

Etudes sur la production laitière des bovins

IV. - Paramètres génétiques en première lactation

B. BONAÏTI et J.C. MOCQUOT

*I.N.R.A., Station de Génétique quantitative et appliquée,
Centre de Recherches zootechniques
F 78350 Jouy-en-Josas*

Résumé

Les paramètres génétiques de trois caractères liés à la production laitière (quantité de lait, quantité et taux de matières utiles) sont estimés à partir d'un large fichier des données de génisses en première lactation et correspondant au testage de taureaux d'insémination artificielle. Les paramètres sont estimés séparément pour les races *Française Frisonne*, *Montbéliarde*, *Normande* et *Pie-Rouge de l'Est*. Une subdivision selon l'origine des taureaux (*NRS*, *Holstein*...) est ajoutée pour la race *Frisonne*. Les estimations des composantes grand-paternelle, paternelle et résiduelle de la variance et de la covariance sont obtenues en appliquant la méthode I d'HENDERSON (1953) sur des données corrigées pour tous les effets autres que l'effet taureau. Cette correction est faite en utilisant les résultats de la chaîne française de calcul des index laitiers. Les valeurs d'héritabilité obtenues, en utilisant la composante paternelle de la variance, sont proches de 0,30 pour la quantité de lait, 0,23 pour celle des matières utiles et 0,5 pour le taux. Des différences entre groupes génétiques apparaissent pour l'héritabilité du taux de matières utiles. Les corrélations génétiques calculées à partir des composantes paternelles de la variance et de la covariance confirment l'opposition entre quantités de lait et taux de matières utiles (de $-0,27$ à $-0,61$). Et selon les groupes génétiques, la quantité et le taux de matières utiles sont associées positivement (0,23 en souche *NRS*, $+0,10$ en *Normande*), négativement ($-0,07$) en *Holstein* ou sont indépendantes (*Montbéliarde* ou *Pie Rouge de l'Est*).

Introduction

Les grands programmes d'amélioration génétique des races laitières ont débuté depuis plus de 20 ans. Une sélection intensive, un accroissement de la parenté moyenne entre les reproducteurs voire de la consanguinité peuvent avoir réduit dans des proportions notables la variabilité génétique des populations. L'amélioration des conditions d'entretien et d'alimentation des animaux peuvent en revanche permettre une meilleure extériorisation de la variabilité génétique. Les liaisons génétiques entre caractères peuvent aussi se modifier soit sous l'effet d'une sélection intense, au niveau du choix des pères à taureaux notamment, ou plus simplement d'une dérive génétique liée au faible nombre de ces reproducteurs, soit sous l'effet des modifications de

l'environnement. Les paramètres génétiques propres aux populations françaises peuvent donc évoluer et il est important de pouvoir les mesurer périodiquement.

L'évaluation de l'héritabilité des caractères peut permettre enfin une certaine vérification des méthodes de correction des données utilisées pour le calcul des valeurs génétiques estimées des reproducteurs. Ces méthodes ne peuvent être qu'approximatives et incomplètes dans la mesure où tous les facteurs ne peuvent être identifiés ou pris en compte et où les possibilités de calcul automatique constituent encore un facteur limitant. Un moyen de les vérifier, consiste alors à mesurer l'héritabilité des performances corrigées pour les effets milieu.

La présente étude a donc pour but d'analyser les paramètres génétiques de trois caractères, la quantité de lait, de matières utiles ainsi que le taux moyen de celles-ci, mesurés sur des génisses en première lactation et de race *Frisonne*, *Normande*, *Montbéliarde* et *Pie Rouge de l'Est*.

Matériel et méthodes

A. Définition des variables étudiées

Depuis plusieurs années en France, la valeur génétique des taureaux est donnée essentiellement pour trois variables :

— Quantité de lait corrigée (QL). Pour l'ensemble des lactations terminées, cette variable est calculée en fonction de la durée de la lactation (DL) et de la quantité de lait totale (ql) :

$$QL = 1,3 \frac{385}{DL + 80} ql$$

Cette correction permet, tout en maintenant une dispersion équivalente à des productions totales par lactation, d'augmenter l'héritabilité du caractère, de diminuer la liaison génétique avec l'intervalle entre vêlages qui passe de 0,4 à 0,1 tout en maintenant une liaison génétique très étroite (0,97) avec le critère économique principal, la quantité de lait par jour d'intervalle entre vêlages (POUTOUS & MOCQUOT, 1975). Les lactations non terminées sont extrapolées en fonction de la quantité de lait déjà produite, de la durée de la lactation et du résultat du dernier contrôle pour prédire la variable précédente (QL) (MOCQUOT, 1978).

— Moyenne des taux (MTX). C'est en fait une variable combinant les taux butyreux (TB) et protéique (TP) (POUTOUS *et al.*, 1981) :

$$\begin{aligned} MTX &= (TB + 1,21 TP)/2 \text{ si TB et TP sont connus ;} \\ &= TB \text{ (ou } 1,21 TP) \text{ si seul TB (ou TP) est connu.} \end{aligned}$$

Le choix de cette variable permet de garder une dispersion et une moyenne approximativement constante lorsque l'un ou l'autre des taux est absent et permet aussi un gain génétique presque équivalent pour les deux taux.

— Quantité moyenne des matières utiles (MMU) :

$$MMU = QL \times MTX$$

B. Matériel animal

Les données analysées concernent les quatre races laitières françaises d'effectif suffisant pour conduire à des estimations fiables : *Française Frisonne*, *Normande*, *Montbéliarde* et *Pie Rouge de l'Est*.

La population Française Frisonne ne peut actuellement être considérée comme un ensemble homogène. En réalité diverses souches de taureaux sont utilisées : *FRS*, *NRS* et *Holstein*. Les données sont donc subdivisées selon l'origine du taureau :

- Taureaux d'origine européenne ou croisés *Holstein* :
 - 1) origine Noord-Holland (*NRS*) stricte ;
 - 2) autres taureaux (*FRS*, croisés *Holstein*, croisés *FRS* × *NRS*).
- Taureaux d'origine *Holstein* :
 - 1) taureaux de père et mère nés aux Etats-Unis ;
 - 2) autres taureaux *Holstein*.

