

Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux

Le présent document n'engage que son auteur.

Communauté française de Belgique

**FACULTÉ UNIVERSITAIRE DES SCIENCES AGRONOMIQUES DE
GEMBLoux**

**Etude de la variabilité et des liens génétiques entre les deux
populations Holsteins luxembourgeoise et tunisienne**

Travail de fin d'études

Année académique 2005-2006

Présenté par : Hammami Hedi
Promoteur: Gengler Nicolas
En vue de l'obtention du DEA
en Sciences Agronomiques et Ingénierie
Biologique

REMERCIEMENTS

Ce travail de fin d'études, présenté en vue de l'obtention du diplôme d'études approfondies en sciences agronomiques et ingénierie biologique, représente l'aboutissement d'une année de recherche au sein de la Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux. Puissent toutes les personnes qui m'ont permis, de quelque manière que se soit, de mener à bien ce travail, trouver ici l'expression de ma très sincère reconnaissance. Je pense particulièrement à:

Monsieur N. GENGLER, mon promoteur, pour m'avoir bien orienté et soutenu au cours de cette année de recherche au sein de son groupe. Sa grande motivation pour la recherche en génétique animale, son esprit d'analyse m'ont permis de bien mener à bien ce travail. Je ne me permets pas de passer sans le remercier pour sa gentillesse, sa sensibilité à la vie sociale de ces étudiants et essentiellement pour ces conseils avisés quant à l'élaboration de l'analyse génétique et de la rédaction du présent travail.

Monsieur R. PAUL en sa qualité de président de jury.

Monsieur R. PALM a été d'abord mon professeur de statistiques avant d'accepter de faire partie de mon Jury

Messieurs A. BULDGEN et P. MAYERS pour leur participation dans le jury ainsi que pour leurs encouragements au sein de l'unité de Zootechnie.

Monsieur J. STOLL pour son aide précieuse dans le cadre du partenariat avec le Herd Book luxembourgeois et sa participation au jury.

Le Ministère de la Culture, de l'Enseignement supérieure et de la Recherche Luxembourgeoise pour son soutien financier.

Je remercie vivement les responsables de CONVIS Luxembourg et de l'Office de l'Elevage et des Patûrages en Tunisie de m'avoir prodigué les données nécessaires à la réalisation de cette étude.

Je remercie Messieurs D. BOICHARD et I. MIZTAL de m'avoir permis d'exploiter leurs programmes informatiques.

Au cours de cette année de recherche, j'ai vécu au sein de l'unité de Zootechnie où je tiens tout particulièrement à remercier l'équipe du Groupe de Génétique et Amélioration Animales, CORALINE, HELENE, SYLVIE, MACIEJ et ALAIN pour leur sympathie et soutien. J'ai également apprécié la compagnie des étudiants de 3^{ème} Bio-ingénieur au sein du groupe, ANNE, CATHERINE, ELISABETH, GERY et ODILE.

Je ne peux pas oublier d'apprécier la compagnie de tous les membres de l'unité de Zootechnie, tant aux pauses qu'aux barbecues et particulièrement GENEVIEVE, YVES, RAJA, JEROME, SABRINA et CHRISTELLE.

Je remercie vivement Ma femme pour son soutien et ses sacrifices qui m'ont apporté le courage et la motivation nécessaire pour continuer mes recherches.

Enfin, je remercie tous mes parents et mes amis qui m'ont soutenu au cours de cette période de mes travaux.

RÉSUMÉ

RÉSUMÉ

L'analyse d'un pedigree combiné a permis d'étudier la variabilité et les liens génétiques entre les 2 populations luxembourgeoise et tunisienne. L'extraction et l'ajout de plusieurs ancêtres a permis une amélioration des profondeurs des 2 pedigrees. Cependant, la connaissance des pedigrees reste partielle pour les 2 populations malgré cette consolidation. L'intervalle de génération de la voie mère-fille reste similaire pour les 2 populations. Par contre, l'intervalle de génération père-fille était différent entre les 2 populations. En effet, il était plus élevé et de l'ordre de 9 ans pour le cas de la population Holstein tunisienne, mais il n'a pas dépassé les 7 ans chez la population luxembourgeoise. Les coefficients de consanguinité ont été estimés selon une approche modifiée de la méthode de Meuwissen et Luo (1992). Les niveaux de consanguinité enregistrés sont similaires à la majorité des valeurs et trends obtenus dans la plupart des études menées sur la Holstein dans le monde. Ces niveaux et pour le cas des 2 populations restent faibles jusqu'à la fin des années 1980, mais augmentent considérablement après les années 1990 d'une manière plus accentuée chez la population femelle tunisienne. Les 2 populations sont caractérisées par des nombres réduits de fondateurs efficaces et d'ancêtres efficaces. 8 parmi les 10 ancêtres ayant la contribution marginale la plus élevée à chacune des 2 populations femelles de référence restent identiques mais avec des contributions appropriées à chacune d'elles. Ces ancêtres ont contribué à plus de 32% au patrimoine génétique des 2 populations femelles de référence. La parenté moyenne entre les 2 populations femelles ainsi que celle estimée entre les taureaux utilisés par ces 2 populations entre 1990 et 2000 montre que ces dernières sont bien connectées. Ceci permettra une investigation des interactions génotype x environnement basée sur la similarité et la parenté génétique entre ces 2 populations.

ABSTRACT

Genetic diversity was studied by pedigree analysis for the Tunisian and Luxembourg Holstein populations. Pedigree completeness was partial for both populations even though an improvement of pedigree deepness was done for this study adding ancestors. Generation intervals for the dam-daughter path were slightly higher for the Tunisian than that for the Luxembourg population. The sire-daughter generation intervals differed between the two populations. They were less than 7 years in Luxembourg and over 9 years in Tunisia. In order to partially account for pedigree completeness levels, a modified algorithm of Meuwissen and Luo (1992) was used to compute inbreeding coefficients. Inbreeding trends were similar to those found in most studies on Holstein populations in the world. The inbreeding levels for both populations were low until the end of the 1980's but increased considerably after 1990, especially for the Tunisian female population. The effective numbers of ancestors, derived from probabilities of gene origins for the two female populations born between 1990 and 2000 in Tunisia and Luxembourg, were similar. The ten ancestors with the highest contribution to genetic diversity in the two female populations contributed more than 32% of the genes. Average relationships between the two populations showed that they were highly related. It should be possible to investigate genotype by environment interactions based on genetic similarities and relatedness between these two populations.

TABLES DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES

CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHAPITRE II : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE.....	3
1. Introduction	3
2. Définitions préalables	3
2.1. Notion de population	3
2.2. Notion de Pedigree	4
2.4. Définition de la consanguinité	5
2.5. Définition de la parenté entre animaux	6
3. Les Paramètres de la variabilité génétique d'une population	7
3.1. Introduction	7
3.2. La parenté entre individus et la consanguinité.....	7
3.3. Le nombre efficace de fondateurs	13
3.4. Le nombre efficace d'ancêtres.....	14
3.5. Le nombre de génomes fondateurs	15
3.6. Conclusion sur les paramètres de mesure de la variabilité génétique ...	16
4. Applications des paramètres d'estimation de la diversité génétique.....	17
4.1. Introduction	17
4.2. Qualité de l'information pedigree de différentes races bovines.....	17
4.3. Evaluation de l'effet de la qualité de l'information pedigree sur l'estimation des paramètres de la diversité génétique.....	19
4.4. Niveaux de consanguinité de quelques races bovines laitières	21
4.5. Conclusion sur les niveaux de consanguinité mentionnés dans la littérature	23
4.6. Paramètres basés sur la probabilité d'origine des gènes.....	24
4.7. Conclusion sur les paramètres issus de la probabilité d'origine de gènes	27
4.8. Analyse de la parenté chez différents populations.....	27
5. Conclusions	29
CHAPITRE III : MATÉRIELS ET MÉTHODES.....	32
1. Introduction	32
2. Données	32
3. Estimation des paramètres de mesure de la variabilité génétique	37
3.1. Constitution de populations de référence	37
3.2. Renumerotation du fichier pedigree	37
3.3. Les données démographiques	38
3.4. Calcul des coefficients de consanguinité	38
3.5. Estimation de la parenté entre individus	39
3.6. Les probabilités d'origine des gènes	40
CHAPITRE IV : RESULTATS ET DISCUSSIONS	42
1. Introduction	42
2. Paramètres démographiques.....	42
3. La consanguinité et son évolution	47
4. Les contributions des fondateurs.....	51
5. Les liens de parenté entre les populations	54

<i>CHAPITRE V: CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES.....</i>	<i>62</i>
<i>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....</i>	<i>65</i>

LISTE DES FIGURES

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1 : REPRÉSENTATION GRAPHIQUE DE PEDIGREE D'UN ANIMAL	4
FIGURE 2 : POURCENTAGE D'ANCETRES CONNUS PAR GENERATION POUR LES 8 PRINCIPALES RACES LAITIÈRES FRANÇAISES NÉES ENTRE 1993 ET 1996 (BOICHARD, 1996).....	18
FIGURE 3 : NOMBRE D'INDIVIDUS ENREGISTRÉS DANS LES HERDS BOOKS LUXEMBOURGEOIS ET TUNISIEN PAR PERIODE DE 10 ANS.....	42
FIGURE 4 : POURCENTAGE DES ANCETRES CONNUS PAR GENERATION CHEZ LES DEUX POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE ET TUNISIENNE.....	43
FIGURE 5 : NOMBRE D'EQUIVALENTES GENERATIONS CONNUES PAR ANNEE DE NAISSANCE DES 2 POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE ET TUNISIENNE.	44
FIGURE 6 : NOMBRE D'ANCETRES CONNUS PAR ANNEE DE NAISSANCE DES FEMELLES DES 2 POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE ET TUNISIENNE.....	45
FIGURE 7 : EVOLUTION DE LA CONSANGUINITE PAR ANNEE DE NAISSANCE DES FEMELLES DES 2 POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE ET TUNISIENNE.....	47
FIGURE 8 : EVOLUTION DE LA CONSANGUINITE DES TAUREAUX UTILISES PAR LA POPULATION DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE.	49
FIGURE 9 : EVOLUTION DE LA CONSANGUINITE DES TAUREAUX UTILISES PAR LA POPULATION DE REFERENCE TUNISIENNE.....	49
FIGURE 10 : CONTRIBUTIONS MARGINALES CUMULEES DES ANCETRES AU PATRIMOINE GENETIQUE DES 2 POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE ET TUNISIENNE.....	53
FIGURE 11 : PARENTE INTER ET INTRA PAYS DES 2 POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE (LUX) ET TUNISIENNE (TUN).....	55
FIGURE 12 : POURCENTAGE DES ANCETRES AYANT CONTRIBUE AVEC PLUS DE 50% AU PATRIMOINE GENETIQUE DES POPULATIONS DE REFERENCES NÉES ENTRE 1990 ET 2000 AU LUXEMBOURG ET EN TUNISIE.....	56
FIGURE 13 : PARENTE MOYENNE ENTRE 4 SOUS POPULATIONS FEMELLES DE REFERENCE ET LES FEMELLES NÉES ENTRE 1970 ET 1998 EN TUNISIE.	57
FIGURE 14 : PARENTE MOYENNE ENTRE 4 SOUS POPULATIONS FEMELLES DE REFERENCE ET LES FEMELLES NÉES ENTRE 1970 ET 1998 AU LUXEMBOURG.	57
FIGURE 15 : POURCENTAGE DES TAUREAUX UTILISES PAR LES 2 POPULATIONS DE REFERENCE (LUXEMBOURG ET TUNISIE) AYANT DES COEFFICIENTS DE PARENTE MOYENNE ENTRE EUX A) INFÉRIEURE A 2% (0-1%); B) ENTRE 2 ET 6% (2-6%) ET C) SUPÉRIEURE A 6% (>6%).....	60
FIGURE 16 : PARENTE MOYENNE ENTRE LES TAUREAUX DES PAYS MEMBRES D'INTERBULLNES EN 1995 ET LES FEMELLES NÉES EN TUNISIE EN 1999.....	60
FIGURE 17 : PARENTE MOYENNE ENTRE LES TAUREAUX DES PAYS MEMBRES D'INTERBULLNES EN 1995 ET LES FEMELLES NÉES AU LUXEMBOURG EN 1999.....	61

LISTE DES TABLEAUX

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAU 1 : REPRESENTATION ECRITE DU PEDIGREE D'UN ANIMAL.....	5
TABLEAU 2 : EFFET DU POURCENTAGE DE L'INFORMATION PEDIGREE DISPONIBLE SUR L'ESTIMATION DE LA CONSANGUINITE PAR L'APPROCHE CLASSIQUE ET LA METHODE UTILISANT LA MOYENNE POUR LES ANCETRES INCONNUS (CASSEL, 2003).....	20
TABLEAU 3 : LA CONSANGUINITE DES FEMELLES ESTIMEES POUR 8 RACES LAITIERES FRANÇAISES ET SON EVOLUTION AU COURS DE LA DERNIERE GENERATION (BOICHARD ET AL., 1996).	21
TABLEAU 4 : CONTRIBUTION MARGINALE (%) DES 10 PREMIERS ANCETRES AU PATRIMOINE GENETIQUE DE LA POPULATION DE REFERENCE HOLSTEIN DANOISE ENTRE 1983 ET 2003. (SOERENSEN ET AL., 2005).....	26
TABLEAU 5 : COEFFICIENTS MOYENS DE PARENTE ET TAILLE EFFICACE DES 8 POPULATIONS LAITIERES FRANÇAISES (D'APRES BOICHARD ET AL., 1996).	27
TABLEAU 6 : INFORMATIONS TROUVES DANS LE FICHER PEDIGREE LUXEMBOURGEOIS DE DEPART	33
TABLEAU 7 : INFORMATIONS TROUVEES DANS LE FICHER PEDIGREE TUNISIEN DE DEPART..	34
TABLEAU 8 : LES INTERVALLES ENTRE GENERATIONS (EN ANNEES) PAR ANNEE DE NAISSANCE POUR LES 2 POPULATIONS DE REFERENCE AU LUXEMBOURG ET EN TUNISIE.	46
TABLEAU 9 : LA TAILLE EFFICACE DES 2 POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE ET TUNISIENNE.	48
TABLEAU 10 : TAILLE DES FILLES PAR ANNEE ET CONSANGUINITE MOYENNE DE LEURS PERES POUR LES 2 POPULATIONS DE REFERENCE LUXEMBOURGEOISE ET TUNISIENNE.	50
TABLEAU 11 : PARAMETRES ISSUS DES PROBABILITES D'ORIGINE DE GENES.....	51
TABLEAU 12 : CONTRIBUTIONS MARGINALES (%) DES 10 MEILLEURS ANCETRES AVEC LA PLUS GRANDE CONTRIBUTION MARGINALE RANGES PAR LEUR ORDRE DE CLASSEMENT DANS LA POPULATION LUXEMBOURGEOISE.	54
TABLEAU 13 : COEFFICIENTS DE PARENTE MOYENNE ENTRE LES TAUREAUX UTILISES AU LUXEMBOURG ET EN TUNISIE DURANT LA PERIODE DE 1990 ET 2000.	59

LISTE DES ABRÉVIATIONS

LISTE DES ABRÉVIATIONS

BLUP = Best Linear Unbiased Prediction
BO = Braunvieh
BS = Brown Swiss américaine
BV = croisement BO x BS
DEA = Diplôme des Etudes Approfondies
F = Coefficient de consanguinité
Fa = Nombre de fondateurs efficaces
Fe = Nombre d'ancêtres efficaces
Fg = Nombre de fondateurs genomes
IBD = Identical By Descendant
INTERBULL = International Bull Evaluation Service
Ne = Taille efficace de la population
MRY = Maas-Rhine-Yssel
OEP = Office de l'Élevage et des Patûrages
PROTEJE = PROduction Traits European Joint Evaluation
PRP = Pie Rouge des Plaines
SAS = Statistical Analysis System
VIT = Vereinigte Informationssystem Tierhaltung
USA = United States of America

CHAPITRE I : INTRODUCTION GENERALE

Parallèlement à la recherche d'un bon progrès génétique, la conservation de la diversité génétique dans une population est une sérieuse tâche des éleveurs pour permettre à la population de faire face aux futurs changements économiques et environnementaux et d'assurer une réponse possible à long terme à une sélection des caractères d'intérêt. La recherche du progrès génétique maximal à court terme conduit à un appauvrissement de la variabilité génétique à long terme. Durant les 20 dernières années, le maintien de la variabilité génétique chez les bovins laitiers est devenu une question d'importance capitale, en raison de l'efficacité croissante des biotechnologies de reproduction tel que l'insémination artificielle et plus récemment aussi le transfert d'embryons et qui s'est traduit par une amélioration des races laitières dans le monde entier, principalement la Holstein. Le processus de globalisation et de la « holsteinisation » jointe à une utilisation intensive d'un nombre restreint de pères génétiquement supérieurs, et quelque part des mères à taureaux, a augmenté le danger de la dépression de consanguinité.

