

Gestion dynamique de la variabilité génétique lors de la sélection des bovins laitiers

J.J. COLLEAU (1), S. MOUREAUX (2), M.BRIEND (1), J. BECHU (3)

(1) INRA, DGA, SGQA, 78352 Jouy en Josas cedex

(2) Institut de l'Élevage, INRA-SGQA, 78352 Jouy en Josas cedex

(3) GNA, Z.A. Le Gué Thibout, BP43, 61700 Domfront

RESUME – On décrit l'approche adoptée pour gérer la variabilité génétique au moment de la procréation des jeunes taureaux, (phase *amont*), de l'utilisation des taureaux de service (phase *aval*) et du choix des taureaux à la sortie du testage (phase *agrément*). L'objectif est de minimiser la parenté moyenne deux à deux dans la population existante augmentée des produits nés des accouplements programmés, tout en fixant le niveau génétique moyen de ceux-ci à une valeur souhaitée. Des tests *a posteriori* et en vraie grandeur sont effectués sur l'ensemble de la population Normande actuelle. Par rapport aux accouplements réels déjà effectués, l'algorithme d'optimisation permet de réduire les parentés moyennes de l'ordre de 20 à 30%. (phases *amont* et *aval*), en gardant le niveau génétique moyen observé. L'agrément optimisé rejette une fraction importante des taureaux déjà agréés et, par contre, admet des taureaux qui n'ont pas reçu l'agrément. Les perspectives sont indiquées.

Managing genetic variability in dairy cattle selection

J.J. COLLEAU (1), S. MOUREAUX (2), M.BRIEND (1), J. BECHU (3)

(1) INRA, DGA, SGQA, 78352 Jouy en Josas cedex

SUMMARY – This paper describes the methodological approach followed for managing genetic variability in selected dairy cattle populations, when procreating young bulls (upward step), using service bulls (downward step) and selecting recently progeny-tested bulls (approval step). The objective is to minimize the average pairwise kinship coefficient in the existing population augmented by the future individuals to be born from the planned matings, while setting their average genetic level to a pre-defined value. Posterior and full size tests are carried out on the whole current Norman population. In comparison with the most recent real matings, the optimization method is able to reduce the average kinship coefficients by about 20 to 30% (upward and downward steps), while maintaining the average genetic level to its observed value. Optimized approval rejects an important part of the bulls already approved and accepts some new bulls, previously dismissed. Perspectives are given.

INTRODUCTION

La sélection peut être très efficace à court terme, notamment quand le testage sur descendance permet d'obtenir des index de sélection relativement précis : c'est la situation des bovins laitiers. Cependant, en favorisant la diffusion de certaines familles au détriment des autres, elle érode à long terme la variabilité génétique : ceci se traduit par une augmentation constante de la parenté entre animaux et de la consanguinité (Verrier *et al.*, 1993). Cela a pour effet de rendre la sélection moins efficace à long terme (non seulement pour les caractères déjà sélectionnés mais aussi pour tout caractère éventuellement introduit) et de fragiliser la population (accroissement de la "dépression" de consanguinité et du taux d'expression d'éventuelles tares héréditaires). Un bilan récent de la situation des races laitières françaises à cet égard (Moureaux *et al.*, 2000, 2001) montre que la situation commence à devenir préoccupante : entre 1990 et 2000, le taux de consanguinité moyen a pratiquement doublé.

Depuis le début des années 1980, de nombreux travaux de génétique quantitative ont été effectués en vue de trouver des solutions satisfaisantes au problème posé. Une première série de travaux (par exemple, Brisbane et Gibson, 1995) considère toujours le reproducteur comme entité élémentaire mais introduit dans les procédures de sélection ou dans les index de sélection eux-mêmes, des fonctions de pénalité pour son coefficient de consanguinité et (ou) son coefficient de parenté moyen avec la population. Tout se passe comme si l'on introduisait un nouveau caractère dans la sélection. Les travaux les plus récents (par exemple Meuwissen et Sonnesson, 1998, Sonnesson et Meuwissen, 2002) montrent, résultats de simulation à l'appui, que l'entité élémentaire à considérer ne devrait plus être le reproducteur mais l'individu de la future génération à naître. Seuls certains individus méritent de naître et les accouplements doivent être programmés en conséquence. Est alors reproducteur de fait le parent potentiel impliqué dans une série d'accouplements qui sont intéressants pour l'avenir de la population. Cette approche très exigeante (il faut non seulement programmer ces accouplements en fonction de critères complexes mais aussi s'y tenir dans la pratique quotidienne) se révèle efficace : l'essentiel des travaux récents montre qu'il est alors possible de freiner notablement la progression de la parenté-consanguinité sans trop éroder les rythmes de progrès génétiques annuels, ce que ne permettent pas les premières approches.