Les performances étudiées concernent seulement des génisses ayant vêlé entre janvier 1977 et septembre 1979 et issues de pères nés entre 1970 et 1974. Ces limites restreignent l'échantillon à quelques exceptions près, aux seules génisses procréées en vue du contrôle sur descendance des taureaux d'insémination artificielle. Ceci assure des effectifs et une répartition des filles dans les étables indépendants de la valeur du taureau.

C. Mode de correction des données pour les effets de l'environnement

Les estimations des paramètres génétiques reposent habituellement sur le schéma de calcul suivant :

1) Correction *a priori* des données pour des effets spécifiques tels que l'âge au vêlage ou le mois de vêlage en fonction de paramètres établis antérieurement sur d'autres fichiers ;

2) Méthode 3 d'HENDERSON (1953) pour estimer conjointement les effets « troupeau × saison » et la variance des effets pères.

Mais pour pouvoir assurer sur le fichier du contrôle laitier français une bonne correction pour les effets « troupeau × saison », il serait nécessaire d'utiliser les données des trois premières lactations pour obtenir des effectifs suffisants (ceci nécessiterait d'utiliser une méthode d'analyse multivariée) et bien sûr de ne pas se limiter aux génisses de testage. Compte tenu de nos programmes de calcul automatique disponibles, cette méthode paraissait trop longue à réaliser et il fut choisi de s'appuyer sur les résultats intermédiaires des chaînes de calcul des indices de sélection.

Il serait trop long de présenter ici tous les détails de la méthode française d'indexation des reproducteurs laitiers (POUTOUS *et al.*, 1981) mais quelques principes peuvent en être donnés :

- Tous les facteurs de variation sont estimés simultanément ;

- Les estimations de tous les effets sont obtenus selon la formule générale.

$$F_{\varphi} = \frac{\sum_{\varnothing} (V - C) + K \times R}{N + K}$$

- avec F_{φ} : estimation du niveau φ du facteur considéré ;
- \varnothing : ensemble des données correspondant au niveau φ du facteur ;
- $\sum_{\varnothing} (V - C)$: somme sur l'ensemble \varnothing des performances V corrigées pour tous les autres facteurs de correction (C) ;
- N : effectif des performances de l'ensemble \varnothing ;
- K : paramètre de pondération choisi *a priori*. Pour l'effet taureau, il correspond à l'expression bien connue :

$$\frac{4 - h^2}{h^2} = \frac{\text{Variance des effets résiduels}}{\text{Variance des effets pères}}$$

- R : Référence. C'est une estimation *a priori* du facteur considéré. Pour un effet de milieu, ce sera généralement l'estimée de l'effet homologue de l'année précédente. Pour un taureau, ce pourra être l'estimation de sa valeur génétique en fonction de son ascendance.

Ces calculs sont réalisés chaque trimestre en tenant compte pour le calcul des expressions C et R des résultats du trimestre précédent. Ceci explique le qualificatif de méthode itérative qui est souvent donnée à la méthode française. Chaque trimestre, les données correspondant aux trois années précédant la date de calcul sont traitées. Mais les effets taureaux, sont calculés avec toutes les données postérieures à 1973. Les estimées des mêmes facteurs de variation sont obtenues plusieurs fois consécutives et ceci permet de les affiner progressivement.

Cette procédure d'estimation peut être comparée aux autres méthodes. Avec un paramètre $K = 0$, si des équations supplémentaires de contraintes étaient prévues et si plusieurs itérations étaient réalisées chaque trimestre, elle correspondrait à une analyse des moindres carrés avec effets fixés. L'utilisation d'une référence la rapproche des méthodes Bayésiennes et du BLUP en particulier. Mais dans la méthode française, seule une référence antérieure (année précédente ou parents) est considérée. Ceci simplifie les calculs.

Le traitement de l'ensemble des résultats du contrôle laitier nous fournit donc un fichier de paramètres permettant de corriger nos données pour l'ensemble des effets milieu. Plus exactement, nous disposons régulièrement d'un fichier de données corrigées pour les dernières estimations obtenues pour tous les facteurs autres que l'effet taureau. C'est ce fichier qui sert habituellement pour le calcul trimestriel des index de sélection des taureaux et que nous utilisons dans cette étude pour obtenir des estimations des paramètres génétiques de la production laitière.

D. *Modèle d'analyse de variance*

L'analyse de variance et covariance des données corrigées est réalisée selon la méthode I d'Henderson (1953) avec un modèle aléatoire hiérarchique correspondant à la classification « grand père », « père ». En tenant compte de la correction préliminaire pour les effets milieux, notre méthode se rapproche de la méthode II d'Henderson (1953) mais nous ne tenons pas compte de la réduction du nombre de degrés de liberté liée à la correction préliminaire des données pour les effets milieux. Les paramètres génétiques et phénotypiques sont ensuite obtenus à partir des composantes grand-paternelle (V_{gp} ou C_{gp}), paternelle (V_p ou C_p) et résiduelle (V_e ou C_e) de la variance ou de la covariance. En supposant l'absence d'effet milieu commun sur les performances des génisses issues d'un même grand-père ou d'un même père, les espérances de la composante grand-paternelle et de la somme des composantes grand-paternelle et paternelle peuvent s'écrire en fonction de la variance génétique $\text{Var}(G)$.