Traditionnellement, la gestion de la variabilité génétique des populations domestiques a été basée sur l'estimation de la taille efficace des populations. Ce paramètre a été dérivé du taux de consanguinité et est inversement lié au taux de diminution de la diversité génétique dans la population. Différents mesures de la diversité génétique ont été souvent utilisés dans un contexte de conservation génétique de races en réduction ou en disparition comme par exemple le nombre de fondateurs efficaces. Récemment d'autres paramètres originalement proposés pour la gestion de la diversité des espèces sauvages en danger s'étend à être appliqué chez les populations animales domestiques et donnant d'autres perspectives de gestion de la variabilité génétique au delà de la consanguinité traditionnellement utilisé comme outil de vérification de la diversité génétique. Courant ces dernières années, ces paramètres de mesure ont été appliqués pour l'analyse du taux de changement de la diversité génétique chez des populations laitières bovines et même chez d'autres espèces.

Plusieurs études (Miglior 1994 ; Thompson et al., 2000) ont rapporté l'effet négatif de la consanguinité sur les caractères quantitatifs et qualitatifs du lait ainsi que sur les caractères fonctionnels. Les conséquences de la consanguinité sont essentiellement l'accroissement de l'incidence d'anomalies à déterminisme simple, la dépression de consanguinité marquée surtout par une baisse conséquente de la viabilité de l'animal, de sa productivité, de sa longévité et du taux de reproduction avec un nombre important de mortinatalité.

Le Luxembourg et la Tunisie sont deux pays à taille de population moyenne, ayant intensifié l'élevage bovin laitier par l'intermédiaire de l'importation depuis longtemps des bovins de race Holstein à partir des USA, du Canada et de différents pays européens. Chacun des deux pays dispose de ces programmes et stratégies appropriés pour la gestion des ressources génétiques. Malgré leur répartition géographique distante, les deux pays restent affectés par les conséquences des flux d'échange internationaux du pool génétique.

Dans ce cadre, le travail réalisé sera focalisé sur l'étude de la variabilité génétique des deux populations Holstein luxembourgeoise et tunisienne. Les liens génétiques basés sur l'analyse généalogique d'une information pedigree seront également estimés afin de montrer la faisabilité d'une étude des interactions génotype x environnement.

La première partie de ce travail sera consacrée à la présentation d'une revue bibliographique qui résume les paramètres de mesure de la variabilité et des liens de parenté entre les populations. Elle s'intéresse aussi à présenter la diversité génétique observée chez des populations de grandes tailles. La deuxième partie sera réservée à décrire la méthodologie utilisée pour pallier aux objectifs fixés. La troisième partie présente et commente les principaux résultats obtenus. La dernière partie sera consacrée à la présentation d'une conclusion générale et donnera les futures perspectives.

CHAPITRE II : REVUE BIBLIOGRAPHIQUE

1. Introduction

Depuis quelques années, différents paramètres d'estimation de la variabilité génétique ont été proposés afin d'améliorer la gestion de la diversité des espèces sauvages essentiellement les paramètres basés sur la probabilité d'origine des gènes. Actuellement, ces mêmes paramètres sont estimés pour les populations animales domestiques afin de fournir de nouvelles perspectives, autre que le taux de consanguinité, nécessaires à la gestion de la variabilité génétique. Ainsi, ces critères ont été appliqués pour analyser les modifications de la diversité génétique chez diverses populations laitières bovines ainsi que chez d'autres espèces telles que les chevaux, les ovins et même, récemment, chez les populations canines et asiniennes.

Cette revue bibliographique se scinde en 3 parties. La première définit diverses notions importantes à la compréhension du contexte du travail telles que la notion de population ou de pedigree, de consanguinité et de parenté entre les animaux. La deuxième partie expose les différents paramètres de mesure de la structure et de la diversité génétique des populations. La dernière partie résume les analyses effectuées sur base de l'information généalogique ainsi que les applications des paramètres novateurs de la diversité génétique surtout aux bovins laitiers.

2. Définitions préalables

2.1. Notion de population

La population est définie comme étant un groupe d'individus appartenant à une espèce bien définie qui vit et se reproduit dans une zone géographique bien délimitée quelque peu isolée d'autres groupes de la même espèce (Mallard, 1992). Différents domaines scientifiques tels que la biologie et la génétique des populations étudient ces populations animales.

La population idéale reste un modèle d'étude. Elle est affectée par des limites de répartition spatiale et temporelle des individus (par ex. leur mobilité, leur mode de reproduction, leur durée de vie, etc.).

La génétique des populations traite des fluctuations des fréquences de différentes versions d'un même gène au cours du temps dans les populations d'êtres vivants. Ces variations s'expliquent par l'influence de la sélection naturelle, de la dérive génétique, des mutations et des migrations.

Au cours des années 1970, l'importation massive d'Amérique du Nord de reproducteurs, de semences Holstein a entraîné un croisement d'absorption de l'ancienne Pie-Noir par la Holstein. Cette holsteinisation intense, favorisée par une nette supériorité du niveau génétique de production et de morphologie laitière, surtout au niveau des pis a provoqué une dissémination et extension mondiale des animaux Holstein. En outre, des difficultés à choisir dans la population originale ou dans les animaux croisés des reproducteurs opportuns a entraîné la mise en place au niveau mondial d'une population Holstein unique suite à l'abandon des gènes originaux Pie-Noir avec l'exception des quelques populations situées à la périphérie géographique ou du point de vue système de production.

2.2. Notion de Pedigree

Le terme pedigree est un mot anglais dérivé du terme français « pié de grue » faisant référence aux trois petits traits utilisés dans les registres anglais officiels. Ceux-ci servaient à indiquer les ramifications d'une généalogie (Berlan, 2004). Ainsi, le pedigree représente, à l'aide de symboles génétiques standard, l'arbre généalogique d'une famille. Cet arbre montre les modes de transmission de différents caractères phénotypiques en reprenant la chronologie des individus qui ont une partie de leur patrimoine génétique en commun (les ancêtres, les collatéraux ou les descendants) (Minvielle, 1990). Ces informations généalogiques servent à l'estimation précise des liens de parenté qui existent entre les différents animaux d'une même espèce.

La représentation graphique d'un pedigree à l'avantage d'être claire, bien qu'elle devienne vite complexe quand le nombre d'animaux est important. Ainsi, le pedigree d'un animal peut être représenté par un arbre, où l'animal représente le nœud initial. Chaque nœud correspond à un ancêtre et les nœuds terminaux illustrent les ancêtres aux origines inconnues (Figure 1).

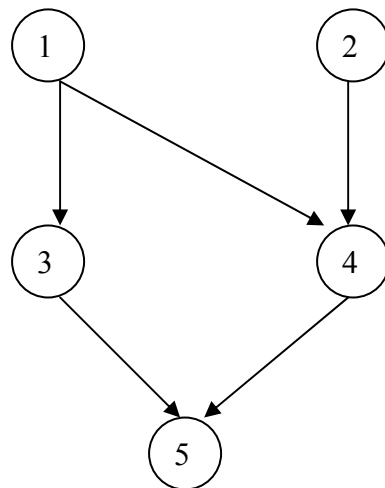


Figure 1 : Représentation graphique de pedigree d'un animal.

Le pedigree peut également avoir une représentation tabulaire (Tableau 1). Contrairement à la représentation graphique, celle-ci a l'avantage de rester compréhensible même avec un nombre important d'animaux répertoriés dans le pedigree. Néanmoins, elle reste moins visuelle. De nos jours, et avec l'évolution de l'outil informatique, les pedigrees sont devenus plus consistants et bien consolidés.

Le pedigree d'un animal est dit « entièrement connu » que si ces parents directs sont connus et possèdent un pedigree complet.

Tableau 1 : Représentation écrite du pedigree d'un animal

Animal	Père	Mère	Génération
1	Inconnu	Inconnue	1
2	Inconnu	Inconnue	1
3	1	Inconnue	2
4	1	2	2
5	3	4	3

2.4. Définition de la consanguinité

La consanguinité découle de l'accouplement d'individus apparentés entre eux et donnant naissance à des individus avec des allèles localisés sur un locus quelconque identique par descendance. L'identité par descendance se produit quand les allèles d'un ancêtre commun sont transmis à de multiples descendants. Ensuite, quand les descendants d'un ancêtre commun se reproduisent, des copies d'un même gène peuvent être transmises à la progéniture. La proportion des gènes qui sont identiques par descendant, typiquement désigné comme étant le coefficient de consanguinité (F), peut être estimée à partir des données du pedigree ou à partir de la détermination des fréquences d'allèles après détection des polymorphismes génétiques.

Le taux de consanguinité peut changer en fonction du nombre de progénitures, de la taille de population, et du système de reproduction. Ainsi, il est usuel d'observer un changement de taux de la consanguinité par génération.

Dans le but d'estimer F, une population de base doit être établie. Puisque le nombre d'ancêtres dans un pedigree augmente de l'ordre de 2^n par génération (n est le nombre de générations), le pedigree augmente exponentiellement. Ainsi, par la suite, tous les individus sont connectés les

uns aux autres. La population de base se compose de fondateurs et d'animaux dont les parents sont supposés connus. Ces derniers seront considérés comme étant indépendants et non-consanguins (Falconer et Mackay, 1996)

2.5. Définition de la parenté entre animaux

Des individus peuvent avoir des allèles codant pour la même chaîne polypeptidique. Si ces allèles sont deux copies d'un allèle ancestral, c'est-à-dire qu'ils proviennent d'un ancêtre commun, les allèles sont dits 'identiques par origine' (IBD) ou simplement 'identiques'. Si ces allèles proviennent de deux allèles d'ancêtres totalement séparées, ils sont 'identiques en état' ou 'semblables' (Van Vleck, 1993). Cette distinction n'est évidemment pas possible à vérifier en pratique, parce que le pedigree complet d'un individu n'est jamais connu. En outre, tous les individus d'une espèce ont vraisemblablement des ancêtres lointains en commun. La parenté entre deux individus est déterminée par un coefficient appelé 'coefficient de parenté'. Ce dernier n'est que la probabilité que pour un locus quelconque, un allèle choisi au hasard chez le premier individu et un allèle choisi au hasard chez le second soient identiques par origine (Malécot, 1948). Par conséquent, le coefficient de parenté est la probabilité que deux individus quelconques partagent un gène donné dû au fait qu'ils soient descendants d'un ancêtre commun. Par la reproduction sexuelle d'espèces diploïdes, un individu partage la moitié de ses gènes avec chaque parent, avec sa progéniture, et en moyenne, avec chaque enfant de mêmes parents. Cependant, en moyenne seulement un 1/4 avec ses enfants ou progéniture de ses enfants de mêmes parents et 1/8 avec ses arrières petits-enfants, et ainsi de suite.

Van Vleck, (1993) définit la parenté additive entre deux individus X et Y comme étant le double du coefficient de parenté défini par Malécot (1948). Puisque chaque locus possède deux effets d'allèles additifs, la parenté additive est une mesure de la probabilité d'avoir des allèles additifs communs entre des individus apparentés (Minvielle, 1990). Cependant, la parenté additive d'un animal non consanguin avec lui-même est égale à 1 et à 2 lorsque l'animal est consanguin.

3. Les paramètres de la variabilité génétique d'une population

3.1. Introduction

Les coefficients de consanguinité et de parenté entre les individus d'une population ont été largement utilisés pour décrire la diversité génétique des populations animales (Young et Saykora, 1996). En effet, les coefficients de consanguinité représentent une prévision de l'homozygotie d'un individu basé sur sa relation de parenté avec ses ascendants. Ces coefficients sont des mesures relatives et dépendent de plusieurs facteurs notamment la bonne connaissance des généalogies et la profondeur du pedigree. Au cours du temps, ces paramètres changent sous l'effet de la sélection et des décisions de réforme. En plus, pour une génération bien déterminée, les valeurs moyennes de la consanguinité ne reflètent pas seulement les effets cumulés de la dérive génétique mais aussi l'effet du mode de reproduction utilisé qui actuellement est rarement aléatoire.

Une approche complémentaire a été proposée d'une façon approximative pour la première fois par Dickson et Lush (1933). Cette méthode se base sur l'analyse de la probabilité d'origine des gènes (James, 1972 ; Vu Tien Khang, 1983). Dans cette méthode, les contributions génétiques des fondateurs à la population de référence sont mesurées.

Les populations étudiées actuellement, sont rarement conformes aux théories relatives à l'utilisation des coefficients de consanguinité mises en place par Wright (1925). Ainsi, Lacy (1989) et Boichard (1997) ont proposé des mesures de la variabilité génétique basée sur la génétique de conservation à savoir le nombre de fondateurs efficaces, le nombre d'ancêtres efficaces et le nombre de génomes fondateurs.

Dans ce chapitre, les paramètres de mesure de la variabilité génétique des populations dans l'ordre chronologique de leurs utilisations dans le temps sont exposés.

3.2. La parenté entre individus et la consanguinité

Les coefficients individuels de consanguinité chez des populations présentant un pedigree connu sont estimés de la manière suivante :

$$F_x = \sum_{i=1}^n (1/2)^n (1 + F_a) \quad (6)$$

Où n est le nombre d'animaux reliant les parents de l'individu X à un ancêtre commun, et où F_x est le coefficient de consanguinité de l'ancêtre commun.

La consanguinité ne peut pas être estimée sans penser aux calculs de paramètres complémentaires tels que l'hétérozygotie ou la diversité allélique. En effet, le maintien de l'hétérozygotie et de la diversité allélique dans une population de fondation est généralement souhaité dû aux effets néfastes de la dépression de consanguinité sur les caractères fonctionnels. La diminution de l'hétérozygotie dans une population fermée est habituellement exprimée par l'augmentation prévue de l'homozygotie. De même, en calculant F, l'estimation de la diversité génétique perdue peut être obtenue. Afin de mesurer la consanguinité à plus grande échelle, le ΔF peut être estimé par la régression des coefficients individuels de consanguinité sur le nombre de génération. La variation de la consanguinité par génération (ΔF) peut être employé pour estimer le nombre efficace de consanguinité (N_e), où :

$$\Delta F = \frac{1}{2N_e} \quad (7)$$

Le but du nombre efficace de consanguinité (N_e) est d'estimer le nombre d'animaux qui produiraient le taux observé de consanguinité si la reproduction était effectuée dans des conditions idéales au cours de la génération actuelle (Lacy, 1994). Les caractéristiques d'une population idéale incluent : des variances égales dans la taille de famille, un grand nombre de reproducteurs, une reproduction aléatoire, une répartition entre les sexes, des générations discrètes ainsi qu'une absence de sélection, de mutation ou de migration (Falconer et Mackay, 1996). Les déviations de ces conditions idéales peuvent être mesurées en comparant le N_e au nombre réel d'individus reproducteurs dans la population. Des expressions existent pour estimer l'impact d'une répartition inégale entre les sexes, d'une taille de famille inégale et des goulots d'étranglement génétiques sur N_e (Hallerman, 2003). Bien que N_e traduise la plupart des processus génétiques, quand il est calculé à partir du ΔF moyen estimé au cours de toutes les générations, ce paramètre n'explique pas la perte de la diversité dû aux dérives des parents choisis par échantillonnage.