On présente ici les principes d'une variante de cette approche, proposée pour la gestion dynamique de la variabilité génétique au sein des populations bovines laitières sélectionnées. Son efficacité potentielle est testée au travers d'une comparaison en vraie grandeur avec les décisions de sélection réelles récemment effectuées au sein de la race Normande. Cette population se prête en effet très bien à un tel test car le schéma de sélection, coordonné par Génétique Normande Avenir (GNA), peut être considéré comme totalement intégré.

1. PRINCIPES DE GESTION

1.1. POINTS D'APPLICATION DE LA GESTION

Les efforts de gestion s'exercent simultanément dans trois étapes clés du schéma de sélection.

Amont : il s'agit de la procréation de jeunes taureaux à partir

de pères à taureaux et de mères à taureaux. Ceux-ci suivent ensuite les étapes habituelles de la sélection jusqu'à la mise en testage sur descendance.

Agrément : il s'agit du choix des jeunes taureaux nouvellement testés en vue de la mise en service.

Aval : il s'agit de l'utilisation des taureaux de service (donc agréés à la suite du testage sur descendance).

L'optimisation de ces phases présente des caractéristiques communes. Dans tous les cas, on cherche à minimiser la parenté moyenne dans la population résultant de la fusion des individus déjà existants et des individus qui naîtront des accouplements programmés. En effet, les travaux théoriques (Crow et Kimura, 1970) montrent que c'est de cette manière que l'on maximise le nombre de gènes fondateurs encore présents dans la population et minimise donc l'érosion de la variabilité génétique initiale. La contrainte est que le niveau génétique moyen de ces futurs individus doit être égal à un certain niveau désiré. Cette approche a paru plus compréhensible aux sélectionneurs que l'approche symétrique qui, elle, consiste à maximiser le progrès génétique tout en se fixant le niveau de progression annuelle du taux de consanguinité.

1.2. AMONT

On se définit ici une liste très large de reproducteurs potentiels (pères et mères à taureaux). On examine ensuite les performances de tous les accouplements possibles à la fois en terme de parenté moyenne 2 à 2 (dans la population des futurs individus et des taureaux en cours de testage) et en terme d'index moyen sur ascendance pour l'index synthétique portant sur les caractères économiquement importants (ISU). La prise en considération des taureaux en cours de testage permet notamment de réguler dans le temps l'utilisation des pères à taureaux. Le calcul des parentés moyennes 2 à 2 pour une combinaison envisagée d'accouplements s'effectue par une méthode rapide indirecte exploitant la structure particulière de l'inverse des matrices de parenté (Colleau, 2001). Elle permet de traiter efficacement des tableaux de coefficients de parenté ayant parfois des milliards de termes. En effet, leur nombre est égal au carré du produit du nombre de candidats pères à taureaux par le nombre de candidates mères à taureaux.

Au cours de l'optimisation, il est préférable de tenir compte des réalités économiques. Sinon, comme l'ont bien montré divers tests préalables, on peut être conduit à recommander pour certaines vaches des taux de reproduction nécessitant un recours massif à la transplantation embryonnaire (TE), technique coûteuse. On pose donc une contrainte supplémentaire : le coût total désiré de la campagne de reproduction des mères à taureaux. Pour traiter rationnellement le problème, l'algorithme exige que certains renseignements soient fournis à l'avance par le sélectionneur. Celui-ci définit les différents niveaux de reproduction possibles, par exemple une seule insémination (IA) ou une TE suivie d'une IA ou deux TE suivies d'une IA. Il précise le nombre moyen et le coût attendus des veaux mâles obtenus pour chacune de ces éventualités. On minimise ainsi les parentés attendues sous la double contrainte du niveau génétique moyen et du coût de la campagne de reproduction. La recherche des accouplements optimaux s'effectue de manière itérative avec des algorithmes mathématiques spécialisés dont le détail est donné par Colleau *et al.* (2003).