$$E(V_{gp}) = \frac{1}{16} \text{Var}(G)$$

$$E(V_{gp} + V_p) = \frac{1}{4} \text{Var}(G)$$

Par différence, on obtient :

$$E(V_p) = \frac{3}{16} \text{Var}(G)$$

On peut utiliser trois estimations différentes de l'héritabilité :

$$\hat{h}_I^2 = 16 \frac{\hat{V}_{gp}}{\hat{V}_t}, \quad \hat{h}_{II}^2 = 4 \frac{(\hat{V}_{gp} + \hat{V}_p)}{\hat{V}_t}, \quad \hat{h}_{III}^2 = \frac{16}{3} \frac{\hat{V}_p}{\hat{V}_t}$$

$$\text{avec } \hat{V}_t = \hat{V}_{gp} + \hat{V}_p + \hat{V}_e$$

Trois estimations de la corrélation génétique sont obtenues en fonction des composantes paternelles et grand-paternelles de la variance et de la covariance :

$$\hat{R}_{g_I} = \hat{C}_{gp}(1, 2) / (\hat{V}_{gp}(1) \cdot \hat{V}_{gp}(2))^{0,5}$$

$$\hat{R}_{g_{II}} = \{\hat{C}_{gp}(1, 2) + \hat{C}_p(1, 2)\} / \{(\hat{V}_{gp}(1) + \hat{V}_p(1))(\hat{V}_{gp}(2) + \hat{V}_p(2))\}^{0,5}$$

$$\hat{R}_{g_{III}} = \hat{C}_p(1, 2) / (\hat{V}_p(1) \cdot \hat{V}_p(2))^{0,5}$$

Les corrélations résiduelles et phénotypiques sont obtenues ainsi :

$$\hat{R}_e = \hat{C}_e(1, 2) / (\hat{V}_e(1) \cdot \hat{V}_e(2))^{0,5}$$

$$\hat{R}_p = \hat{C}_t(1, 2) / (\hat{V}_t(1) \cdot \hat{V}_t(2))^{0,5}$$

$$\text{avec } \hat{C}_t(1, 2) = \hat{C}_{gp}(1, 2) + \hat{C}_p(1, 2) + \hat{C}_e(1, 2)$$

TABLEAU 1

*Effectifs et degré de liberté.**Numbers of records and degrees of freedom.*

| | Effectif total | Nombre de degrés de liberté | | | Nombre de pères/famille | Prop. de familles avec | |
|--------------------------------|----------------|-----------------------------|-------|---------|-------------------------|------------------------|---------|
| | | Grand-père | Père | Résid. | | 1 père | 2 pères |
| <i>Frisonne</i> | | | | | | | |
| Type Européen et Crois. | | | | | | | |
| <i>NRS</i> | 37 047 | 76 | 406 | 36 564 | 6,3 | 31,2 | 27,3 |
| Autres | 41 312 | 190 | 402 | 40 719 | 3,1 | 50,8 | 14,1 |
| Total | 78 359 | 256 | 819 | 77 283 | 4,2 | 44,4 | 16,3 |
| Type <i>Holstein</i> | | | | | | | |
| USA | 11 737 | 37 | 117 | 11 582 | 4,1 | 47,4 | 15,8 |
| Autres | 18 388 | 45 | 82 | 18 260 | 2,8 | 58,7 | 13,0 |
| Total | 30 125 | 77 | 205 | 29 842 | 3,6 | 48,7 | 15,4 |
| Ensemble | 108 484 | 307 | 1 051 | 107 125 | 4,4 | 40,9 | 18,8 |
| <i>Normande</i> | 34 615 | 131 | 608 | 33 875 | 5,6 | 33,3 | 16,7 |
| <i>Montbéliarde</i> | 16 652 | 72 | 203 | 16 376 | 3,8 | 49,3 | 17,8 |
| <i>Pie Rouge de l'Est</i> | 2 620 | — | 44 | 2 575 | — | — | — |

Pour les races *Frisonne*, *Normande* et *Montbéliarde*, les effectifs (tableau 1) sont importants et suffisants pour obtenir de bonnes estimations des composantes « père » et « résiduelle » de la variance. En revanche, si le nombre de grands-pères est élevé, le nombre de pères par grand-père est trop faible et surtout trop variable pour permettre de bonnes estimations de la composante « grand-père ». Pour 55 p. 100 environ des grands-pères, seulement un ou deux pères apparaissent dans le fichier (tableau 1). De plus, l'ensemble des grands-pères ne correspond évidemment pas à un échantillonnage aléatoire parmi l'ensemble des grands-pères possibles puisqu'ils avaient été choisis selon leur propre valeur génétique estimée. Ceci devrait donc pour les effets « grand-père » réduire la variance et modifier les liaisons entre variables. Pour la race *Pie Rouge de l'Est*, il fut choisi d'éliminer l'effet grand-père car le nombre de pères par grand-père eût été beaucoup trop faible.

Les écarts-types des différentes estimations sont obtenus selon le principe d'approximation décrit par KENDALL & STUART (1963). Dans le cas des corrélations génétiques entre variables les formules explicites utilisées sont celles de GROSSMAN & NORTON (1974).

Résultats et discussion

Les résultats concernant les composantes de la variance ainsi que les paramètres d'héritabilité et de corrélation sont présentées dans les tableaux 2 à 6. Avant d'en faire une description détaillée, on peut remarquer des résultats très proches pour les deux groupes de taureaux *Holstein* (U.S.A. et autres origines). On obtient pour le 2^e groupe (toutes origines sauf *Holstein* purs et *NRS*) des résultats intermédiaires entre les groupes des taureaux *NRS* d'une part et *Holstein* d'autre part. De la même manière, les résultats concernant l'ensemble de la race *Frisonne* n'ont de signification que vis-à-vis de l'ensemble des données étudiées et ne sont pas répétables. La forte variabilité génétique observée dans l'ensemble de la race *Frisonne* n'est en effet que le résultat de la présence de plusieurs souches d'aptitudes génétiques différentes. Pour ces raisons ne sont présentés dans notre discussion que les résultats correspondant au groupe *NRS* d'une part et à l'ensemble des taureaux *Holstein* d'autre part.