3.2.1. Les Méthodes de calcul des coefficients de consanguinité et de parenté

3.2.1.1. La méthode tabulaire (parenté et consanguinité)

Le coefficient de consanguinité d'un animal (i) est la moitié de la parenté additive entre ses deux parents. La méthode tabulaire permet le calcul des coefficients de consanguinité et de parenté. Elle est basée sur la construction de la matrice de parenté additive **A**.

Les parentés de type a_{ii} constituent les éléments diagonaux de la matrice de parenté \mathbf{A} :

$$a_{ii} = 1 + F_i \text{ avec } F_i = \frac{1}{2} a_{sd} \text{ où } s \text{ et } d \text{ sont les parents de l'individu } i.$$

Les parentés de type a_{ij} constituent les éléments hors diagonaux de la matrice de parenté \mathbf{A} :

$$a_{ij} = r_{ij} \sqrt{a_{ii} a_{jj}}, \text{ ou } r_{ij} \text{ est le coefficient de parenté de wright (1922) entre l'animal } i \text{ et l'animal } j.$$

D'après Van Vleck (1987), les coefficients de parenté entre les animaux sont calculés en tenant essentiellement compte des liens de parenté existant entre des animaux pris du plus vieux aux plus jeunes. Ainsi, les coefficients de parenté d'un animal sont calculés en établissant toutes les relations possibles entre les deux parents et les ancêtres communs. La procédure repose sur le fait qu'au cas où 2 animaux sont parents, l'un d'eux doit être apparenté à l'autre animal de la paire. Cependant si i et j désignent des animaux pour lesquels nous voudrions calculer le coefficient de parenté et si p et q sont les parents de l'animal j alors :

- Si les 2 parents (p et q) de l'animal j sont connus :

$$a_{ij} = 0.5 (a_{ip} + a_{iq}) \text{ pour } i=1, \dots, j-1 \quad (8)$$

- Si uniquement un seul parent (p ou q) de l'animal j est connu :

$$a_{ij} = 0.5 (a_{ip}) \quad \text{pour } i=1, \dots, j-1 \quad (9)$$

- Si aucun parent de l'animal j n'est connu :

$$a_{ij} = 0 \quad \text{pour } i=1, \dots, j-1 \quad (10)$$

Cet algorithme a été décrit par Henderson (1976).

La méthode tabulaire présente divers avantages. Premièrement, cette méthodologie ne nécessite aucun graphique du pedigree et ne se concentre que sur deux générations en même temps. Par conséquent, comme cette méthode s'exécute toujours du plus vieux aux plus jeunes animaux, il est possible de construire la consanguinité et la parenté de la génération précédente, et ceci pour chaque niveau, en se concentrant seulement sur les arrières grands-parents. Deuxièmement, cette technique s'adapte bien à une informatisation et les mises à jour sont aisées à effectuer. Par contre, l'inconvénient de cette méthode est qu'elle requiert le calcul de tous les coefficients de parenté pour tous les individus du pedigree, ce qui nécessite un volume de stockage des données important et provoque une augmentation du temps de traitement.

3.2.1.2. La méthode de VanRaden (parenté et consanguinité)

La méthode de VanRaden (1992) est une extension de la méthode de Henderson (1976) et permet une meilleure estimation de la consanguinité des animaux ayant une information pedigree limitée. Les animaux dont les parents sont inconnus se voient assignés une consanguinité égale à la consanguinité moyenne des animaux nés à la même période. De plus, les liens de parenté entre les groupes de parents inconnus d'origines différentes sont supposés nuls. Ces hypothèses sont pratiquement atteintes dans le cas d'une population relativement homogène (par ex. l'Amérique du Nord). Par contre, lorsqu'il existe de grandes différences génétiques entre certaines sous-populations, ces hypothèses de travail ne sont plus valables.

La méthode de Van Raden est itérative et réalisée en 2 étapes. Premièrement, les relations de parenté et les coefficients de consanguinité pour tous les animaux connus et inconnus sont calculés en supposant que les individus sont non consanguins et non apparentés. Deuxièmement, les coefficients de consanguinité pour les animaux inconnus sont calculés en incluant la moyenne des parentés et la moyenne des coefficients de consanguinité des ancêtres connus aux ancêtres inconnus nés durant la même année. Ces deux étapes sont répétées d'une itération à l'autre en utilisant les estimations du tour précédent pour les animaux ayant des ancêtres inconnus. L'algorithme envisagé dans cette méthode est identique à celui formulé par Henderson (1976), excepté pour les règles de construction de la matrice de parenté **A**.

En effet, si les 2 parents de l'animal i sont connus :

$$a_{ji} = a_{ij} = 0,5(a_{jpi} + a_{jmi}) \quad \text{avec } j=1, (i-1) \quad (11)$$

et

$$a_{ii} = 1 + 0,5 a_{pi mi} \quad (12)$$

Si un seul parent s de i est connu et considéré non apparenté avec son partenaire :

$$a_{ji} = a_{ij} = 0,5(a_{js}) \quad \text{avec } j=1, (i-1) \quad (13)$$

et

$$a_{ii} = 1 + 0,5 \bar{a}_{\text{année } i-5} \quad (14)$$

Et si les 2 parents de i sont inconnus et considérés comme non apparentés :

$$a_{ji} = a_{ij} = 0 \quad \text{avec } j=1, (i-1) \quad (15)$$

et

$$a_{ii} = 1 + 0,5 \bar{a}_{\text{année } i-5} \quad (16)$$

où $\bar{a}_{\text{année } x}$ est la parenté moyenne observée entre les animaux nés lors de l'année x .

Cassel et al. (2003) ont signalé que cette procédure présentait le désavantage de surestimer ou de sous-estimer les coefficients de consanguinité pour des animaux montrant une parenté supérieure ou inférieure à la moyenne des animaux pour l'année de naissance considérée.

3.2.1.3. La méthode de Meuwissen et Luo (consanguinité)

Meuwissen et Luo (1992) ont développé un algorithme, basé sur la décomposition de la matrice de parenté \mathbf{A} construite par la méthode de Cholesky. Cette dernière se base sur une décomposition d'une matrice \mathbf{A} symétrique, définie positive en un produit $\mathbf{A} = \mathbf{L}\mathbf{L}'$, où \mathbf{L} est une matrice triangulaire inférieure. La méthode de Meuwissen et Luo (1992) calcule chaque ligne de \mathbf{L} indépendamment des autres et construit une ligne en remontant tout le pedigree de chaque individu présent dans la population.

Les éléments de chaque ligne s'écrivent donc $l_{ij} = \sum_{k \in P_j} 0.5l_{ik} = \sum_{k \in ANCi \subset P_j} 0.5l_{ik}$ où P_j est

l'ensemble des descendants de j et $ANCi$ est l'ensemble des ancêtres de i . Si k n'est pas un ancêtre de i ou si k n'est pas égal à i alors $l_{ik} = 0$.

En contre partie, cet algorithme ne permet pas l'introduction de parenté entre animaux aux origines inconnues et est bien moins flexible. L'avantage de la méthode de Meuwissen et Luo, (1992) est sa rapidité à calculer la consanguinité et sa facilité à effectuer les mises à jour. En effet si cet algorithme permet le calcul de la consanguinité de chaque animal est indépendamment des autres, les mises à jour sont facilitées.

3.2.2. La taille efficace d'une population

Au départ ($t=0$), une population de taille N est constituée par un choix aléatoire de N membres d'une population dite équilibrée selon la loi de Hardy Weinberg ($F_0 = 0$). Dû au fait qu'ils proviennent tous d'ancêtres différents, les $2N$ exemplaires présents pour un gène considéré (= allèles) ne sont donc pas identiques. Lors de la constitution de la prochaine génération, les N individus mettent en commun leurs gamètes dans un ensemble qui peut être considéré comme une urne contenant un grand nombre de copies identiques de chacun des $2N$ allèles de départ. Chacun de ces allèles peut sortir avec une probabilité égale à $1/2N$, et pour chacun correspond une classe numérotée de 1 à $2N$.

A la première génération ($t=1$), le coefficient de consanguinité correspondant à la probabilité que ces 2 allèles soient identiques est égal à :

$$F_1 = 2N \left(\frac{1}{2N} \right) \left(\frac{1}{2N} \right) = \frac{1}{2N} \quad (17)$$

Le même processus se répète à la génération suivante. Cependant, si 2 membres de la même classe sont choisis dans la population, les allèles sont identiques par origine. Si des allèles de classes différentes sont choisis, la probabilité que ceux-ci soient identiques vaut :

$$\left(1 - \frac{1}{2N} \right) F_1 \quad (18)$$

La consanguinité de la seconde génération (F_2) vaut donc :

$$F_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N} \right) F_1 \quad (19)$$

En résumé pour chaque génération (t), le coefficient de consanguinité vaut :

$$F_t = \Delta F + (1 - \Delta F) F_{t-1} \quad (20)$$

avec

$$\Delta F = \frac{1}{2N} \quad (21)$$

et

$$F_t = 1 - (1 - \Delta F)^t \quad (22)$$

La taille efficace de la population est un paramètre important pour expliquer l'accumulation de la consanguinité dans une population. Dans les populations avec peu d'animaux, tous les individus seront étroitement liés entre eux après quelques générations. Selon la formule mentionnée ci-dessous, l'augmentation de la consanguinité est inversement proportionnelle à la taille efficace de la population.

$$\Delta F = \frac{1}{2 * N_e} \quad (23)$$

Dans une population où le $N_e = 20$, l'augmentation de la consanguinité est de 2.5% à chaque génération. Le concept de taille efficace peut être utilisé pour comparer les consanguinités qui existent entre 2 populations de structure différente et pour refléter la diversité génétique existant dans une population donnée.

3.2.3. Conclusion sur les méthodes d'estimation de la consanguinité et de la parenté

La précision des méthodes d'estimation des coefficients de consanguinité dépend fortement de la prise en compte ou non des fondateurs. Les différentes méthodes d'estimation de la consanguinité exposées dans cette revue bibliographique montrent une rapidité d'exécution, une capacité de stockage et une facilité à effectuer les mises à jour différentes. Chacune des

méthodes énumérées possède ses propres avantages et inconvénients, mais c'est la méthode de Meuwissen et Luo qui combine une rapidité d'exécution importante, un faible besoin de mémoire ainsi qu'une bonne flexibilité à toute modification permettant de mieux prendre en compte les liens de parenté entre animaux au cours du temps. Par conséquent, cette dernière méthode reste la plus intéressante et la plus adaptée aux populations de grande taille comme celle de la population laitière bovine. Traditionnellement et pendant plusieurs années, la gestion de la variabilité génétique des populations domestiques a été basée sur l'estimation de la taille efficace des populations. Ce paramètre est dérivé du taux de consanguinité et est inversement lié au taux de diminution de la diversité génétique dans la population.

3.3. *Le nombre de fondateurs efficaces*

Chaque père ou mère transmet à son fils un gène autosomal neutre quelconque avec une probabilité égale de 0.5. Ce gène peut aussi provenir de l'un des quatre grands-parents avec une probabilité de 0.25. Ainsi James (1972) indiquait qu'il était possible de remonter le pedigree d'un individu et de calculer la contribution à son génome par chacun de ses ancêtres connus. Les fondateurs d'une population sont constitués par l'ensemble des ancêtres dont les parents sont eux-mêmes inconnus. Sous l'hypothèse d'absence de mutations, les fondateurs sont assignés à être la source principale de tous les gènes actuels d'une population. Chaque fondateur k peut être caractérisé par l'espérance de sa contribution q_k appelée probabilité d'origine des gènes au génome d'un individu ou d'un groupe d'individus avec l'hypothèse que la somme des probabilités d'origine de gènes sur tous les fondateurs est égale à l'unité.

Le nombre de fondateurs efficaces est défini comme étant le nombre de fondateurs qui s'ils contribuaient tous de manière similaire à la population sous étude, conduiraient à la même variabilité génétique que dans la population actuelle. Ceci a été défini en supposant que les f fondateurs constituaient un stock génétique initial de f génomes complets indépendants et partiellement transmis à la population actuelle du fait qu'une proportion importante du stock génétique est perdue au cours des générations par la dérive génétique. L'équilibre plus ou moins respecté des contributions des fondateurs peut être synthétisé en un nombre de fondateurs efficaces (f_e) (Lacy 1989 ; Rochambeau et al., 1989).

Ce nombre est défini comme suit :

$$f_e = \frac{1}{\sum_{k=1}^f q_k} \quad (24)$$

où q_k représente la proportion des gènes ayant contribué par l'ancêtre k à la population actuelle. Si les contributions des fondateurs sont équilibrées, le nombre de fondateurs efficaces est égal au nombre actuel de fondateurs (f). Dans le cas où les fondateurs contribuent d'une façon déséquilibrée à la population actuelle, le nombre de fondateurs efficaces est inférieur au nombre de fondateurs. Ainsi, plus le déséquilibre des contributions des fondateurs à la population est accentué, plus le nombre de fondateurs efficaces est réduit.

3.4. Le nombre d'ancêtres efficaces

Chez les populations présentant des goulots d'étranglement dans leur pedigree (par ex. chez les bovins laitiers à cause des taureaux d'insémination artificielle), le nombre de fondateurs efficaces, calculé selon la formule mentionnée précédemment, est souvent surestimé. De larges contributions obtenues par des ancêtres récents restent plus importantes en ce qui concerne la perte de la diversité génétique que des contributions égales obtenues il y a bien longtemps. Ainsi pour contourner cette situation, Boichard et al. (1996) propose un autre paramètre de mesure de la diversité génétique. Il s'agit du nombre d'ancêtres efficaces (f_a) qui traite de manière similaire tous les ancêtres de la population et qui est défini comme suit :

$$f_a = \frac{1}{\sum_{k=1}^f p_k} \quad (25)$$

où p_i est la contribution du $i^{\text{ème}}$ ancêtre non expliqué par le précédent ancêtre de rang $i-1$. Cette méthode permet de déceler les ancêtres les plus importants, qu'ils soient fondateurs ou non, et de déterminer leurs contributions marginales p_i au pool de gènes actuel. La sommation des contributions marginales de tous les ancêtres est égale à 1 et le nombre d'ancêtres efficaces avec une contribution génétique positive reste souvent inférieur ou égal au nombre de fondateurs actuel.

Les contributions individuelles au nombre d'ancêtres efficaces peuvent être utilisées pour trouver les ancêtres les plus influençant pour la diversité génétique de la population étudiée. Les nombres obtenus à partir du calcul du f_a sont généralement identiques à ceux issus du calcul du f_e , mais prennent en compte la diminution de la variation génétique des populations qui ont connu des goulots d'étranglement. L'ensemble des animaux de la population courante aura une valeur sommée de 1 et les contributions marginales seront obtenues en traitant le pedigree du plus jeune au plus vieux. Quand un ancêtre important est identifié, les informations de son père et de sa mère sont extraites du pedigree. Ainsi les contributions à la

population actuelle ne seront pas comptées en double. Pour ce faire, un algorithme a dû être créé afin d'exécuter le calcul des contributions à chaque fois qu'un ancêtre est extrait du pedigree, de sorte que les contributions marginales non dues à l'ancêtre étudié soient les seules mesurées (Boichard et al., 1997).

3.5. Le nombre de génomes de fondateurs efficaces

Les goulots d'étranglement, les contributions inégales des fondateurs et la dérive génétique qui présente un impact plus important chez les petites populations, peuvent être estimés en utilisant l'équivalent du génome de fondateur (f_g) :

$$f_g = \sum \frac{p_i^2}{r_i} \quad (26)$$

où le r_i est la proportion attendue des allèles du fondateur i qui restent dans la population courante et peut prendre une valeur de 0.5 si un allèle est présent ou 1 si 2 allèles sont présents et c représente le nombre de fondateurs contribuant (Lacy, 1989). La valeur de r_i , fonction du mode de transmission des allèles, influence la contribution proportionnée du fondateur par le nombre de manières que les allèles des fondateurs peuvent être transmis à leurs descendants.