On détermine d'abord le nombre et l'identité des femelles affectées à chaque niveau de reproduction. Dans cette phase initiale, les accouplements sont représentés par leur fréquence dans la future population : la somme des fréquences des accouplements impliquant la même vache est alors proportionnelle à son niveau de reproduction. L'optimisation analytique dans ce cadre est en effet relativement simple. Cependant, la solution obtenue n'est pas encore réaliste. Par exemple, une vache qui doit être collectée une fois puis inséminée peut se voir attribuer simultanément 5 taureaux avec des fréquences différentes alors qu'au maximum 2 taureaux peuvent être impliqués (un à chaque opération élémentaire). La phase finale de l'optimisation consiste alors à réaliser itérativement la double opération suivante : abandon très progressif (par exemple 5% des accouplements encore en jeu) des accouplements les moins recommandés, puis nouvelle optimisation concernant les accouplements restants. A la fin des calculs, on peut ainsi déterminer le taureau optimal pour chaque vache à chacune des opérations élémentaires (TE ou IA).

1.3. AVAL

Au contraire de la phase *amont* où le sélectionneur peut se définir des objectifs clairs, la phase *aval* est totalement sous la dépendance des éleveurs qui ont toute liberté de pratiquer les accouplements qu'ils jugent opportuns. Il est néanmoins utile de connaître les accouplements optimaux en vue de l'entretien de la variabilité génétique.

Vu le très grand nombre de femelles concernées et donc d'accouplements possibles (des milliers de milliards...), l'optimisation de la phase *aval* est effectuée en considérant non plus les individus mais les groupes d'individus issus du même père et du même grand-père maternel (GPM), en ignorant les parentés par les grand-mères maternelles. On cherche alors à déterminer, pour chaque groupe, les taux d'utilisation optimaux des taureaux disponibles en service. La connaissance de ces taux peut aider au conseil en accouplement.

Le critère d'optimisation est la parenté moyenne 2 à 2 sur la population mélangeant les produits femelles attendus et les femelles existantes, y compris les trop jeunes pour être inséminées. On se fixe aussi le niveau génétique moyen désiré pour les inséminations réalisées (moyenne pondérée des index des taureaux de service).

1.4. AGREMENT

La méthodologie définie pour l'*aval* permet d'obtenir des indications objectives pour désigner les taureaux méritant l'agrément. Il suffit en effet d'imaginer une campagne de reproduction fictive à l'automne qui suit la tenue de la commission d'agrément, en général en juillet. Les taureaux nouvellement indexés sont alors mis en compétition avec les taureaux de service de l'année précédente et sont jugés suivant la procédure d'optimisation *aval*. La contrainte est que le niveau moyen des IA réalisées est égal à une certaine valeur désirée, par exemple la même que l'année précédente augmentée du progrès génétique annuel observé dans la population. On obtient alors les taux d'utilisation optimisés des nouveaux taureaux. Il est en définitive logique de refuser l'agrément aux taureaux dont le taux d'utilisation recommandé est nul ou très faible.

2. TESTS EN RACE NORMANDE

2.1. OBJECTIF

Les tests sont en vraie grandeur, parce que portant sur l'ensemble de la race Normande. Pour chacune des trois phases précédemment décrites, l'objectif est de reconstruire *a posteriori* les accouplements effectués le plus récemment dans la race. On se fixe comme contraintes les niveaux génétiques moyens et les coûts effectivement constatés. On cherche donc à répondre à la question suivante : *aurait-il été possible de réduire significativement les parentés sans aucune perte de progrès génétique ?*

2.2. AMONT

On considère les 401 veaux mâles entrés en station de contrôle individuel, nés de mars 2001 à février 2002 et les 626 taureaux déjà en testage, répartis sur 4 séries annuelles. Ces veaux sont issus de 338 mères différentes et de 21 pères différents. Leur niveau moyen d'index ISU sur ascendance est de 136,8 (indexation 2001/2). 34% d'entre eux sont issus de TE et le coût de la campagne de reproduction (qui comprend les coûts des différents types de contrats avec les naisseurs) s'établit à 560 k. Pour l'optimisation, on élargit le nombre de mères possibles à 2112 et le nombre de pères possibles à 22, le choix se faisant sur le seul ISU.