Les composantes de la variance sont présentées dans les tableaux 2 sous forme de variance et 3 sous forme d'écart-type de distribution. L'écart-type des effets résiduels semble augmenter de façon très nette avec le niveau moyen des performances pour le lait ou la quantité moyenne de matières utiles. Ceci est particulièrement clair en race *Frisonne*. Les taureaux des différentes souches de cette race étaient mis en testage dans les mêmes élevages. Aussi peut-on penser que l'augmentation de la variabilité des effets résiduels n'est liée qu'à celle du niveau génétique de la souche. Cette tendance est moins claire pour les races *Normande*, *Montbéliarde* et *Pie Rouge de l'Est* qui présentent des résultats intermédiaires entre les souches *NRS* et *Holstein* malgré des résultats de production différents. Il aurait été intéressant de mieux préciser ces effets d'échelle en comparant les coefficients de variation. Mais nous ne disposons pas des performances moyennes, qui par ailleurs varient largement avec la région, le mois de vêlage. La variabilité des effets résiduels sur le taux moyen n'est pas aussi liée aux performances moyennes qu'elle ne l'était pour les deux variables précédentes. Elle est plus élevée avec la souche *Holstein* qu'avec la *NRS*. Pour les races *Montbéliarde* et *Pie Rouge de l'Est*, on observe respectivement une variabilité intermédiaire et supérieure. On retrouve néanmoins, un effet d'échelle pour la *Normande* qui est connue pour la grande richesse de son lait et qui montre une variabilité nettement supérieure aux autres races ou souches.

L'écart-type de l'effet grand-paternel est, pour toutes les races sauf la *Montbéliarde*, inférieur à la moitié de celui de l'effet paternel. Ceci résulte du mode de choix des pères à taureaux. Les valeurs d'héritabilité qui peuvent être calculées en tenant compte de la composante grand-paternelle de la variance sont donc automatiquement sous-estimées.

La composante paternelle de la variance, et donc la troisième estimation de l'héritabilité (h_{III}^2), peuvent aussi être biaisées par le choix sur ascendance maternelle des taureaux. Ces sources de biais existent mais il est difficile de les apprécier de façon

TABLEAU 2

*Composantes de la variance.**Variance components.*

| | Quantité de lait (kg) | | |
|---------------------------------|-----------------------|-----------------|--------------------|
| | Grand-paternelle | Paternelle | Résiduelle |
| <i>Frisonne</i> | | | |
| Européen et croisés | | | |
| NRS | 8 843 ± 2 757 | 32 392 ± 2 949 | 714 943 ± 5 287 |
| Autres | 7 467 ± 3 058 | 44 710 ± 3 992 | 810 755 ± 5 678 |
| Total | 8 472 ± 1 983 | 38 395 ± 2 432 | 765 108 ± 3 892 |
| <i>Holstein</i> | | | |
| USA | 7 152 ± 7 127 | 69 821 ± 10 938 | 1 103 782 ± 14 503 |
| Autres | < 0 ± 8 722 | 67 874 ± 11 797 | 1 023 515 ± 10 711 |
| Total | 5 334 ± 6 014 | 68 584 ± 7 854 | 1 054 668 ± 8 634 |
| Ensemble | 63 904 ± 6 293 | 46 397 ± 2 535 | 845 771 ± 3 654 |
| <i>Normande</i> | 7 641 ± 2 373 | 45 297 ± 3 513 | 751 697 ± 5 776 |
| <i>Montbéliarde</i> | 23 268 ± 7 231 | 55 790 ± 6 999 | 907 229 ± 10 025 |
| <i>Pie Rouge de l'Est</i> | — | 73 768 ± 18 175 | 773 968 ± 21 562 |

quantitative. Les valeurs ainsi calculées (tableau 4) de l'héritabilité, sont néanmoins intéressantes pour le choix des taureaux sur descendance puisque ceux-ci sont choisis avant le testage dans les mêmes conditions que pour notre fichier d'analyse. Les valeurs observées pour l'héritabilité de la quantité moyenne de matières utiles sont particulièrement stables entre groupes (comprises entre 0,21 et 0,25). L'héritabilité varie, entre races ou souches, de la même manière pour la quantité de lait et le taux moyen mais avec des écarts plus importants pour cette dernière variable. Les plus faibles valeurs sont observées avec la souche *NRS* (0,24 et 0,44 respectivement pour les deux caractères), les plus fortes avec la *Holstein* (0,32 et 0,61). Des tests statistiques ne peuvent être faits car la loi de probabilité de l'estimateur de l'héritabilité n'est pas connue. On peut comparer la différence entre deux estimées avec le double de l'écart-type de cette différence. Selon ce test, l'écart entre les valeurs extrêmes (*NRS* et *Holstein*) serait significatif pour le taux moyen mais à la limite de la signification pour le lait. Les fortes valeurs observées pour l'héritabilité du taux en souche *Holstein* constituent un point intéressant pour cette souche justement déficiente