Le nombre de génomes de fondateurs efficaces correspond au nombre de fondateurs requis pour créer la même diversité dans la population courante. Le nombre efficace de génomes est toujours inférieur à la taille efficace de la population, et au nombre de fondateurs efficaces (f_a) ainsi qu'au nombre d'ancêtres efficaces (f_e). Le nombre de génomes de fondateurs efficaces issu de l'équation mentionnée ci-dessus doit être estimé en utilisant l'analyse des gènes.

Les simulations multiples donnent une proportion d'allèles de fondateurs dans la population courante qui expliquent toutes les déviations d'une population idéale. Lacy (1994) a prouvé que la relation entre la parenté moyenne de la population actuelle et le nombre de génomes fondateurs était de :

$$f_g = \frac{1}{2c} \quad (27)$$

où c est la moitié de la parenté moyenne entre tous les individus dans la population de référence, y compris la parenté de chaque individu avec lui-même. Cette relation montre que si la population devient plus apparentée comme cela se rencontre dans n'importe quelle

population fermée, le nombre de génomes fondateurs diminue. La formule présentée par Lacy (1994) se calcule facilement à partir de la matrice de parenté.

Les génomes des fondateurs ne tiennent pas compte de la mutation ou de la migration. Si des mutations se produisent, une légère élévation de l'hétérozygotie pourrait apparaître. Par la suite, le nombre de génomes fondateurs pourrait passer à la moitié montrant seulement un seul allèle présent à chaque locus.

3.6. Conclusion sur les paramètres de mesure de la variabilité génétique

La consanguinité est un paramètre qui mesure le taux de perte de la variabilité génétique. La précision des coefficients de consanguinité estimés reste tributaire de la qualité et de la profondeur des pedigrees.

Le nombre de fondateurs efficaces (f_e) permet de mesurer la manière avec laquelle l'équilibre des contributions des fondateurs est maintenu au cours des générations. Il prend en compte les effets de la sélection et de la taille des familles. Le nombre efficace d'ancêtres (f_a) est un paramètre plus robuste que le nombre de fondateurs efficaces grâce à sa prise en compte des goulots d'étranglement dans les pedigrees. Le nombre de génomes de fondateurs efficaces (f_g) est un paramètre efficace qui permet de mesurer les gènes de fondateurs encore présents dans la population étudiée.

La consanguinité et sa dérivation en taille efficace de population reste un paramètre prédictif de la variabilité génétique après une longue période. Cependant, si les paramètres dérivés de la probabilité d'origine des gènes restent descriptifs. Ils permettent de détecter les changements dans la stratégie de reproduction avant que leurs conséquences ne soient signalées après l'estimation de la consanguinité.

Les paramètres issus de la parenté peuvent servir pour décrire et gérer les populations. Ils restent plus assimilables par les éleveurs et peuvent être utilisés à une échelle micro de la population à savoir le troupeau.

4. Applications des paramètres d'estimation de la diversité génétique

4.1. Introduction

A côté de l'utilisation traditionnelle des paramètres dérivés de la consanguinité comme outil de mesure de la variabilité génétique, de nouveaux concepts basés sur l'exploitation des probabilités des gènes ont été appliqués à l'analyse de la diversité génétique de plusieurs espèces domestiques. C'est surtout chez les bovins laitiers connus pour leur utilisation intense de l'insémination artificielle que plusieurs études ont été effectuées. L'objectif principal des études menées était d'établir sur base d'indicateurs simples, dans quelle mesure la variabilité génétique disponible pour la sélection a pu être maintenue et s'il fallait adopter des mesures de préservation de cette variabilité. Chez les autres types de bovins, les objectifs étaient surtout concentrés autour de l'évaluation de la diversité génétique des races à effectif réduit ou en voie de disparition. D'autres études se sont focalisées à analyser la diversité génétique de certaines races composées de plusieurs sous-populations issues de croisements.

4.2. Qualité de l'information pedigree de différentes races bovines

L'information pedigree disponible pour la plupart des études réalisées a été déterminée par le nombre de générations connues ainsi que par le nombre d'ancêtres connus. L'étude menée par Boichard et al. (1996) a reposé sur l'analyse des données généalogiques des vaches participantes au contrôle laitier pour les 8 principales races élevées en France. Selon l'auteur, la proportion de généalogies connues est très faible avant 1970. Ceci pourrait s'expliquer, d'une part, par la période d'application de la Loi sur l'Élevage en France instaurant entre autres l'identification unique des animaux et, d'autre part, par l'introduction régulière au contrôle laitier, de sorte que la connaissance des généalogies n'est que partielle. Il en résulte une différence de qualité d'information entre animaux, entre années et entre races. La Figure 1 présente l'évolution du pourcentage d'ancêtres connus selon le rang d'ascendance. La connaissance du pedigree est généralement bonne sur 4 à 5 générations, puis décroît très rapidement, pour devenir quasi-nulle entre la 8^{ème} et la 11^{ème} génération suivant les races. C'est en race Normande et Holstein que la connaissance des pedigrees est la meilleure et en race Simmental qu'elle est la moins bonne (Figure 1).

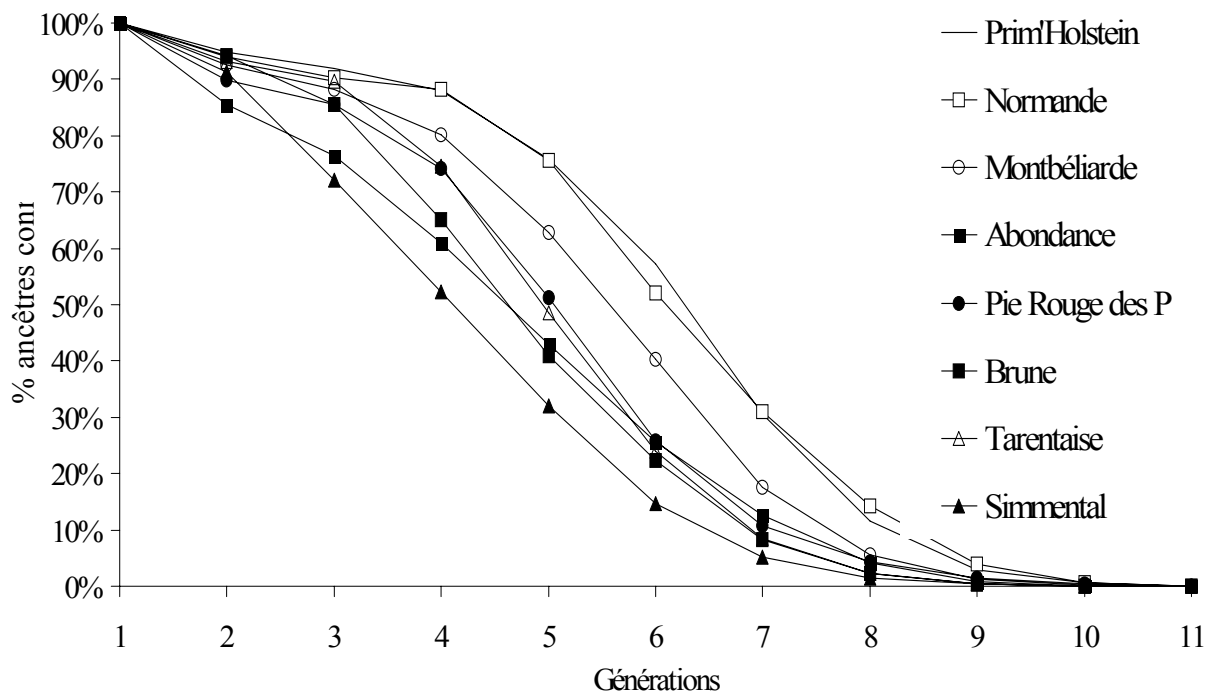


Figure 2 : Pourcentage d'ancêtres connus par génération pour les 8 principales races laitières françaises nées entre 1993 et 1996 (Boichard, 1996).

Sorensen et al. (2005) ont utilisé l'index de mesure de la perfection du pedigree (PEC) qui avait été proposé antérieurement par MacCluer et al. (1983) afin d'étudier la qualité de l'information pedigree de 3 races danoises (Holstein, Jersey et la Rouge Danoise). L'index proposé est estimé comme suit :

$$PEC_{\text{animal}} = \frac{2C_p C_m}{C_p + C_m} \quad (28)$$

où C_p et C_m sont, respectivement, les contributions paternelles et maternelles et où $C = 1/d \sum a_i$ avec a_i qui correspond à la proportion des ancêtres connus au cours de la génération i et d le nombre de générations qui ont été prises en compte.

Cet index a été comparé au nombre d'équivalentes générations connues. Le nombre d'équivalentes générations connues était de l'ordre de 7 chez les 3 races danoises étudiées. La corrélation entre l'index de mesure de la perfection du pedigree et le nombre d'équivalentes générations varie entre 0.94 et 0.96 pour les 3 races étudiées.

L'étude menée par Hagger et al. (2005) concernant la diversité génétique de la population Brune Suisse a montré que les paramètres de perfection et de profondeur du pedigree sont plus élevés chez la race originale Braunvieh (BO) comparée aux 2 autres populations à savoir

la Brune d'origine américaine (BS) et la Brauvieh (BV) issue du croisement BO x BS. Les courbes traduisant la représentation graphique des ancêtres connus par génération montrent une forme caractéristique également trouvée chez les pedigrees d'autres espèces (par ex. chez les chevaux (Zechner et al., 2002) ou les moutons (Hagger, 2002)). Les équivalents complets de génération des populations étudiées ont considérablement augmenté, respectivement, de 6.9, 7.6 et 5.9 pour les populations de référence de 1992 à, respectivement, 8.1, 9.6 et 7.4 pour les populations de référence de 2002.

L'augmentation des équivalents complets de générations reflète l'amélioration de la qualité des pedigrees au cours des années. Honda et al. (2004) ont trouvé une augmentation des équivalents complets de générations pour la population Noire japonaise, une race à viande utilisant de manière intense l'insémination artificielle, de 9.2 en 1990 à 10.2 en 2002. Il s'agit d'une plus petite augmentation que celle observée chez les 3 populations suisses pour la même période d'étude.

4.3. Evaluation de l'effet de la qualité de l'information pedigree sur l'estimation des paramètres de la diversité génétique.

Boichard et al. (1996) ont analysé l'effet du manque d'information pedigree à partir d'une simulation de calculs sur le nombre d'ancêtres connus. Ils ont constaté que quand 10% de l'information parentale mâles et 10% de l'information parentale femelle étaient supprimées, les valeurs de la taille efficace de la population, du nombre de fondateurs efficaces, du nombre d'ancêtres efficaces et du nombre de génomes fondateurs étaient largement augmentées. Quand 20% de l'information femelle était supprimé, il y avait une surestimation encore plus grande de ces mesures. A cause du manque d'information, la divergence entre les estimations et les valeurs réelles de ces paramètres dans un pedigree complet augmente au fur et à mesure de l'augmentation du nombre de générations de la population de base.

Cassel et al. (2003) ont développé une méthode pour mesurer l'effet de perfection de l'information pedigree sur l'estimation de la consanguinité et de la dépression de consanguinité pour le nombre de jours séparant le vêlage et la première insémination artificielle, ainsi que pour la persistance chez les vaches laitières de races Holstein et Jersey.

Le Tableau 2 récapitule l'effet de l'information pedigree sur l'estimation de la consanguinité par une approche classique ne tenant pas compte de l'apparentement entre fondateurs et par la

méthode de Van Raden et al. (1992). La méthode ordinaire ne permettait pas de détecter la consanguinité quand le pourcentage d'information pedigree disponible était inférieur à 30%. *A contrario*, par la méthode de VanRaden et al. (1992), une estimation de la consanguinité moyenne de l'ordre de 3.55, 2.6 et 2.75 respectivement chez les Jerseys, les Holsteins (inscrites) disposant de l'information pedigree ancestrale la plus complète et chez les Holsteins (non-inscrites) disposant de l'information pedigree ancestrale la plus pauvre a pu être obtenue avec le même pourcentage d'information pedigree disponible.

Tableau 2 : Effet du pourcentage de l'information pedigree disponible sur l'estimation de la consanguinité par l'approche classique et la méthode utilisant la moyenne pour les ancêtres inconnus (Cassel, 2003).

Races	Méthode	Catégorie de l'information pedigree disponible		
		0 à 30%	31 à 70%	71 à 100%
Jersey	Ordinaire ¹	3.55	3.46	4.27
	VanRaden ²	0.001	2.52	4.56
Holstein (inscrites)	Ordinaire	2.76	2.65	3.71
	VanRaden	0.01	1.97	3.53
Holstein (non-inscrites)	Ordinaire	2.75	3.10	2.89
	VanRaden	0.04	1.65	2.06

¹ *approche classique ne tenant pas compte de la parenté entre les fondateurs*

² *Méthode de VanRaden, (1992)*

Lutaaya et al., (1999) ont montré qu'une diminution de l'information pedigree réduisait les estimations de la consanguinité. Ils ont étudié l'impact d'une suppression d'informations généalogiques sur les niveaux de consanguinité d'une même population bovine (Holsteins originaires de la région de Louisiane nées entre 1992 et 1995) calculés par la méthode de VanRaden (1992) et une méthode classique ne tenant pas compte de l'apparenté entre fondateurs. Ils ont conclu que plus la suppression de l'information maternelle était importante et plus les niveaux de consanguinité obtenus étaient réduits et que la méthode de VanRaden minimisait légèrement cette sous-estimation. Dans cette étude le niveau de consanguinité était estimé à 2.7% par les deux méthodes étudiées quand le pourcentage des mères supprimées était nul. Par contre, lorsque le pourcentage de suppression des mères atteignait les 50%, le niveau de consanguinité passait à 0.3% et 0.6%, respectivement, lorsqu'il était estimé par la méthode ordinaire et celle de VanRaden).

4.4. Niveaux de consanguinité de quelques races bovines laitières

Le Tableau 3 résume le niveau de consanguinité, ainsi que l'évolution au cours de la dernière génération estimé des 8 principales races laitières françaises (Boichard et al., 1996). Le niveau de consanguinité est le plus faible chez les races Pie-Rouge des Plaines (PRP) et Simmental française. La première race est assez ouverte aux origines étrangères, la deuxième par contre présente une information pedigree assez réduite.

L'évolution récente du niveau de consanguinité excepté pour les races PRP (6% des animaux consanguins) et Simmental (26%), tend vers une augmentation moyenne de consanguinité de 0.4 à 1.83%. Ces résultats sont assez disparates et difficiles à comparer. Cependant, si l'on se concentre sur 2 races laitières telles que l'Abondance (une population relativement petite) et la Normande (une population relativement grande) et dont le pedigree pour chacune des deux races était incomplet (la race d'Abondance renfermait le pedigree le moins complet), on remarque que les vaches Normandes ont eu la plus grande augmentation de la consanguinité au cours de la dernière génération (1.07%) par rapport à l'Abondance (0.47%).

Il est à noter que la plus petite race en terme d'effectif à savoir la Tarentaise présentait une hausse de consanguinité maximale par rapport aux autres races. Les résultats plus modérés en race Montbéliarde et Abondance peuvent être expliqués en partie par l'introduction récente du sang Red-Holstein qui a permis de briser les liens de parenté existant.

Tableau 3 : La consanguinité des femelles estimées pour 8 races laitières françaises et son évolution au cours de la dernière génération (Boichard et al., 1996).

