- de l'héritabilité du caractère ( $h^2$ )

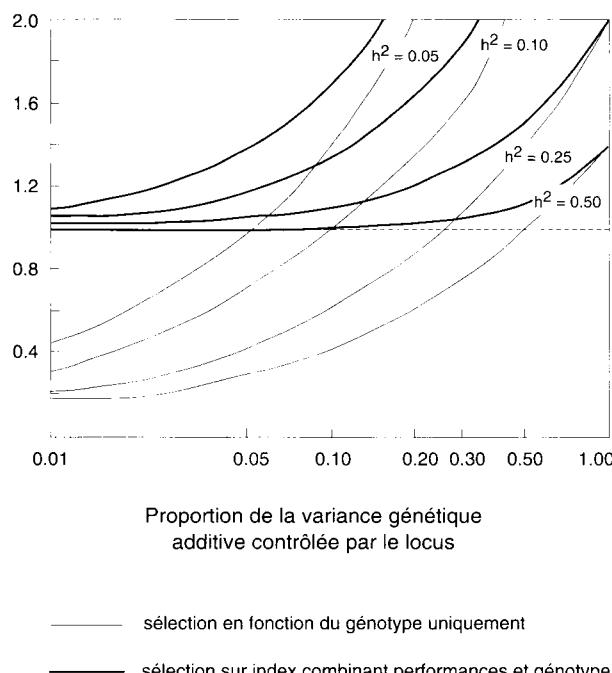
- de la part de variance contrôlée par le locus ( $R$ )

- des intensités de sélection et intervalles de génération applicables selon les cas.

Un index combinant performances et génotype est toujours meilleur que la seule prise en compte du génotype. (figure 2). Plus l'héritabilité est forte, plus le locus doit avoir une grande part dans la variabilité pour être utilement pris en compte. Mais, si la prise en compte du génotype permet un progrès génétique plus important, cette assertion n'est vraie que dans le cadre des index actuellement utilisés qui maximisent l'espérance de progrès génétique à court terme (sur la génération suivante). Si on calcule le progrès génétique obtenu à long terme (au bout de dix générations), on peut trouver des circonstances dans lesquelles la sélection sur les seules performances reste plus efficace, sans doute parce qu'elle a préservé davantage la variabilité génétique (Gibson *et al* 1990) (tableau 5).

**Figure 2. Efficacité de la sélection sur un locus connu seul et sur un index combinant le locus connu et les performances, comparée à la sélection sur performances seules.**

Efficacité par rapport à la sélection sur performances



## Conclusion

L'étude du polymorphisme des protéines du lait a révélé des allèles qui ont un effet sur la quantité produite et/ou sur l'aptitude fromagère du lait. Cette découverte ouvre une problématique nouvelle à la sélection. La connaissance du génotype des animaux ne peut être obtenue par le contrôle de performance classique ; il faut mettre en oeuvre des analyses supplémentaires : seront-elles généralisables à l'ensemble des animaux sélectionnés pour un coût modique ? Cette information nouvelle, peut-elle être intégrée dans l'indexation classique, ou bien faudra-t-il la prendre en compte comme un critère supplémentaire de choix des animaux ?

Les questions sont donc nombreuses quant aux effets indirects des allèles, à l'objectif qu'il faut viser dans la diffusion des allèles intéressants et encore plus quant aux moyens à mettre en oeuvre dans le cadre de la gestion d'une grande population. Des études spécifiques à chaque cas permettront de répondre à ces questions. L'exemple de la caséine caprine constituera sans doute, à court terme, une application concrète de cette problématique.

**Tableau 5. Réponse à la sélection sur performances ou sur index combinant performances et génotype (en unités d'écart-type).**

génération	sélection sur performances	sélection sur index
1	0,1	0,1
2	0,6	0,7
3	1,2	1,6
4	2,0	2,5
5	2,8	2,9
6	3,3	3,1
8	4,1	3,9
10	4,8	4,6

## Références bibliographiques

Gibson J.P., Jansen G.B., Rozzi P., 1990. The use of K-casein genotypes in dairy cattle breeding. 4th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., 14, 163-166

Grosclaude F., 1988. Le polymorphisme génétique des principales lactoprotéines bovines. Relations avec la quantité, la composition et les aptitudes fromagères du lait. Prod. Anim., 1, 5-17

Grosclaude F., 1991. Structure, déterminisme génétique et polymorphisme des 6 lactoprotéines principales des bovins, des caprins et des ovins. Colloque Qualité des laits à la production et aptitude fromagère INRA-ENSAR, Rennes 23-24/01/91

Grosclaude F., Mahé M.-F., Brignon G., Di stasio L., Jeunet R., 1987. A mendelian polymorphism underlying quantitative variations of goat a s1-casein. Genet. Sel. Evol., 19(4), 399-412

La Chèvre, 1986, n°153, spécial Composition du lait

Mocquot G., Ricordeau G., Auriol P., 1963. Estimation du rendement en fromage Gruyère de Comté en fonction de la richesse du lait de chaudière. Ann. Zootech., 12, 53-66

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

Sigwald J-P., Ricordeau G., Bouillon J., Grappin R., Du Sartel C., 1981. Paramètres phénotypiques et génétiques de

la valeur fromagère du lait de chèvre : richesse en matières azotées totales et coagulables. Journées de la Recherche Ovine et Caprine, 415-426

Smith Ch., 1967, Improvement of metric traits through specific genetic loci. Anim. Prod., 9, 349-358