| Quantité moyenne de matières utiles (kg) | | | Moyenne des taux (%) | | |
|--|---------------|------------------|----------------------|-----------------|-----------------|
| Grand-paternelle | Paternelle | Résiduelle | Grand-paternelle | Paternelle | Résiduelle |
| 10,09 ± 3,50 | 45,03 ± 4,13 | 1 027,43 ± 7,60 | 0,0750 ± 0,0286 | 0,4427 ± 0,0356 | 4,7997 ± 0,0355 |
| 6,44 ± 3,48 | 52,24 ± 4,87 | 1 140,21 ± 7,99 | 0,1531 ± 0,0377 | 0,4816 ± 0,0394 | 5,2503 ± 0,0368 |
| 8,27 ± 2,35 | 48,54 ± 3,16 | 1 086,86 ± 5,53 | 0,1301 ± 0,0247 | 0,4578 ± 0,0261 | 5,0371 ± 0,0256 |
| 6,21 ± 6,75 | 62,19 ± 10,58 | 1 472,73 ± 19,35 | 0,1479 ± 0,0885 | 0,7832 ± 0,1187 | 5,9274 ± 0,0779 |
| 17,46 ± 11,20 | 58,91 ± 10,80 | 1 323,92 ± 13,85 | < 0 ± 0,1013 | 0,8556 ± 0,1400 | 6,1447 ± 0,0643 |
| 21,90 ± 8,08 | 60,85 ± 7,44 | 1 381,67 ± 11,31 | 0,0536 ± 0,0663 | 0,8119 ± 0,0862 | 6,0603 ± 0,0496 |
| 57,89 ± 6,05 | 52,11 ± 2,98 | 1 168,98 ± 5,05 | 0,2355 ± 0,0330 | 0,5486 ± 0,0272 | 5,3222 ± 0,0230 |
| 7,02 ± 3,08 | 65,91 ± 5,37 | 1 306,78 ± 10,04 | 0,1420 ± 0,0406 | 0,8328 ± 0,0571 | 7,6703 ± 0,0589 |
| 18,63 ± 7,31 | 65,20 ± 8,59 | 1 309,49 ± 14,47 | 0,2030 ± 0,0642 | 0,5504 ± 0,0633 | 5,4182 ± 0,0599 |
| — | 94,27 ± 23,83 | 1 157,50 ± 32,25 | — | 0,8106 ± 0,1931 | 6,6751 ± 0,1860 |

pour ce critère. En race *Pie Rouge de l'Est*, seule une estimation de l'héritabilité, confondant les composantes grand-paternelles et paternelles de l'héritabilité, est obtenue. A ceci, s'ajoute une faible précision d'estimation. Pour les trois caractères, la variabilité génétique présentée dans cette race semble comparable aux précédentes estimations.

L'ensemble de ces valeurs d'héritabilité sont très proches des moyennes que MAIJALA & HANNA (1974) présentaient à partir d'une large revue bibliographique. Ceci démontre, en partie, la valeur du procédé de correction des données que nous utilisons dans cette étude et qui est aussi celui de la méthode d'estimation de la valeur génétique des reproducteurs laitiers français (POUTOUS *et al.*, 1981). Mais une démonstration plus complète et plus rigoureuse exigerait de comparer les estimations de l'héritabilité obtenues selon la méthode proposée dans cet article avec celles qui seraient issues, selon la méthode III d'HENDERSON (1953), d'un modèle mathématique incluant, outre les effets père et grand-père, le maximum d'effets milieu.

TABLEAU 3

*Ecart-type des différents effets.**Standard deviation of each effect.*

| | Quantité de lait (kg) | | | | Quantité moyenne de matières utiles (kg) | | | | Moyenne des taux (%) | | | | | | |
|---------------------------------|-----------------------|----------|----------|-------------|--|----------------|----------|----------|----------------------|--------------------|----------------|----------|----------|-------------|--------------------|
| | Grand-père (1) | Père (2) | Résiduel | (*) (1 + 2) | Phéno-typique (**) | Grand-père (1) | Père (2) | Résiduel | (*) (1 + 2) | Phéno-typique (**) | Grand-père (1) | Père (2) | Résiduel | (*) (1 + 2) | Phéno-typique (**) |
| <i>Frisonne</i> | | | | | | | | | | | | | | | |
| Européen et croisés | | | | | | | | | | | | | | | |
| NRS | 94 | 180 | 846 | 203 | 870 | 3,2 | 6,7 | 32,1 | 7,4 | 32,9 | 0,27 | 0,66 | 2,19 | 0,72 | 2,31 |
| Autres | 86 | 211 | 900 | 228 | 929 | 2,5 | 7,2 | 33,8 | 7,7 | 34,6 | 0,39 | 0,69 | 2,29 | 0,80 | 2,43 |
| Total | 92 | 196 | 875 | 216 | 901 | 2,9 | 7,0 | 33,0 | 7,5 | 33,8 | 0,36 | 0,68 | 2,24 | 0,77 | 2,37 |
| <i>Holstein</i> | | | | | | | | | | | | | | | |
| USA | 85 | 264 | 1 051 | 277 | 1 087 | 2,5 | 7,9 | 38,4 | 8,3 | 39,3 | 0,38 | 0,89 | 2,43 | 0,96 | 2,62 |
| Autres | — | 260 | 1 012 | — | — | 4,2 | 7,7 | 36,4 | 8,7 | 37,4 | — | 0,92 | 2,50 | — | — |
| Total | 73 | 262 | 1 023 | 272 | 1 052 | 4,7 | 7,8 | 37,2 | 9,1 | 38,3 | 0,23 | 0,90 | 2,46 | 0,93 | 2,63 |
| Ensemble | 253 | 215 | 920 | 332 | 978 | 7,6 | 7,2 | 34,2 | 10,5 | 35,8 | 0,49 | 0,74 | 2,31 | 0,89 | 2,47 |
| <i>Normande</i> | 87 | 213 | 867 | 230 | 897 | 2,7 | 8,1 | 36,1 | 8,5 | 37,1 | 0,38 | 0,91 | 2,77 | 0,99 | 2,94 |
| <i>Montbéliarde</i> | 152 | 236 | 952 | 281 | 993 | 4,3 | 8,1 | 36,2 | 9,2 | 37,3 | 0,45 | 0,74 | 2,33 | 0,87 | 2,48 |
| <i>Pie Rouge de l'Est</i> | — | — | 880 | 272 | 921 | — | — | 34,0 | 9,7 | 35,4 | — | — | 2,58 | 0,90 | 2,74 |

(*) Racine carrée de la somme des composantes grand-paternelle et paternelle.

(**) Racine carrée de la somme des composantes grand-paternelle, paternelle et résiduelle.