Les modalités possibles de reproduction sont une seule IA, une TE suivie d'une IA ou 2 TE suivies d'une IA avec un nombre espéré de veaux mâles égal respectivement à 0,5 1,75 3 pour un coût de 0,50 2,75 5,00 k. Compte tenu de la contrainte économique, l'algorithme permet de désigner 273, 94, 33 vaches à engager dans ces régimes de reproduction (400 vaches différentes au total). Puis l'algorithme désigne les taureaux : parmi les candidats, seuls 11 sur 22 sont effectivement utilisés, dont 3 avec un taux d'utilisation de l'ordre de 2%. 76% des vaches à 1,75 veaux et 100% des vaches à 3 veaux sont accouplées à un seul taureau (mais ce phénomène extrême pour la dernière catégorie n'est pas retrouvé pour l'optimisation réalisée en vue des accouplements de l'automne 2003).

Les résultats du tableau 1 montrent clairement qu'il aurait été possible de réduire substantiellement (de 18%) les coefficients de parenté moyens. Il apparaît notamment que la méthode d'optimisation est très efficace (réduction de 28%) pour diminuer les parentés avec les séries de taureaux encore en testage et donc mieux protéger la variabilité génétique au sein de la population de mâles non encore en service.

Tableau 1 Phase amont : coefficients de parenté moyens (T=taureaux de testage, V=veaux)

	Parentés (%)		Réduction de parenté 100(1-2)/1
	(1) sans optimisation	(2) avec optimisation	
T T	6,07%	Idem	0%
T V	5,76%	4,13%	28%
V V	7,03%	5,10%	27%
V+T V+T	6,07%	5,00%	18%

2.3. AVAL

On considère les inséminations réalisées entre le 1^{er} octobre 2000 et le 30 septembre 2001. Elles concernent 201 692 vaches inséminées par 42 taureaux agréés, et de père et GPM connus soit 40 676 groupes pères-GPM. Pour l'optimisation on considère les 2075 groupes d'effectif

supérieur à 10 : sinon, on en revient partiellement à l'optimisation individuelle, qui n'est pas ici l'objectif. Pour chacun de ces groupes, on connaît les taureaux effectivement utilisés. Au total 40 taureaux différents ont été utilisés sur ces groupes et le niveau moyen ISU des IA est égal à 128,2 (indexation 2002/3) Pour constituer la population femelle présente, on considère aussi les 194 300 jeunes femelles non inséminées, qui se répartissent en 9 261 groupes d'au moins 3 individus.

Les résultats de l'optimisation figurent au tableau 2. Comme pour l'*amont*, elle conduit à une nette réduction des coefficients de parenté, quand on considère les génisses (G) issues des accouplements, entre elles ou en relation avec les "anciennes" (A). La faible réduction moyenne sur l'ensemble de la population est liée à la prépondérance numérique des femelles existantes, où bien sûr les parentés sont déjà données et échappent à l'optimisation.

Tableau 2 Phase aval : coefficients de parenté moyens (G=génisses, A=anciennes)

	Parentés (%)		Réduction de parenté 100(1-2)/1
	(1) sans optimisation	(2) avec optimisation	
A A	6,20%	Idem	0%
A G	3,82%	3,30%	14%
G G	5,20%	4,08%	21%
G+A G+A	5,60%	5,46%	3%

Les fréquences d'utilisation des taureaux dans les deux situations n'ont pratiquement aucun rapport ($r=0,11$). Les taux d'utilisation optima des taureaux sont légèrement plus en relation avec l'ISU du taureau ($r=0,37$) que ne le sont les taux d'utilisation réels ($r=0,28$). A titre d'exemples concrets, le taureau le plus utilisé (JOACHIM, ISU 133) est totalement éliminé dans l'optimisation. Le taureau LIVAROT (134), pratiquement inutilisé, est recommandé à 6% des IA. En revanche, IDRIS (138) est recommandé à 9% des IA comme dans l'utilisation réelle.