Race	Effectif des femelles analysées	Animaux consanguins (%)	Niveau moyen de la consanguinité de F (%)	Evolution de la consanguinité (% par génération)
Holstein	2,316,371	62	0.95	1.09
Normande	358,900	67	0.81	1.07
Montbéliarde	331,600	59	0.64	0.40
Simmental	13,947	26	0.55	0.24
Brune	13,856	53	1.06	0.90
PRP	12,502	6	0.12	0.02
Abondance	12,345	50	1.11	0.47
Tarentaise	5,817	45	1.75	1.83

* PRP : Pie Rouge des Plaines

Sorensen et al. (2005) montraient que la consanguinité des populations Holstein et Jersey danoises avait augmenté pendant les 2 dernières décennies. La tendance pour la population Holstein danoise était très marquée, par rapport à la population Jersey. Les résultats présentés dans cet article illustraient également l'impact des programmes d'amélioration génétique sur la diversité génétique. Ces dernières années, la consanguinité a augmenté à un taux de 0.9 à 1.1% par génération pour les races laitières danoises. Ainsi, le taux de consanguinité pour les populations Holstein et Jersey danoises devrait s'élever à mesure que le taux de parenté augmentera. Les autres mesures de la diversité confirment que le patrimoine génétique actuel pour la Holstein et la Jersey danoises est dérivé d'un nombre restreint d'individus. Pour la race Rouge danoise, le nombre d'ancêtres efficaces indique que le nombre d'individus contribuant au patrimoine génétique est seulement légèrement plus haut que pour les autres races.

Un élément important est la définition de la population de base pour l'analyse de la consanguinité. Ainsi pour le cas de la population Holstein britannique et lorsque celle-ci a été fixée en 1940 dans l'étude de Kearney et al. (2004). Le taux de consanguinité dans la population était fixe de l'ordre de 0 jusqu'en 1960. L'augmentation de la consanguinité était non-linéaire durant toute la période analysée entre 1940 et 2002. 3 périodes de temps distinctes ont été considérées en termes d'évolution de la consanguinité. De 1940 à 1967, aucune augmentation du taux de consanguinité n'a été constatée. Une légère augmentation de 0.03% par année entre 1968 et 1991 a été observée, mais depuis 1992, la consanguinité a augmenté de 0.17% par année.

En 2002, la consanguinité moyenne était 2.64% pour les femelles et 3.06% pour les mâles avec 98% de tous les mâles et 96% de toutes les femelles qui sont consanguins à des taux variés et ceci comparé avec uniquement 50% d'animaux consanguins en 1990. Cette augmentation est un résultat de l'augmentation du sang Holstein dans la population britannique. Une légère diminution de la consanguinité s'est produite autour de la fin des années 1980 et au début des années 90 pendant que la population et principalement les vaches Frisonnes britanniques étaient accouplées avec des taureaux importés de race Holstein. Cependant, les taureaux influents de race Holstein ont rapidement été utilisés au Royaume-Uni et employés de manière intensive au début des années 90. Pendant cette période, le rapport moyen des 10 grands-pères paternels les plus employés couramment utilisés était monté de 2% en 1987 et de presque 12% en 1992. Ainsi, quelques taureaux possédaient 40.000 petite-fille et plus.

Roughsedge et al. (1999) ont estimé un coefficient moyen de consanguinité pour la même population Holstein britannique de l'ordre de 0.43% pour des animaux nés en 1997 en utilisant l'année 1960 comme une année de référence. Pour la même année, Kearney et al., (2004) présentaient une valeur de l'ordre de 1.64%. Plus intéressant, le taux d'augmentation de la consanguinité de 1992 à 1997 était seulement d'environ 0.01%/année (Roughsedge et al., 1999) comparé à 0.17%/année dans l'étude de Kearney et al., (2004). D'après ce dernier, ces différences peuvent être attribuables aux différentes années de référence, à l'utilisation d'échantillons aléatoires, et à l'information pedigree manquante (en particulier des pères étrangers) dans l'étude de Roughsedge et al. (1999).

Si la tendance actuelle continue, il est probable qu'une plus grande proportion d'animaux feront partie des classes les plus élevées en matière de consanguinité ce qui provoquera une plus grande dépression de consanguinité.

4.5. Conclusion sur les niveaux de consanguinité mentionnés dans la littérature

Les résultats mentionnés par les différents auteurs précédemment cités montrent que les niveaux de consanguinités enregistrées dépendent de plusieurs facteurs dont les principaux sont :

- La qualité de l'information généalogique : Les populations présentant des pedigrees incomplets montrent des taux de consanguinité sous-estimés. Une telle situation illustre l'importance de la tenue de livres généalogiques par les associations des races concernées. Elle met en évidence la standardisation des références d'identification des animaux dans le monde et une concertation entre les utilisateurs pour mieux gérer les transactions des animaux dans le monde avec un tenue universelle de leur identité.

- Les races : surtout celles qui utilisent de manière assidue l'insémination artificielle et le transfert d'embryons comme moyen de reproduction avec comme conséquence un nombre réduit de pères et de mères à taureaux élites dans le monde (par ex. : Holstein). Ces races présentent les taux de consanguinité les plus élevés. De même, les races de petite taille et qui sont maintenues en noyaux fermés ont manifesté des taux de consanguinité assez élevés. Les niveaux de consanguinité de certaines races sont plus modérés grâce à l'introduction récente de sang étranger issu de races similaires.

- L'année de référence : Certains de ces auteurs ont utilisé des années de références avant laquelle les animaux sont supposés non apparentés et non consanguins. Ce choix a entraîné dans ce cas une sous-estimation du niveau de la consanguinité. Le choix des années

de référence prenant en compte la contribution des ancêtres communs ont permis d'obtenir des taux de consanguinité bien estimés.

- Le sexe : Une intensité de sélection accentuée a favorisé une augmentation des taux de consanguinité des mâles par rapport à celui des femelles. De plus, une bonne tenue de l'identification des mâles par Interbull a permis une meilleure précision de l'estimation de leurs consanguinité .

4.6. Paramètres basés sur la probabilité d'origine des gènes

L'information recueillie sur le nombre de fondateurs efficaces, d'ancêtres, et de génomes de fondateurs peut être employée dans les populations domestiques pour déterminer les changements dans la structure génétique avant que ces derniers ne soient exprimés par le ΔF .

Boichard et al. (1997) ont étudié 3 races françaises et ont constaté que la race Abondance présentait une augmentation de ΔF de seulement 0.47% dans la dernière génération alors que les changements du nombre de fondateurs efficaces (- 16%), d'ancêtres efficaces (- 48%) et de génomes de fondateurs efficaces (- 55%) étaient importants et reflétaient ainsi les changements survenus dans la structure génétique de la population. Les changements observés étaient généralement dus aux goulots d'étranglement et s'expliquaient par le nombre efficace d'ancêtres. Ainsi, bien que la race Normande présentait la plus petite diminution en matière du nombre efficace de fondateurs (- 2.6%), la diminution du nombre d'ancêtres efficaces était de l'ordre de -28%. Cette différence entre le nombre de fondateurs efficaces et d'ancêtres a prouvé que la race avait subi des goulots d'étranglement résultant probablement du choix des mêmes pères et de l'utilisation de l'insémination artificielle. La race Limousine reconnue avec une utilisation limitée de l'insémination artificielle, a montré la plus petite diminution de diversité génétique. De même, les diminutions du nombre de fondateurs efficaces (- 1.7%), d'ancêtres (- 3.4%), et de génomes fondateurs (- 8.1%) étaient les plus faibles. La plus forte réduction a été observée pour le nombre de génomes fondateurs, indiquant que la dérive génétique était la cause principale de la perte de diversité. Dans une population qui a limité l'utilisation de l'insémination artificielle, il y a habituellement des tailles relativement petites de famille pour les deux sexes. Par conséquent, tous les gènes des parents ne peuvent pas être transmis à la progéniture, comme ils le seraient dans le cas des taureaux d'insémination artificielle possédant des centaines de descendants.

Ces paramètres indiquent pourquoi une population peut perdre de la diversité génétique. De plus, puisque l'information pedigree est disponible avant que la consanguinité ne soit exprimée, cela permettrait de récupérer certaines pertes de diversité tant que des animaux moins apparentés subsistent encore.

Roughsedge et al. (1999) a employé les concepts de Lacy (1989) et de Boichard et al. (1997) pour déterminer la contribution de la population Holstein américaine à la population Friesian-Holstein britannique. Des échantillons aléatoires de 2000 vaches, pris à des années spécifiques, ont permis de retracer les ascendants à partir des 5 millions d'animaux présents dans les bases de données anglaises, y compris les vaches importées sur 3 générations de leur pedigree quand c'était disponible. Il y avait 10 échantillons à partir des naissances de 1997 et 4 échantillons additionnels prélevés à des intervalles de 5 ans avant l'échantillon de 1997. La consanguinité moyenne en 1997 était de 0.43 ± 0.057 % avec une population de base de 1960. La consanguinité en 1960 était estimée autour de 2.28 % selon l'information pedigree additionnelle, ce qui augmenterait la valeur pour 1997. La tendance depuis 1967 était marquée par une augmentation rapide de la consanguinité de 0.05 % en 1967 à 0.55 % en 1972 et à 0.82 % en 1977, puis une diminution due à l'importation des pères étrangers jusqu'à 0.38 % en 1992 et avec une légère augmentation en 1997 de l'ordre de 0.43 %, quand il y avait plus de gènes issus de Holstein américaine dans la population. Puisque la population est ouverte, tous les animaux britanniques non enregistrés et les animaux importés des USA peuvent devenir des fondateurs. Ainsi, le nombre de fondateurs efficaces et d'ancêtres efficaces n'ont pas été stabilisés. Même avec un nombre plus élevé de fondateurs, le nombre de fondateurs efficaces et d'ancêtres efficaces ont continué à diminuer de 1967 à 1997, de 1353 à 93 pour le nombre de fondateurs efficaces, et de 702 à 93 pour le nombre d'ancêtres efficaces. Le nombre de fondateurs efficaces a diminué d'environ 30% entre toutes les périodes excepté celle comprise entre 1982 et 1987. La raison de ces grandes réductions découle probablement du fait que les femelles non-inscrites ont une représentation sensiblement plus petite comparativement aux pères utilisés dans l'insémination artificielle. De même, le nombre d'ancêtres efficaces a connu des diminutions de plus de 30% dans 3 des 6 périodes de temps étudiées. Pour les 3 autres périodes, les diminutions du nombre d'ancêtres efficaces étaient relativement basses entre 1977 et 1992 (3.4, 3.6, et 12%, respectivement), contrairement aux valeurs mentionnées pour le nombre de fondateurs efficaces pendant ces années. Cette différence a montré que les animaux avec une contribution élevée pendant ces années n'étaient pas les fondateurs, et les ancêtres importants ont été mieux représentés. Le

pourcentage de gènes issus des femelles et des mâles britanniques dans la population a diminué de 72 % et de 24%, respectivement, en 1967, à 13 % et à 11 % en 1997. L'introduction importante d'animaux étrangers entraînera bientôt une similarité entre les populations britannique et américaine. L'avantage des nombres de fondateurs et d'ancêtres efficaces est de fournir une meilleure visualisation des pertes génétiques dans une population donnée, même si la consanguinité a diminué au cours des années 80 et au début des années 90.

L'analyse de la consanguinité des populations danoises menée par Soerensen et al. (2005) a montré que le nombre de fondateurs efficaces était différent entre les races. Il est le plus grand chez la race Rouge danoise (207.2) et plus petit chez la race Holstein danoise (70). Le nombre d'ancêtres efficaces est similaire pour les 3 races (20.6, 23.8 et 34.6) respectivement chez la race Holstein, Jersey et Rouge danoise. 10 ancêtres seulement ont contribué avec 56% au patrimoine génétique de la population de référence Holstein danoise nées entre 1983 et 2003 (Soerensen et al., 2005) alors que le nombre d'ancêtres dans la population Holstein française, ayant contribué avec 50% au patrimoine génétique des femelles nées entre 1988 et 1991 était de 29 (Boichard et al., 1996). Roughsedge et al. (1999) ont montré qu'il y avait eu 50 ancêtres qui avaient contribué à 50% au patrimoine génétique de la population Holstein britannique de 1997. Le Tableau 4 présente la contribution marginale des 10 meilleurs ancêtres qui ont contribué à la population Holstein danoise. Ils sont classés par ordre de mérite du pourcentage de leur contribution à la population de référence entre 1983 et 2003.

Tableau 4 : Contribution marginale (%) des 10 premiers ancêtres au patrimoine génétique de la population de référence Holstein danoise entre 1983 et 2003. (Soerensen et al., 2005)

Rang	Ancêtre	Contribution marginale (%)
1	Elevation	13.8
2	Chief	10.9
3	Bell	8.5
4	Mère de SWD Valiant	4.5
5	Blackstar	4.0
6	Cleitus	3.9
7	Astronaut	3.2
8	Ned Boy	2.7
9	Ivanhoe	2.5
10	Leadman	1.9
total		55.9

4.7. Conclusion sur les paramètres issus de la probabilité d'origine de gènes

Les paramètres issus de l'analyse des probabilités d'origine de gènes sont plus aptes à décrire la variabilité génétique que ceux dérivés des paramètres de consanguinité. En effet, ces estimations restent moins sensibles au degré de connaissance des pedigrees. Les résultats des études mentionnées précédemment montrent que la majorité des races, principalement la Holstein, manifeste une très faible diversité dans l'origine des gènes. Les nombres de fondateurs efficaces énumérés restent du même ordre de grandeur que ceux estimés chez des espèces de taille nettement inférieure à celle des bovins telle que les chevaux (Valera et al., 2005 ; Zechner et al., 2002). Le petit nombre d'ancêtres efficaces et le nombre restreint d'ancêtres (ne dépassant les dizaines chez la majorité des populations étudiées) expliquent plus de la moitié de la variabilité génétique et est sans doute la conséquence du très faible nombre de reproducteurs, surtout les pères et les mères à taureaux sur lesquels reposent les différents programmes de sélection dans le monde. Ce phénomène est assez marqué chez les populations Holsteins où une sélection intense et de plus en plus précoce des mères à taureaux sur base de leur descendance est pratiquée.

4.8. Analyse de la parenté chez différentes populations

D'après Moureaux et al. (1996), l'analyse de la parenté des 8 races laitières françaises confirme les résultats obtenus lors du calcul de la consanguinité. Le Tableau 5 présente la parenté moyenne entre mâles, femelles, et entre mâles et femelles.

Tableau 5 : Coefficients moyens de parenté et taille efficace des 8 populations laitières françaises (d'après Boichard et al., 1996).

Race	Taille efficace de la population	Parenté moyenne (%) entre		
		Mâles d'IA nés entre 91 et 95	Femelles nées entre 93 et 96	Mâles et femelles nés entre 94 et 95
Holstein	56	4.6	2.2	2.9
Normande	62	5.1	3.0	4.3
Montbéliarde	85	4.9	2.8	3.9
Abondance	98	5.8	3.7	4.8
PRP	137	2.1	1.8	1.6
Brune	77	4.1	3.0	3.1
Tarentaise	96	5.3	4.1	4.7
Simmental	237	1.2	2.0	1.0

Les mâles sont plus fortement apparentés entre eux que les femelles, ce qui s'explique par le nombre limité de pères, mères et grands-pères à taureaux. Les résultats observés sont cohérents avec les effectifs génétiques calculés. En effet, les races qui avaient les effectifs les plus faibles présentent les coefficients moyens de parenté les plus élevés.

Young et al. (1995) ont présenté les estimations de la consanguinité et de la parenté des femelles Holsteins inscrites nées en 1990 et ont essayé de les comparer avec les résultats obtenus et publiés en 1988. L'estimation de la consanguinité chez les femelles Holsteins américaines nées en 1990 était de 5.1%, 4.3% en 1982, 3.8% en 1976 et 4.7% en 1970. La consanguinité a été estimée à 4.7% en 1928 et 4.0% en 1931. Par conséquent, il n'y avait aucune augmentation significative du coefficient moyen de consanguinité au cours de la période de 60 ans de 1928 à 1990.

Contrairement aux estimations de la consanguinité, les valeurs moyennes de parenté ont augmenté sensiblement au cours du temps. Elles passaient de 5.2% en 1970 à 10.2% en 1990, ce qui représente une augmentation de 3.4% pour les naissances entre 1928 et 1931. La grande augmentation des liens de parenté, sans élévation conjointe du taux de consanguinité, pourrait s'expliquer par l'effort accru d'éviter la consanguinité au cours des différents accouplements. Avec l'augmentation continue des coefficients de parenté, la consanguinité deviendra plus difficile à éviter et devrait augmenter à l'avenir si aucune mesure ne sont prises pour maintenir une large base génétique.