TABEAU 4
Héritabilité (%).
Heritabilities.

| | Quantité de lait | | | Quantité moyenne de matières utiles | | | Moyenne des taux | | |
|---------------------------|-----------------------------|------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------|------------------------------|-------------------------------|-----------------------------|------------------------------|-------------------------------|
| | h ² _I | h ² _{II} | h ² _{III} | h ² _I | h ² _{II} | h ² _{III} | h ² _I | h ² _{II} | h ² _{III} |
| <i>Frisonne</i> | | | | | | | | | |
| Européen et croisés | | | | | | | | | |
| NRS | 19 ± 6 | 22 ± 2 | 23 ± 2 | 15 ± 5 | 20 ± 2 | 22 ± 2 | 23 ± 9 | 39 ± 3 | 44 ± 3 |
| Autres | 14 ± 6 | 24 ± 2 | 27 ± 2 | 9 ± 5 | 20 ± 1 | 23 ± 2 | 42 ± 10 | 43 ± 3 | 44 ± 3 |
| Total | 17 ± 4 | 23 ± 1 | 25 ± 2 | 12 ± 3 | 20 ± 1 | 22 ± 1 | 37 ± 7 | 42 ± 2 | 43 ± 2 |
| <i>Holstein</i> | | | | | | | | | |
| USA | 10 ± 10 | 26 ± 3 | 31 ± 5 | 6 ± 7 | 18 ± 2 | 21 ± 4 | 35 ± 20 | 54 ± 6 | 60 ± 8 |
| Autres | — | — | 32 ± 5 | 20 ± 13 | 22 ± 3 | 22 ± 4 | — | — | 63 ± 9 |
| Total | 8 ± 9 | 26 ± 2 | 32 ± 4 | 24 ± 9 | 23 ± 2 | 22 ± 3 | 12 ± 15 | 50 ± 4 | 61 ± 6 |
| Ensemble | 107 ± 10 | 46 ± 2 | 27 ± 1 | 72 ± 7 | 34 ± 2 | 22 ± 1 | 62 ± 8 | 51 ± 2 | 48 ± 2 |
| <i>Normande</i> | 15 ± 5 | 26 ± 2 | 30 ± 2 | 8 ± 4 | 21 ± 1 | 25 ± 2 | 26 ± 7 | 45 ± 3 | 51 ± 3 |
| <i>Montbéliarde</i> | 38 ± 11 | 32 ± 3 | 30 ± 4 | 21 ± 8 | 24 ± 3 | 25 ± 4 | 53 ± 16 | 49 ± 4 | 48 ± 6 |
| <i>Pie Rouge de l'Est</i> | — | 35 ± 8 | — | — | 30 ± 7 | — | — | 43 ± 9 | — |

Note : $h^2_I = 16 \frac{V_{EP}}{V_t}$; $h^2_{II} = 4 \frac{(V_{EP} + V_p)}{V_t}$; $h^2_{III} = \frac{16}{3} \times \frac{V_p}{V_t}$.

TABLEAU 5

Corrélation résiduelle (R_e) et phénotypique (R_p) ($\times 100$)Residual (R_e) and phenotypic (R_p) correlations ($\times 100$).

| | QL \times MMU | | MMU \times MTX | | QL \times MTX | |
|---------------------------------|-----------------|-------|------------------|------------|-----------------|--------------|
| | R_e | R_p | R_e | R_p | R_e | R_p |
| <i>Frisonne</i> | | | | | | |
| Européen et croisés | | | | | | |
| NRS | 94 | 94 | 16 | 16 | — 13 | — 14 |
| Autres | 94 | 94 | 17 | 16 | — 12 | — 15 |
| Total | 94 | 94 | 17 | 16 | — 13 | — 14 |
| <i>Holstein</i> | | | | | | |
| USA | 93 | 92 | 14 | 12 | — 19 | — 23 |
| Autres | 93 | (*) | 11 | (*) | — 21 | (*) |
| Total | 93 | 93 | 12 | 12 | — 20 | — 20 |
| Ensemble | 94 | 93 | 15 | 12 | — 15 | — 20 |
| <i>Normande</i> | 95 | 94 | 25 | 24 | — 1 | — 4 |
| <i>Montbéliarde</i> | 95 | 95 | 19 | 16 | — 7 | — 11 |
| <i>Pie Rouge de l'Est</i> | 96 | 96 | 17 \pm 2 | 15 \pm 2 | — 8 \pm 2 | — 10 \pm 2 |

Note : Les écarts-types des estimations lorsqu'ils ne sont pas indiqués sur le tableau sont inférieurs ou égaux à 1.

(*) La corrélation n'est pas donnée en raison d'une estimation négative de la variance.

Les corrélations résiduelles et phénotypiques (tabl. 5) sont peu différentes entre elles. Elles confirment des liaisons déjà bien connues entre les variables (MAIJALA & HANNA, 1974). Si les quantités de lait et de matières utiles sont très liées entre elles ($r = 0,93$), le taux moyen est en revanche relié négativement à la première et positivement à la seconde. Dans les deux cas, la liaison est faible. Quelques variations apparaissent entre races ou souches. L'opposition entre la quantité de lait et le taux moyen semble plus importante pour les races ou souches fortes productrices de lait ou de matières utiles (*Holstein*, *Frisonne*) que pour les races *Normande* et *Montbéliarde*. Ceci signifie que, lorsque la production laitière d'une vache augmente, le taux diminue d'autant plus que le niveau de production est élevé. L'association entre la quantité de matières utiles et le taux moyen suit la tendance inverse.