2.4. AGREMENT

On peut considérer d'abord à titre de référence (optimisation 1), l'ensemble des 19 taureaux effectivement agréés (essentiellement en juillet 2002) parmi les 152 taureaux nés en 1996. Leur index ISU (2002/3) varie de 121 à 152. Si ces taureaux sont mis en compétition avec les taureaux de service de l'année précédente avec une contrainte ISU augmentée (132,2), leur taux global d'utilisation est de 29%. Cependant 8 taureaux sur les 19, dont l'index ISU varie de 122 à 141, sont totalement éliminés. Si l'on fait le même test en partant des 19 meilleurs sur ISU (optimisation 2), on retrouve pratiquement les mêmes rescapés avec les mêmes taux recommandés d'utilisation.

Une vraie optimisation doit théoriquement partir des 152 candidats. Pour économiser les calculs, on la limite en fait aux 52 meilleurs taureaux ISU, estimant que la probabilité de manquer un candidat intéressant est faible, vu le niveau de la contrainte sur ISU (optimisation 3). Dans ces conditions, 12 jeunes taureaux sont sélectionnés, avec un

taux d'utilisation global de 33% (soit nettement plus que lors de l'optimisation 1). On retrouve essentiellement les sélectionnés de l'optimisation 1 auxquels s'ajoutent deux *outsiders* : LIVRAMENTO (119) recommandé à 3% et LAVELANET (120) recommandé à 1%. Ces taureaux figurent donc sur la liste grâce à leur originalité génétique et malgré leur ISU.

PERSPECTIVES

La méthode de gestion dynamique précédemment décrite permet de réduire très sensiblement les coefficients de parenté des populations sélectionnées, sans réduire les niveaux génétiques à court terme. Il conviendra ultérieurement d'analyser l'origine de cette supériorité par rapport aux pratiques réelles. D'une part, les sélectionneurs ont tendance à ne pas utiliser toutes les potentialités de l'index synthétique car ils placent des seuils éliminatoires pour chaque caractère. D'autre part, leurs décisions peuvent difficilement bien intégrer les parentés lointaines, alors que leur impact total est considérable. Des investigations numériques en vraie grandeur préciseront la part de ces deux phénomènes et seront donc informatives pour la pratique. Par ailleurs, l'approche proposée, bien qu'efficace, est plus contraignante qu'une conduite libre des accouplements entre reproducteurs choisis après une sélection sur un ISU pénalisé par la parenté moyenne du reproducteur par rapport à la population. Des tests numériques permettront d'évaluer les performances de cette stratégie face à celle développée dans cette communication.

Toutes ces questions seront abordées bien sûr en race Normande mais aussi en races Montbéliarde et Holstein, car leur situation génétique est assez voisine.

Quoiqu'il en soit, les populations bovines laitières entrent ou vont bientôt rentrer dans la zone dangereuse des coefficients supérieurs à 5% pour la consanguinité, à 7% pour la parenté. Ce fait va peser de plus en plus et même avec l'approche présentée ici, on sera contraint *in fine* de diminuer les rythmes désirés de progrès génétique pour limiter l'accroissement des graves risques mentionnés dans l'introduction.

L'approche décrite ici peut être adaptée aux caractéristiques d'autres espèces où la gestion raisonnable (ou "durable") de la variabilité génétique devient aussi une priorité.

Boichard D., Maignel L., Verrier E., 1996. INRA Prod. Anim., 9, 323-335
Brisbane J.R., Gibson J.P., 1995. Theor. Appl. Genet. 421-431.
Colleau J.J., 2001. Genet. Sel. Evol., 34, 409-421
Colleau J.J., Moureaux S., Briend M., Béchu J., 2003. Genet. Sel. Evol. (soumis)
Crow J.F., Kimura M., 1970. An introduction to population genetics, Harper and Row, New York
Meuwissen T.H.E., Sonnesson A.K., 1998. J. Anim. Sci., 76, 2575-2583
Moureaux S., Boichard D., Verrier E., 2000. Renc. Rech. Rum., 7, 149-152
Moureaux S., Boichard D., Verrier E., 2001. Elev. Insem., 301, 10-21
Sonnesson A.K., Meuwissen T.H.E., 2002. Genet. Sel. Evol., 34, 23-39.