Depuis Février 2004, le réseau laitier canadien (CDN) calcule et publie officiellement la valeur de parenté (R-values) pour chaque animal appartenant aux différentes races canadiennes (Van Doormaal, 2003). Cet indice représente le pourcentage des gènes que l'animal a en commun (son coefficient de parenté) avec une population de référence définie. C'est une mesure similaire à celle proposée par VanRaden et Smith (1999) et utilisée au Laboratoire Américain des Programmes d'Amélioration des Animaux, qui consiste à prédire le niveau de consanguinité et la relation de parenté future (Expected Future Inbreeding (EFI)).

Van Doormaal et al. (2005) ont étudié la diversification de la population Holstein canadienne en utilisant les animaux nés en 2004 comme population de référence. Ils ont signalé que la relation de parenté moyenne entre les animaux était de 11.4%. Pour la même population de référence, la relation de parenté moyenne avec les génisses nées en 1982 décroît de manière

considérable pour atteindre une valeur ne dépassant pas les 2%. Ces derniers auteurs ont quantifié le niveau de relation de parenté des génisses canadiennes nées en 2004 avec les taureaux de testage issus de plusieurs pays membres d'Interbull. Ils ont ainsi montré que c'était surtout les taureaux testés d'origine canadienne et espagnole nés en 1999 qui présentaient le plus grand nombre de gènes en commun avec la population femelle canadienne de 2004 (valeurs R-values de 11.7% et 11.4%, respectivement, avec les taureaux canadiens et espagnols). Les taureaux testés nés en 1999 au Japon, en Italie et aux USA viennent par la suite avec des valeurs de parenté moyenne pour les femelles canadiennes nées en 2004 de 9.4%, 9.4% et 9.2%, respectivement. C'était surtout les taureaux d'origine Polonaise et Néo-Zélandaise qui montraient le moins de gènes en commun avec les femelles canadiennes de 2004 (uniquement 4.2% et 4.7% comme valeur de parenté moyenne, respectivement).

5. Conclusions

La protection de la base génétique d'une population a été habituellement mesurée par le taux de consanguinité. Ce paramètre mesure le taux de perte de la variabilité génétique. Cependant, le calcul du coefficient individuel de consanguinité est extrêmement sensible à la qualité de l'information pedigree disponible. Il est affecté par le fait que les populations réelles des animaux domestiques ne restent pas fermées pendant de longues périodes. Ces propos rendent les évaluations de la consanguinité difficiles à interpréter. D'autre part, les pedigrees incomplets mènent souvent à une sous-estimation de la consanguinité. Finalement, l'introduction de nouveaux animaux dans une population réduit immédiatement la consanguinité. En conséquence, trois paramètres basés sur les probabilités d'origine ont été récemment introduits.

Le nombre de fondateurs efficaces (f_e) qui mesure la manière avec laquelle l'équilibre des contributions des fondateurs est maintenu au cours des générations. Ce paramètre prend en compte le taux de sélection (par ex. la probabilité d'être parent ou non) et la taille de la famille. Cependant, il néglige la probabilité de perte de gènes du parent à ses descendants.

Le nombre d'ancêtres efficaces (f_a) prend en compte les goulots d'étranglement dans les pedigrees qui constituent la majeure cause de la perte des gènes et qui bien marqués chez les bovins laitiers dû à l'utilisation de l'insémination artificielle. Le nombre de génomes fondateurs (f_g) qui mesure les gènes de fondateurs maintenus dans la population pour des allèles bien déterminés et la manière dont leurs fréquences sont représentées. Ce dernier

paramètre prend en compte toutes les causes de pertes des gènes au cours des ségrégations. Par conséquent, il est représenté par un petit nombre comparé au nombre de fondateurs efficaces et au nombre d'ancêtres efficaces.

La taille effective de la population (N_e) est un outil très intéressant pour prédire tout changement dans la variabilité génétique après une longue période.

Les paramètres dérivés de la probabilité d'origine des gènes sont très utiles pour la description de la structure d'une population après un nombre restreint de générations. Ils peuvent caractériser la politique de reproduction choisie ou même détecter des changements significatifs récents dans la stratégie de reproduction avant que leurs conséquences apparaissent sous forme d'augmentation accrue de la consanguinité. De ce point de vue, les paramètres issus de la probabilité d'origines des gènes peuvent être très intéressants pour étudier de larges populations domestiques caractérisées par un nombre variable et limité de générations et qui ont subi des changements dramatiques dans leurs politiques de reproduction durant les décades passées.

L'utilisation des paramètres issus de la relation de parenté peut être très intéressante pour la gestion des petites populations. Les coefficients de parenté fournissent des informations qui peuvent servir à la fois pour la description et la gestion des populations. Leurs coûts de calcul sont réduits et les résultats obtenus restent plus faciles à expliquer et à faire comprendre aux éleveurs. De plus, les paramètres de parenté peuvent être utilisés à l'échelle d'un troupeau ou d'une lignée pour caractériser le niveau de risque d'une population. Cette situation est intéressante car la connaissance de la structure d'une population au niveau de chacun des troupeaux donne des informations majeures sur le statut des races en danger ou en voie de disparition.

La majorité des études menées ont conclu que depuis les années 80, le nombre de pères à taureaux a diminué de près de 2/3 dans la population Holstein. Les intervalles de génération surtout entre père-fils et mère-fils ont bien diminué ce qui traduit l'accélération des programmes de sélection. Toutes les études mentionnaient que le niveau de consanguinité n'a cessé d'augmenter d'une année à l'autre pour la plupart des populations étudiées. En race Holstein essentiellement, les auteurs ont signalé que la moitié des gènes des femelles de populations de référence récentes provient d'un nombre assez réduit d'ancêtres. Presque toutes les études menées ont mentionné que la variabilité génétique se réduit et qu'il est temps

de la préserver non seulement pour permettre une marge de progrès sur les caractères actuellement sélectionnés, mais surtout pour laisser la possibilité de sélectionner sur d'autres caractères.

Aucune étude n'a traité la structure génétique des populations bovines des pays en développement où leurs programmes génétiques sont basés sur l'importation exclusive de gènes de l'étranger. Comparés au nombre des bovins laitiers européens, rares étaient les études réalisées dans le domaine de la diversité génétique chez des populations de tailles moyennes européennes et axées sur l'utilisation de semences importées. La majorité des études menées ont généralement concerné une seule race ou un nombre réduit de races. Toutes les études concernaient surtout un pays spécifique et aucune d'entre elles n'a tenté de comparer deux ou plusieurs pays en même temps.

L'étude menée dans le cadre de ce DEA constitue une étape primordiale à l'étude ultérieure des interactions génotype x environnement des vaches Holsteins luxembourgeoises et tunisiennes. A cette fin, des programmes d'évaluation génétique du type BLUP modèle animal sont généralement utilisés. Cependant, différentes études ont signalé que l'utilisation du modèle animal dans les populations de taille efficace limitée menait à des changements profonds dans la structure de la population et ne pouvait être le critère de sélection optimal ni en termes de progrès génétique, ni en termes de maintien de la variabilité génétique. Dans ce contexte, ce travail de DEA tentera dans une première étape d'estimer les paramètres de mesure de la variabilité génétique chez les deux populations Holsteins Luxembourgeoise et Tunisienne basée sur l'information de deux pedigrees combinés. Deuxièmement, les liens génétiques entre les 2 populations estimées sur base des informations généalogiques seront analysés afin de permettre l'étude des interactions génotype x environnement.

CHAPITRE III : MATÉRIELS ET MÉTHODES

1. Introduction

Ce travail portera essentiellement sur l'estimation des paramètres de mesure de la variabilité génétique de deux populations Holsteins : Holsteins luxembourgeoises et Holsteins tunisiennes. Au cours de ce travail, nous étudierons également les liens génétiques entre les 2 populations en analysant une information pedigree combinée.

La première partie de ce chapitre décrit les données de départ reçues des Herd-books respectifs des deux pays et explique également les travaux de consolidation des pedigrees en exploitant des fichiers et des bases de données internationaux. La deuxième partie commente le procédé d'estimation des paramètres de mesure de la variabilité génétique.

2. Données

2.1. Introduction

Afin d'assurer une estimation correcte des paramètres et d'augmenter la fiabilité des conclusions formulées dans ce travail, les données pedigree utilisées doivent être bien consolidées et conformes aux structure des bases de données internationales. Dans la suite de ce chapitre, nous détaillerons les phases de standardisation de l'identifiant unique de l'animal, d'extraction et d'interrogation des bases de données internationales.

2.2. Les fichiers de départ.

2.2.1. Le fichier pedigree luxembourgeois

Un fichier initial a été fourni par le centre de calcul allemand VIT à Verden. Ce centre gère les données luxembourgeoises en même temps que les données allemandes. Ce fichier pedigree comptait initialement 127,142 lignes relatives aux femelles nées entre 1990 et 2000 ainsi que leurs ascendants connus. Les principales composantes d'une ligne du fichier pedigree luxembourgeois sont expliquées dans le Tableau 6. Une donnée manquante est symbolisée par un zéro et un parent inconnu est symbolisé par une succession de 19 zéros.

La manière d'identifier un animal suit les recommandations d'INTERBULL car l'Allemagne et le Luxembourg se trouvent membres de la dite organisation vue l'obligation d'échanges des données nationales avec INTERBULL pour les évaluations internationales des taureaux.

Malgré sa tenue selon le standard international de l'enregistrement des animaux, le fichier pedigree luxembourgeois contient des informations manquantes dont l'identification de certains parents.

Tableau 6 : Informations trouvés dans le fichier pedigree Luxembourgeois de départ

HOLLUXF005098089126	19981029	HOLDEUM000577223460	HOLLUXF001090137577
000000M009064004566	19621008	000000M009041017898	000000000000000000
Identification de l'animal			
005098089126	identifiant unique de l'animal		
HOL	race de l'animal (3 caractères)	HOL= Holstein	
LUX	pays de naissance de l'animal	LUX= Luxembourg	
F	sexe de l'animal	F= Femelle	
19981029	date de naissance de l'animal	aaaammjj	
Identification des parents de l'animal			
HOLDEUM000577223460	identifiant INTERBULL du père de l'animal		
HOLLUXF001090137577	identifiant INTERBULL de la mère de l'animal		

2.2.2. Le fichier pedigree Tunisien de départ

Un fichier pedigree initial a été fourni par l'Office de l'Élevage et des Pâturages (OEP). Ce dernier est un organisme para-étatique qui gère les programmes d'amélioration génétique en Tunisie. Le fichier renferme le pedigree des animaux Holsteins enregistrés dans les bases de données du Herd Book du pays. Il contient le pedigree des individus ainsi que leurs parents. Ce fichier contient aussi les pedigrees des taureaux d'insémination artificielle ainsi que ceux de leurs parents. Il a une structure spécifique locale. En effet, le pays n'est pas un membre actif d'Interbull et ne participe pas aux évaluations génétiques internationales. Pourtant des importations d'animaux des pays européens, des USA et du Canada ont eu lieu depuis les années 1970 et continuent à se réaliser de nos jours. Ces animaux sont surtout des génisses pleines, et annuellement des semences de taureaux testés sont importées. Les animaux nés et élevés en Tunisie sont identifiés par un numéro de tatouage et ce n'est que récemment qu'une identification par numéro plastique inviolable gravé au laser est mise en place. Les animaux importés sur pied ou sous forme de semences animales, sont introduits au pays avec un pedigree délivré par le Herd Book officiel du pays d'origine. C'est ce numéro qui est officiellement utilisé comme identifiant lors de l'enregistrement de l'animal dans les bases de

données du Herd book tunisien. Certains taureaux sont identifiés comme parents avec leurs noms. Le Tableau 7 présente l'information pedigree enregistrée dans le fichier initial fourni par l'OEP.

Tableau 7 : Informations trouvées dans le fichier pedigree tunisien de départ

AG1287213	19870102	000001747064	000010359857	F	US	05	GI
BF1395001	19950116	000801025644	BF1392121	F	TU	05	NE
TN0500013628	19950911	000000399635	BN9493048	F	TU	05	NE
0000001747064	19770530	000001556373	000008421616	M	US	05	PI
0000000044135	19901024	000000000000	000000000000	M	SU	05	SI

Identification de l'animal

AG1287213	identifiant unique de l'animal		
05	race de l'animal (2 caractères)	05	= Holstein
US	pays de naissance de l'animal	US	= USA
F	sexe de l'animal	F	= Femelle
19870102	date de naissance de l'animal	aaaammjj	
GI	code origine de l'animal	GI	= génisse importée

Identification des parents de l'animal

000001747064	identifiant officiel du père de l'animal dans son pays d'origine
000010359857	identifiant officiel de la mère de l'animal dans son pays d'origine

2.3. Consolidation des pedigrees

Le fichier pedigree luxembourgeois est structuré conformément au standard et à la nomenclature de l'identification des animaux utilisés à l'échelle internationale (base de données d'INTERBULL et les bases de données des pays membres de ce dernier organisme). Cette situation permet d'interroger facilement toutes ces bases de données pour consolider ou extraire les informations nécessaires.

Le fichier pedigree tunisien contient les informations de base fournies par les herd books des pays d'origine mais reste non structuré conformément à la structure du fichier luxembourgeois. Dans une première étape, nous présenterons la procédure utilisée pour standardiser la nomenclature de l'identité de chaque individu (animal ou parent) et dans une seconde étape, la procédure utilisée pour consolider l'information pedigree en exploitant et en interrogeant les bases de données internationales.

2.3.1. Standardisation et validation de l'identité des animaux

Chaque individu doit être enregistré et repéré par un code international qui permet une très bonne traçabilité. Ce code est initié par l'organisme international de l'évaluation génétique des taureaux (INTERBULL). Il est composé au total de 19 digits et doit être tenu et enregistré conformément à la structure suivante : `XXXXXXXX999999999999`. Les 3 premiers caractères désignent un code race standardisé (ex. HOL pour la race Holstein). Ils sont suivis par 3 autres caractères déterminant le pays de naissance de l'animal (ex. BEL pour la Belgique). La 7^{ème} position reflète le sexe de l'individu (soit F pour les femelles et M pour les mâles). Les 12 derniers digits constituent le numéro officiel d'identification de l'animal dans son pays d'origine.

Dans le but de standardiser le fichier pedigree tunisien de départ, la procédure suivante a été adoptée. Des programmes informatiques en langage C ainsi que des scripts Perl ont été développés et appliqués.

- Les animaux présents ont d'abord été regroupés dans une base de données avec une entrée unique de l'identifiant du herd book du pays d'origine pour chaque animal (individu et parents). Dans cette base, ont été assignés, pour chaque enregistrement, le sexe, le pays de naissance et le code race appropriés. Les codes races et les codes pays ont été auparavant transformés sur 3 digits selon les recommandations d'INTERBULL
- Dans cette même base de données, un champ qui a pour taille 19 caractères alphanumériques a été ajouté. Il a été rempli pour chaque enregistrement par une concaténation du code de la race, du code du pays, du code de sexe et de l'identifiant unique du pays d'origine.
- Cette dernière table a été utilisée pour correspondre à chaque ligne du fichier de départ le nouveau identifiant de structure standard. Ce numéro de correspondance est appliqué à l'animal, à son père et sa mère.
- Cette table ainsi constituée d'identifiants standardisés pour chaque individu, son père et sa mère a été confrontée avec les bases de données INTERBULL (téléchargeables après chaque routine run sur le ftp interbull), les fichiers de références croisées INTERBULL et Allemand, aux bases de données à distance américaines et canadiennes et à la base de données PROTEJE (regroupant les pedigrees des herds books des pays européens). Un code a été ajouté à chaque enregistrement et contenant une des 3 valeurs (existant valide, existant mais différent, inexistant). Le code inexistant signifie que le numéro d'identifiant en question n'a été trouvé enregistré

dans aucune des bases de données internationales. Le code existant mais différent signifie que l'identifiant a été repéré dans une des bases de données internationales, mais l'identifiant des parents ou de l'un des deux diffère de celui enregistré dans la table intermédiaire standardisée tunisienne. Un code spécial de la base de données en question est repéré.