TABLEAU 6

Corrélation génétique entre caractères ($\times 100$).
Genetic correlations between characters ($\times 100$).

| | QL \times MMU | | | MMU \times MTX | | | QL \times MTX | | |
|---------------------------|-----------------|------------|------------|------------------|--------------|--------------|-----------------|---------------|--------------|
| | I | II | III | I | II | III | I | II | III |
| <i>Frisonne</i> | | | | | | | | | |
| Européen et croisés | | | | | | | | | |
| NRS | 93 \pm 4 | 88 \pm 1 | 87 \pm 1 | - 10 \pm 26 | 17 \pm 6 | 23 \pm 6 | - 46 \pm 20 | - 31 \pm 5 | - 27 \pm 6 |
| Autres | 81 \pm 10 | 88 \pm 1 | 89 \pm 1 | 0 \pm 26 | 6 \pm 5 | 7 \pm 6 | - 58 \pm 18 | - 42 \pm 4 | - 39 \pm 5 |
| Total | 86 \pm 4 | 88 \pm 1 | 88 \pm 1 | - 2 \pm 17 | 11 \pm 4 | 14 \pm 4 | - 53 \pm 12 | - 38 \pm 3 | - 34 \pm 4 |
| <i>Holstein</i> | | | | | | | | | |
| USA | 64 \pm 37 | 81 \pm 3 | 83 \pm 3 | 14 \pm 58 | - 6 \pm 10 | - 9 \pm 10 | - 68 \pm 33 | - 63 \pm 6 | - 63 \pm 7 |
| Autres | — | — | 83 \pm 4 | — | — | - 5 \pm 12 | — | — | - 60 \pm 8 |
| Total | 109 \pm 24 | 84 \pm 2 | 83 \pm 2 | 134 \pm 82 | 11 \pm 7 | - 7 \pm 8 | 184 \pm 220 | - 45 \pm 6 | - 61 \pm 5 |
| Ensemble | 97 \pm 1 | 92 \pm 1 | 86 \pm 1 | - 56 \pm 7 | - 18 \pm 4 | 7 \pm 4 | - 73 \pm 5 | - 54 \pm 3 | - 44 \pm 3 |
| <i>Normande</i> | | | | | | | | | |
| | 91 \pm 5 | 90 \pm 1 | 90 \pm 1 | - 30 \pm 26 | 5 \pm 5 | 10 \pm 5 | - 66 \pm 16 | - 39 \pm 4 | - 34 \pm 5 |
| <i>Montbéliarde</i> | | | | | | | | | |
| | 94 \pm 3 | 92 \pm 1 | 91 \pm 1 | - 38 \pm 24 | - 11 \pm 7 | - 2 \pm 9 | - 68 \pm 15 | - 49 \pm 6 | - 42 \pm 7 |
| <i>Pie Rouge de l'Est</i> | | | | | | | | | |
| | — | 95 \pm 2 | — | — | - 4 \pm 17 | — | — | - 34 \pm 15 | — |

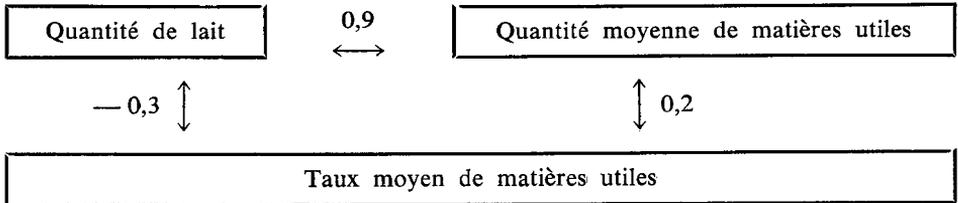
$$I : R_{gI} = C_{gp}(1, 2) / [V_{gp}(1) \cdot V_{gp}(2)]^{0.5}$$

$$II : R_{gII} = [C_{gp}(1, 2) + C_p(1, 2)] / \{ [V_{gp}(1) + V_p(1)] [V_{gp}(2) + V_p(2)] \}^{0.5}$$

$$III : R_{gIII} = C_p(1, 2) / [V_p(1) \cdot V_p(2)]^{0.5}$$

Les corrélations génétiques présentées dans le tableau 6 résultent de trois méthodes d'estimation différentes déjà décrites plus haut. Pour un même groupe génétique et un même couple de variables, elles peuvent varier largement selon la méthode d'estimation. Les valeurs des deux corrélations I et II, qui tiennent compte de la composante grand-paternelle, dépendent donc largement de l'échantillonnage des pères à taureaux, soumis en effet à une forte sélection. Les valeurs des corrélations calculées avec la composante paternelle seulement dépendent moins d'un biais de sélection qui pourrait résulter d'un choix des mères à taureaux. En effet la valeur génétique de la mère n'explique qu'un tiers de la variabilité de l'effet père intra grand-père. En second lieu, les valeurs génétiques des mères sont mal connues lors de leur choix : le carré de la corrélation entre la valeur génétique vraie et la valeur estimée n'est jamais pour une vache supérieure à 0,5. Et la pression de sélection sur les caractères qui nous intéressent ici n'est pas toujours très forte car d'autres caractères, tels que le type ou la conformation, interviennent.

Nos propres résultats (Rg III) montrent, vis-à-vis des corrélations génétiques de MAIJALA & HANNA (1974), quelques différences. Pour faciliter les comparaisons, nous avons calculé les corrélations entre quantités de lait, de matières utiles et taux moyen à partir des moyennes pondérées que ces auteurs donnaient pour les corrélations entre lait, quantités de matières grasses et azotées, et taux butyreux et azoté. En supposant, par ailleurs, que le rapport des écarts-types génétiques entre quantités de matières grasses et azotées est égal à 1,21 et qu'il en est de même pour les taux, voici les corrélations génétiques qui résultent des moyennes de MAIJALA & HANNA (1974) :



Par comparaison avec ces résultats moyens ainsi présentés, il apparaît à partir de notre propre analyse que la quantité de matières utiles est plus proche de la quantité de lait et plus indépendante du taux moyen. En effet la liaison entre la quantité et le taux de matières utiles est plus faible ou même négative tandis qu'entre quantités de lait et de matières utiles elle est légèrement plus élevée. L'opposition entre quantité de lait et taux moyen nous apparaît sur nos données, être légèrement plus forte.