- Les enregistrements (ayant le code existant, ou existant mais différent) ainsi que ceux qui sont nés en Tunisie et avec des parents d'origine tunisienne ont été filtrés pour constituer le début de la base de données tunisienne standardisée.
- Pour le reste des données non retenues suite à cette dernière opération, une base intermédiaire a été utilisée. Des scripts et programmes informatiques en langage C spécifiques ont été appliqués. Ils ont été basés surtout sur l'exploitation des variables élémentaires des bases de données internationales de références (à savoir les noms, les dates de naissance et les références croisées). La dernière approche fut d'améliorer à la main le cas des animaux non trouvés dans aucune base de données internationale de référence.
- Finalement une base finale tunisienne contenant des identifiants conformes à la base luxembourgeoise et aux bases de données internationales a été assemblée.

2.3.2. Extraction et consolidation des pedigrees

Cette étape a concerné le fichier de départ luxembourgeois ainsi que le fichier pedigree tunisien standardisé. Des scripts Perl, des programmes SAS et des programmes en langage C ont été mis au point et appliqués pour l'extraction des pedigrees complets des individus sans parents connus enregistrés dans les deux bases de départ. Les fichiers de références INTERBULL et les bases de données américaines et canadiennes ont servi pour l'extraction des pedigrees des pères. Pour les mères, se sont surtout le fichier PROTEJE dans un premier lieu et les bases nord américaines et canadiennes qui ont été utilisés pour compléter et extraire les pedigrees.

Le procédé d'extraction s'est déroulé d'une manière itérative et a consisté à ajouter le pedigree de chaque individu et de ses parents connus non enregistrés auparavant dans les deux fichiers. Celui-ci est utilisé plusieurs fois jusqu'à ce que le nombre d'animaux ajouté soit nul.

A la fin de cette étape, les deux fichiers pedigree finaux luxembourgeois et tunisien ont été obtenus. Le premier comprenait 151,381 individus, nés entre 1917 et 2000. Son homologue tunisien contenait quant à lui, à la fin du processus 140,392 individus nés entre 1917 et 2000.

2.3.3. Détermination de la composition raciale

La composition raciale de chaque individu a été estimée après classement des animaux du plus vieux au plus jeune. Différentes approches furent envisagées pour aboutir à cette estimation.

La première fut d'estimer la composition raciale des individus en tenant compte de la relation de parenté avec leurs parents de race connue.

La deuxième consistait à remplacer la composante raciale inconnue par l'activité d'élevage quand celle-ci était connue.

Pour les fondateurs enregistrés avec des races inconnues, c'est la composition raciale moyenne de leurs descendants qui fut utilisée. Ceci a été effectué après avoir tenu compte de la race des partenaires d'accouplement.

3. Estimation des paramètres de mesure de la variabilité génétique

3.1. Constitution de populations de référence

La majorité des paramètres à estimer nécessite la définition d'une ou de plusieurs populations de référence. C'est sur base des animaux existant dans la population de référence que les fondateurs, les ancêtres, et les variables nécessaires à l'explication de la diversité génétique seront déterminés. Une population de référence pour chaque pays a été constituée. Elle était constituée des femelles qui ont des résultats de contrôle laitier enregistrés entre 1990 et 2000.

Pour permettre l'estimation de la parenté moyenne de certaines sous-populations avec tous les individus de la population, pour chaque pays, 4 sous-populations ont été constituées : il s'agissait des femelles nées en 1986, 1990, 1994 et 1998.

Les vaches en lactation présentes en 1999 ont été sélectionnées comme sous-populations de référence pour quantifier leur parenté avec les taureaux en testage des pays membres d'INTERBULL.

3.2. Renumérotation du fichier pedigree

Le programme PEDIG (Boichard, 2002), utilisé pour estimer les paramètres de la variabilité génétique, requiert une renumérotation du fichier pedigree. Ainsi, chaque individu s'est vu attribuer un numéro.

Le programme de renumérotation, renummat3x (Miształ, 1997), a été utilisé pour la renumérotation du fichier pedigree qui s'est présenté de la manière suivante :

- numéro d'individu, en séquence de 1 à N ;
- numéro du père. Un père inconnu est codé par 0;
- numéro de la mère. Une mère inconnue est codée par 0 ;
- sexe de l'individu. Un mâle est codé par 1 ; une femelle par 2 ;
- année de naissance.

Une renumérotation du fichier pedigree relatif à chaque pays ainsi que le fichier pedigree combiné des deux pays a été effectuée.

3.3. Les données démographiques

3.3.1. Connaissance des généalogies

La qualité des fichiers pedigree a été étudiée pour les deux populations de référence relatives à chacun des 2 pays. La fraction d'ancêtres connus pour chaque génération a été calculée pour chaque individu. Ceci a permis de calculer le nombre moyen d'ancêtres par année de naissance.

Le nombre d'équivalent de génération connu (E_k) a été calculé comme étant la somme des coefficients $(1/2)^n$, où n est le nombre de générations séparant l'individu de son ancêtre connu.

3.3.2. Intervalle de génération

L'intervalle de génération a été défini comme étant l'âge moyen des parents quand leurs descendants sont nés. L'âge en années pour chaque parent a été calculé en déduisant de la date de naissance du produit la date de naissance du parent étudié. Une moyenne par année de naissance et pour les deux voies de transmission père-fille et mère-fille a été calculée.

3.4. Calcul des coefficients de consanguinité

Le calcul des coefficients de consanguinité a été basé sur une version modifiée de la méthode de Meuwissen et Luo (1996) et présentée par Croquet et al., (2006). Dans cette méthode, les fondateurs (animaux ayant des parents inconnus) sont considérés être les descendants d'animaux fantômes auxquels un groupe génétique est attribué. La consanguinité de ces fondateurs est alors supposée égale à la consanguinité moyenne des animaux qui seraient issus

d'accouplements entre des individus appartenant aux mêmes groupes génétiques que ces parents fantômes.

Les animaux présents dans le pedigree ont été regroupés sur base de leur sexe, de leur pays d'origine et de leur année de naissance. La concaténation de ces variables a permis de constituer un groupe génétique pour chaque individu. Pour les fondateurs à parents inconnus, la règle a été de supposer que leurs parents inconnus étaient originaires du même pays que leurs descendants. L'année de naissance de ces parents inconnus a été estimée à partir de l'année de naissance du descendant moins 5 ans pour le père et moins 3 ans pour la mère.

Les coefficients de consanguinité individuels ont été également estimés. Une moyenne de la consanguinité par année de naissance des deux populations de référence a été calculée par la suite.

Le groupement des taureaux utilisés dans chacun des pays sur base de l'origine géographique : USA, Canada, Allemagne et Pays Bas et de leur année de naissance a été effectué et le calcul de la moyenne des coefficients de la consanguinité individuelle de chaque groupe a été effectué.

La taille efficace de la population (N_e) a été estimée à partir du taux de consanguinité par génération. Ce dernier a été obtenu en multipliant le taux d'accroissement annuel de consanguinité (ΔF_y) par l'intervalle entre génération (L).

$$N_e = \frac{1}{2\Delta F_y * L}$$

La taille efficace de la population a été estimée pour des intervalles de temps pendant lesquels l'évolution de la consanguinité est approximativement linéaire.

3.5. Estimation de la parenté entre individus

La parenté moyenne entre des individus d'une part et un groupe de référence d'autre part a été estimée par le programme PEDIG (Boichard, 2002). Ce programme a été utilisé pour calculer la parenté des individus de chacune des 2 populations de référence entre-eux et ainsi que la relation de parenté entre chaque individu de la population de référence luxembourgeoise avec les individus de la population de référence tunisienne.

Ce même programme a été aussi utilisé pour calculer la parenté entre les femelles présentes au contrôle laitier en 1999 et les taureaux en testage des pays membres d'INTERBULL nés en 1995.

La parenté moyenne entre les mâles utilisés au niveau de la population de référence luxembourgeoise et les mâles utilisés au niveau de la population homologue tunisienne de référence a été calculée pour apprécier les liens génétiques entre ces deux groupes de reproducteurs.

3.6. Les probabilités d'origine des gènes

Les probabilités d'origine des gènes permettent d'étudier la structure génétique d'une population. Elles se basent surtout sur la contribution des fondateurs à la diversité génétique. Dans ce cadre, tout individu sans parents connus et disposant de descendants enregistrés est déclaré comme fondateur.

Le programme PEDIG (Boichard, 2002) a été exploité pour l'estimation des paramètres de mesure de la variabilité génétique. Trois paramètres ont été déterminés à savoir :

3.6.1. Le nombre de fondateurs efficaces

Le nombre de fondateurs efficaces a été calculé par la formule suivante :

$$f_e = \frac{1}{\sum_{k=1}^f q_k} \text{ où } q_k \text{ représente la proportion des gènes avec laquelle le fondateur } k \text{ a contribué}$$

à la population de référence. Le nombre de fondateurs efficaces est le nombre de fondateurs qui, s'ils contribuait tous de la même façon, conduirait à la même variabilité génétique dans la population de référence.

Le fichier pedigree renuméroté de chaque pays a été trié du plus jeune au plus vieux. Une population de référence constituée par les femelles nées entre 1990 et 2000 a été désignée. Pour le calcul de la contribution de chaque fondateur k (q_k), un vecteur q a été initié. Ce dernier est composé de la valeur de 1 pour chaque individu présent dans la population de référence et de la valeur 0 pour tout autre animal présent dans le pedigree. Un parcours de tout le pedigree du plus jeune au plus vieux a été effectué et la contribution q de chaque ancêtre q a été calculée comme suit :

- si le père de l'individu i est connu « père(i) », la contribution q du père (i)
 - o $q(\text{père}(i)) = q(\text{père}(i)) + 0.5 * q(i)$
- si la mère de l'individu i est connue « mère (i) », sa contribution q
 - o $q(\text{mère}(i)) = q(\text{mère}(i)) + 0.5 * q(i)$

3.6.2. Le nombre d'ancêtres efficaces

Pour les populations connaissant des goulots d'étranglement au niveau de leurs pedigrees, tel est le cas des populations qui utilisent l'insémination artificielle, l'estimation du nombre de fondateurs efficaces selon la formule précédente est souvent surestimée.

Pour contourner ce problème, le nombre minimum d'ancêtres (fondateurs ou non) nécessaire pour expliquer la diversité génétique complète de la population de référence a été déterminé. Les ancêtres ont été choisis sur base de leur contribution q_k à la population de référence sélectionnée. Le premier meilleur ancêtre est choisi sur base de la plus haute contribution génétique (q_k) et sa contribution marginale noté p_k sera égale à q_k . D'une manière itérative seront déterminés les autres ancêtres. En effet, au tour n , le $n^{\text{ième}}$ ancêtre sera déterminé en se basant sur sa contribution marginale (p_k). Cette dernière est définie comme étant la contribution génétique de l'ancêtre k qui n'est pas encore expliquée par les $(n-1)$ ancêtres déjà sélectionnés. Le fait est que quelques ancêtres parmi ces $(n-1)$ ancêtres déjà sélectionnés, peuvent être aussi des ancêtres de l'individu k . Afin d'éviter cette redondance, la contribution marginale de l'ancêtre k (p_k) était ajusté pour la contribution a_i des $(n-1)$ ancêtres de l'individu k comme suit : $p_k = q_k (1 - \sum a_i)$.

D'autre part, certains des $(n-1)$ ancêtres déjà sélectionnés peuvent être des descendants de l'individu k , et puisque leurs contributions ont déjà été prises en compte et pour ne pas être de nouveau attribuées à l'individu k , l'information pedigree de chaque ancêtre majeur déjà trouvé est éliminée et le pedigree est par la suite mis à jour de cette manière à chaque itération.

Finalement le nombre efficace d'ancêtres a été calculé selon la formule suivante $f_a = \frac{1}{\sum_{k=1}^f p_k}$

où p_k représente la contribution marginale de chaque ancêtre k à la population de référence.

3.6.3. Le nombre de génomes de fondateurs efficaces

Le programme de Boichard, (2002) a été exploité pour simuler la ségrégation des gènes des fondateurs dans la population pour estimer le nombre de génomes de fondateurs efficaces encore présents dans les deux populations femelles de référence, à partir des fréquences géniques observées.

*CHAPITRE IV : RESULTATS ET
DISCUSSIONS*

1. Introduction

Lors de ce travail, l'étude de la variabilité génétique des deux populations Holsteins luxembourgeoise et tunisienne a été entreprise à différents niveaux. La première partie de cette étude concerne les paramètres démographiques. La deuxième partie concerne l'estimation des paramètres de la variabilité génétique, respectivement, l'estimation de la consanguinité et des paramètres issus de la probabilité d'origine des gènes. Finalement, les liens génétiques basés sur l'analyse des parentés inter et intra pays ont été étudiés à partir d'une information pedigree combinée. Ceci a permis d'évaluer la faisabilité d'envisager une étude des interactions génotype x environnement des vaches laitières luxembourgeoise et tunisienne.

2. Paramètres démographiques

2.1. Les données analysées

Tous les résultats qui seront exposés dans cette étude reposent sur l'analyse généalogique des animaux soumis au contrôle laitier des 2 populations Holsteins luxembourgeoise et tunisienne. Les données concernent les vaches contrôlées entre 1990 et 2000, ainsi que leurs ancêtres connus. Les 2 fichiers pedigrees ne comprennent pas les jeunes mâles nés durant cette période. Les effectifs analysés sont présentés dans la figure 3.

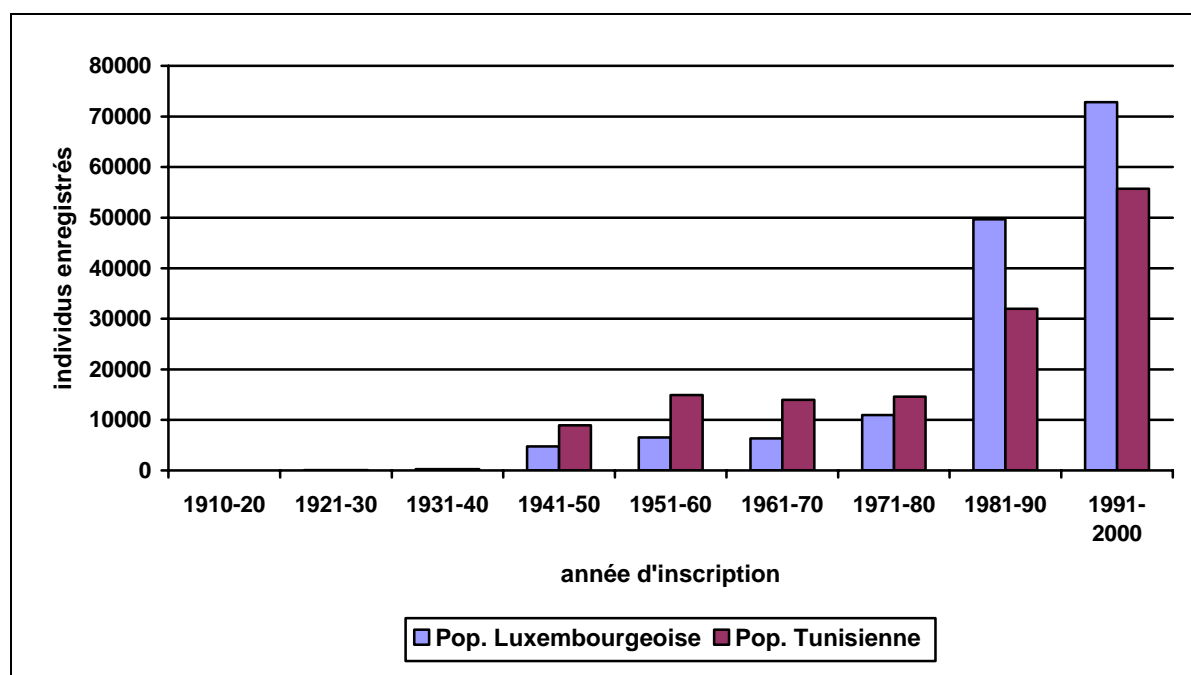


Figure 3 : Nombre d'individus enregistrés dans les herds books luxembourgeois et tunisien par période de 10 ans

Le nombre d'individus enregistrés dans les deux herd books reste faible avant les années 80. La plupart des individus inscrits sont nés après cette période. Ces individus représentent 81 et 62 % du nombre total des individus enregistrés respectivement pour la Tunisie et le Luxembourg. En Tunisie, pourtant que les importations des génisses pleines à partir de certains pays européens ont été réalisées depuis les années 70 (Djemali and Burger, 1992), l'information enregistrée à cette époque s'est résumé à l'identification des individus, de leurs date de naissance et uniquement pour peu parmi eux de leurs mères et de leurs pères. Il s'agit essentiellement des animaux élevés dans des fermes pilotes et des domaines étatiques.