Selon les groupes génétiques, on retrouve des variations dans l'opposition entre quantités de lait et taux moyen. L'opposition est plus forte dans la souche la plus performante, la *Holstein*. Mais les races *Pie Rouge de l'Est*, *Normande* et surtout *Montbéliarde* montrent une opposition génétique entre les deux caractères plus forte que pour la souche *NRS*. Ces variations de liaison apparaissent de la même manière avec la quantité de matière utiles : une sélection sur la quantité de matières utiles, telle qu'elle est de plus en plus adoptée en France, entraînerait pour le taux moyen un gain génétique positif pour la *Normande*, la *NRS*, nul pour la *Montbéliarde* et la *Pie Rouge de l'Est* et légèrement négatif pour

la *Holstein*. Ce dernier point contredit les résultats publiés sur la *Holstein Friesian* (BUTCHER *et al.*, 1967 ; GAUNT *et al.*, 1968 ; HARGROVE *et al.*, 1981) : les corrélations entre les quantités de matières grasses et azotées et les taux correspondants sont généralement légèrement positives. Cette contradiction peut provenir d'une mauvaise précision liée à la faiblesse des effectifs disponibles en souche *Holstein* ou au mode de choix des taureaux généralement importés d'Amérique du Nord. L'importance du signe de la corrélation entre quantité et taux de matières utiles pour la sélection justifie que des études ultérieures soient reprises sur ce point particulier.

Conclusion

Voici donc un ensemble d'estimations des paramètres génétiques qui, jusqu'à présent, faisaient défaut pour la population française et qui peuvent être utilisées pour décider de l'orientation des schémas de sélection. Les valeurs de l'héritabilité montrent que la variabilité génétique reste importante malgré la sélection et que donc, de grands progrès de productivité peuvent être obtenus. Il ressort aussi de notre étude que la sélection sur la quantité de matières utiles devrait au minimum maintenir la composition du lait à son niveau actuel. Un risque de détérioration légère du taux existe peut-être avec la souche *Holstein*. Mais parce qu'il est important de vérifier ces conclusions, ce travail d'estimation des paramètres génétiques devrait être poursuivi régulièrement.

Reçu pour publication le 31 mars 1982.

Remerciements

Nous remercions les Docteurs L. DEMPFLÉ et B.W. KENNEDY pour leurs utiles suggestions et remarques concernant ce manuscrit.

Summary

Studies on milk production in cattle.

IV. Genetic parameters on first lactation

Genetic parameters of three characters related to milk production (milk yield, fat + protein yield — more precisely $\frac{\text{fat} + 1.21 \text{ protein}}{2}$ — fat + protein content) were estimated

by using only heifers in 1st lactation and sired by A.I. bulls during their progeny testing. The parameters were estimated separately for *French Friesian*, *Montbéliarde*, *Normande* and *Pie Rouge de l'Est* breeds. In addition a subdivision according to bull origin (*NRS*, *Holstein*...) was made for the *Friesian* breed. Estimations of grand-sire, sire and residual variance and covariance components were obtained by applying HENDERSON'S method I (1953) on data preliminary corrected for all effects apart that of the sire. This correction was done from the estimations of environmental effects found in the

analysis of records in connection with computing the estimated breeding values of A.I. bulls. Heritabilities estimated with the sire variance component ranged around 0.30 for milk yield, 0.23 for fat + protein yield and 0.50 for fat + protein content. Differences appeared between genetic groups for heritability of fat + protein content. Genetic correlations, obtained from sire variance and covariance components confirmed genetic opposition between milk yield and fat + protein content (from -0.27 to -0.61). According to genetic groups, yield and content of fat + protein were positively correlated (0.23) in NRS, (0.10) in *Normande*, negatively correlated (-0.07) in *Holstein* or they were independent in *Montbéliarde* and *Pie rouge de l'Est*.

Références bibliographiques

- BUTCHER D.F., SARGENT F.D., LEGATES J.E., 1967. Estimates of genetic parameters for milk constituents and yields. *J. Dairy Sci.*, **50**, 185-193.
- GAUNT S.N., WILCOX C.J., FARTHING B.R., THOMPSON N.R., 1968. Genetic interrelationship of *Holstein* milk composition and yield. *J. Dairy Sci.*, **51**, 1396-1402.
- GAUNT S.N., 1973. Genetic and environmental changes possible in milk composition. *J. Dairy Sci.*, **56**, 270-278.
- GROSSMAN M., NORTON H.W., 1974. Simplification of the sampling variance of the correlation coefficients. *Theor. appl. Genet.*, **44**, 332-333.
- HARGROVE G.L., MBAH D.A., ROSENBERGER J.L., 1981. Genetic and environmental influences on milk and milk component production. *J. Dairy Sci.*, **64**, 1593-1597.
- HENDERSON C.R., 1953. Estimation of variance and covariance components. *Biometrics*, **9**, 226-252.
- KENDALL M.G., STUART A., 1958. *The advanced theory of statistics*, Charles Griffin and Company Ltd. London, vol. 1, 231.
- MAJALA K., HANNA M., 1974. Reliable phenotypic and genetic parameters in dairy cattle. *Ist World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Madrid, 7-11 octobre 1974, vol. I, 541-563.
- MOCQUOT J.C., 1978. Etudes sur la production laitière des bovins. II - Intérêt des lactations partielles pour la sélection, c) prévision de la production totale corrigée pour sa durée. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **10** (3), 359-376.
- POUTOUS M., MOCQUOT J.C., 1975. Etudes sur la production laitière des bovins. III - Relation entre critères de production, durée de lactation et intervalle entre le premier et le deuxième vêlage. *Ann. Génét. Sél. anim.*, **7**, 181-189.
- POUTOUS M., BRIEND M., CALOMITI S., DOAN D., FELGINES C., STEIER G., 1981. Méthode de calcul des index laitiers. *Bull. tech. Inf.*, **361**, 433-446.