2.2. La connaissance des généalogies

Afin de mieux apprécier la précision des paramètres de mesure de la variabilité génétique des deux populations étudiées, les indices de qualification de l'information généalogique ont été estimés. Le degré de connaissance des généalogies des 2 populations étudiées a été d'abord apprécié par le pourcentage des ancêtres connus par génération dans les 2 pedigrees de départ et ceux finalement consolidés. La Figure 4 illustre l'évolution du pourcentage des ancêtres connus par génération.

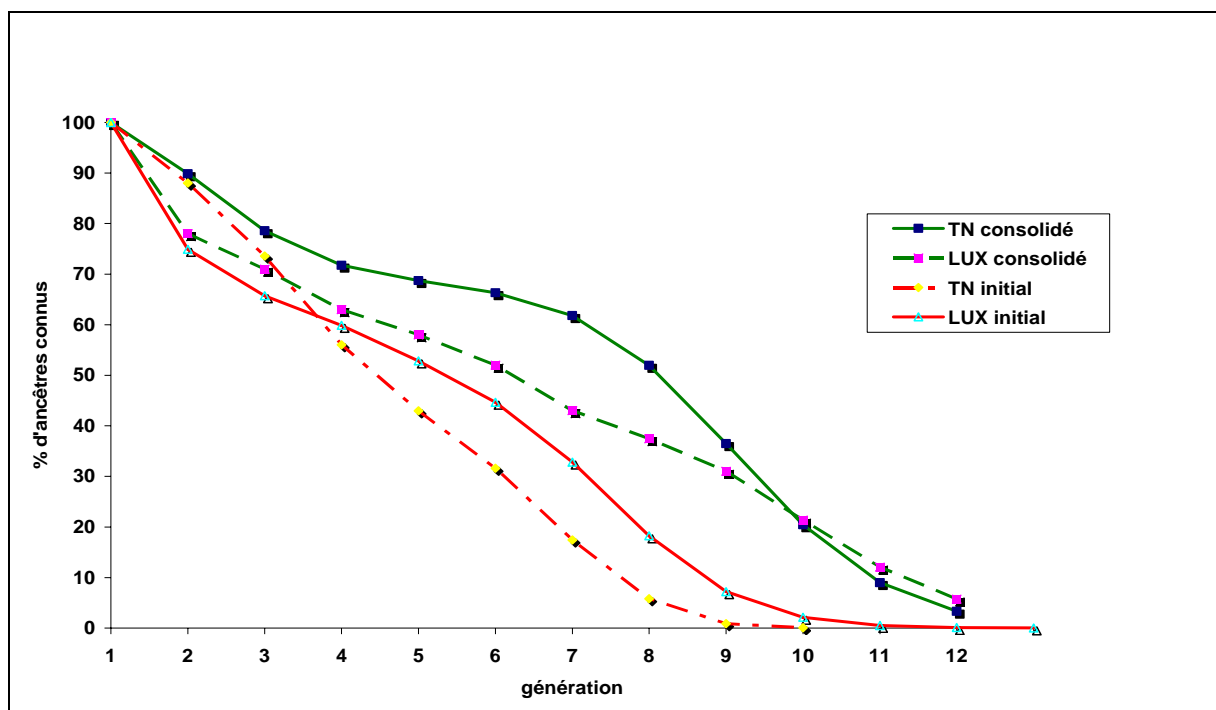


Figure 4 : Pourcentage des ancêtres connus par génération chez les deux populations de référence luxembourgeoise et tunisienne

* Initial: fichier de départ

** Consolidé: fichier amélioré par les bases internationaux

Selon cette figure, la connaissance des généalogies à partir des fichiers pedigrees améliorés demeure acceptable jusqu'à la 4^{ème} génération chez les 2 populations de référence avec plus de 70 % d'ancêtres connus. Cependant, ce pourcentage diminue par la suite pour atteindre les 55 % au niveau de la 6^{ème} génération et ne cesse de diminuer par la suite. Au niveau de la 10^{ème} génération, le pourcentage d'ancêtres connu était de l'ordre de 20 % pour les deux populations.

Le fichier pedigree tunisien de départ a été nettement amélioré par l'exploitation de bases de données internationales. Quoique ce fichier de départ semble être plus complet avant la 3^{ème} génération, cette tendance est renversée à partir des générations suivantes par l'observation d'une meilleure connaissance des généalogies enregistrées dans le fichier luxembourgeois de départ.

La connaissance des généalogies a également été appréciée par le nombre moyen d'équivalente génération connue dans les 2 populations de référence pour les femelles nées entre 1990 et 2000. Comme présenté dans la Figure 5, ce nombre tend à augmenter d'une année à l'autre. L'amélioration des pedigrees par l'exploitation des données internationales a laissé une nette connaissance des généalogies essentiellement chez la population de référence tunisienne. Après amélioration des pedigrees, le nombre d'équivalente génération connue a augmenté de 5.4 à 8.2 entre 1990 et 2000 chez cette population et de 4.2 à 6.3 chez son homologue luxembourgeoise pour la même période.

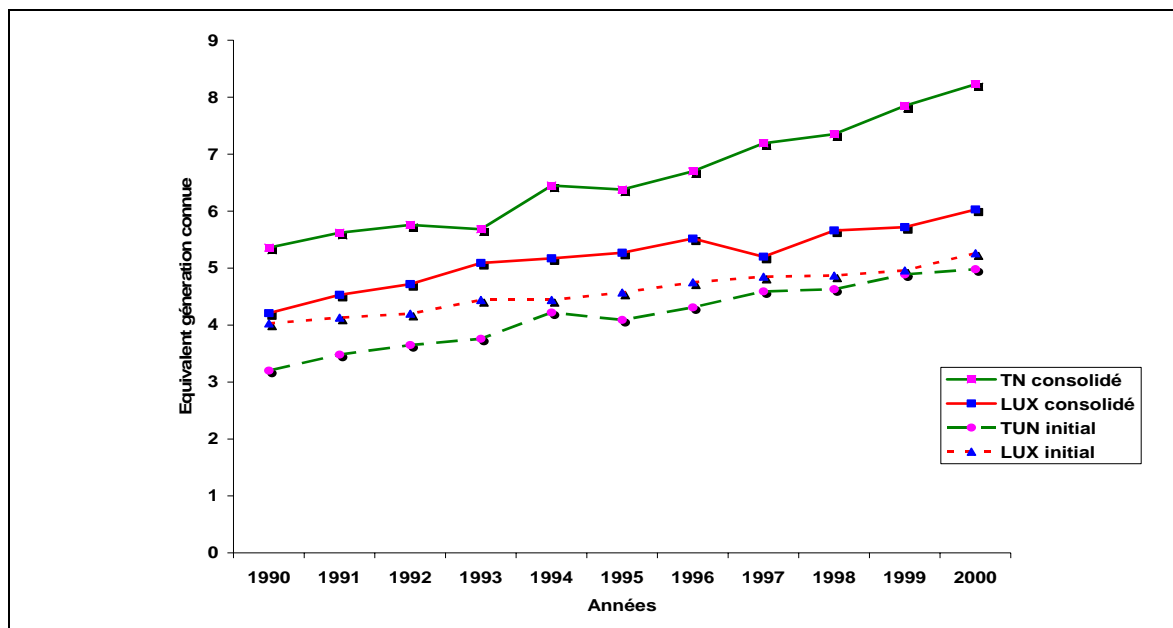


Figure 5 : Nombre d'équivalentes générations connues par année de naissance des 2 populations de référence luxembourgeoise et tunisienne.

La consolidation des 2 pedigrees par l'exploitation des fichiers INTERBULL et des bases de données internationales a permis une augmentation considérable du nombre d'ancêtres comparé au nombre enregistré dans les fichiers de départ. En effet, après amélioration le nombre d'ancêtres enregistrés est devenu 10 fois plus grand que le nombre renfermé dans le fichier de départ pour les animaux tunisiens nés en 1990 (Figure 6). Pour le cas du Luxembourg et pour la même année, ce nombre a augmenté de 5 fois par rapport à celui qui était connu dans le fichier pedigree de départ. Le nombre d'ancêtres n'a cessé d'augmenter d'une année à l'autre après la consolidation des 2 pedigrees. Ainsi, il est devenu de l'ordre de 3063 ancêtres connus pour les animaux luxembourgeois nés en 2000 contre 430 ancêtres connu dans le fichier de départ pour la même année. Chez la population tunisienne et pour cette même année, ce nombre a atteint 2574 ancêtres contre seulement 168 dans le fichier de départ. Cependant, il est clair que la consolidation des pedigrees par l'exploitation des différentes bases de données internationales a permis d'améliorer la qualité de l'information généalogique des 2 populations.

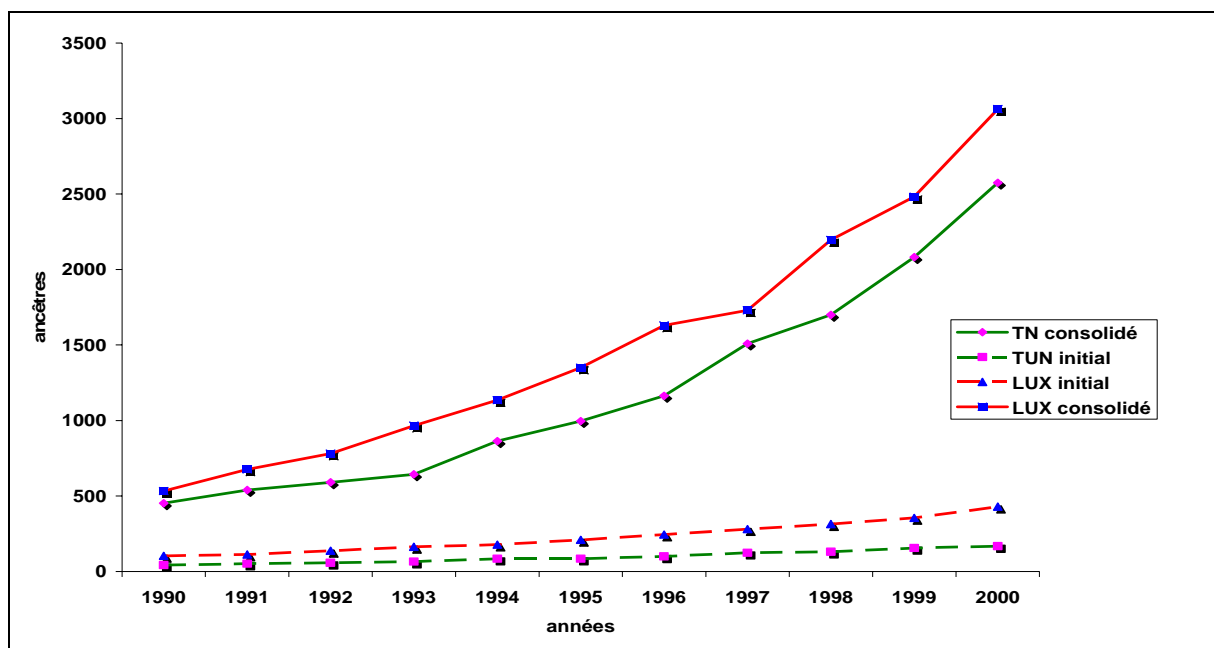


Figure 6 : Nombre d'ancêtres connus par année de naissance des femelles des 2 populations de référence luxembourgeoise et tunisienne.

Le manque de l'information pedigree des 2 populations peut être expliqué par le fait que les pères et mères de plusieurs animaux nés avant les années 90 étaient enregistrés inconnus. Pour le cas du Luxembourg, ceci était essentiellement dû au transfert de la gestion informatique des données par le centre de calcul allemand de VIT à Verden. Pour la Tunisie, la raison majeure était essentiellement l'omission de l'enregistrement de la parenté de plusieurs animaux importés. En plus, et afin d'intensifier le contrôle des performances à son début, plusieurs

vaches contrôlées et sans parenté connue ont été acceptées à être inscrites dans les fichiers herd book.

2.3. Les intervalles entre générations

Les intervalles entre générations pour les 2 voies père-fille et mère-fille ainsi que la moyenne de ces deux intervalles par année sont présentées dans le Tableau 8. L'intervalle moyen entre génération reste constant chez la population tunisienne. Par contre, au Luxembourg cet intervalle marque une diminution d'une année à l'autre. L'intervalle moyen entre générations est uniformément inférieur pour la population luxembourgeoise. Ceci est dû essentiellement à l'allongement de l'intervalle père-fille de l'ordre de 1.6 ans en plus chez la population tunisienne comparé au même paramètre calculé pour la population luxembourgeoise. L'intervalle mère-fille reste constant entre 1990 et 2000 pour les 2 populations avec une valeur moyenne de 4.5 et reste comparable à la valeur rapportée par Boichard et al. (1996) pour la population Holstein française. L'intervalle entre génération moyen reste aussi comparable à la valeur de 6 ans rapportée par Maltecca et al. (2002) chez les 4 populations holsteins italiennes, françaises, allemande et hollandaise étudiées.

Les différences des intervalles entre générations essentiellement pour la voie père-fille peuvent être expliquées par les pratiques différentes de choix et d'utilisation des reproducteurs mâles dans les deux pays. La Tunisie importe des taureaux sous forme de semences animales après élaboration de cahier de charges via des procédures administratives plus ou moins complexes. Au Luxembourg, l'utilisation de jeunes taureaux de testage en parallèle avec les Allemands durant les dernières années peut expliquer l'allègement de l'intervalle de génération père-fille.

Tableau 8 : Les intervalles entre générations (en années) par année de naissance pour les 2 populations de référence au Luxembourg et en Tunisie.

	Père – fille		Mère – fille		Moyenne	
	Luxembourg	Tunisie	Luxembourg	Tunisie	Luxembourg	Tunisie
1990	7.9	8.9	4.5	4.3	6.2	6.6
1991	7.7	8.8	4.5	4.4	6.1	6.6
1992	7.7	8.8	4.4	4.5	6.1	6.7
1993	7.3	8.8	4.5	4.7	5.9	6.8
1994	7.2	8.4	4.5	4.7	5.9	6.6
1995	7.0	8.3	4.5	4.6	5.8	6.5
1996	6.8	8.8	4.5	4.7	5.7	6.8
1997	6.7	8.7	4.5	4.6	5.6	6.7
1998	6.8	8.6	4.4	4.5	5.6	6.6
1999	6.8	9.1	4.4	4.6	5.6	6.9
2000	6.9	8.9	4.3	4.5	5.6	6.7
Moyenne	7.1	8.7	4.4	4.5	5.8	6.6

3. La consanguinité et son évolution

Les trends de consanguinité des femelles luxembourgeoises et tunisiennes nées entre 1990 et 2000 sont présentés dans la Figure 7. A partir des années 90, le niveau de la consanguinité commence à augmenter d'une année à l'autre d'une manière substantielle et pour les 2 populations. La consanguinité des femelles de la population de référence tunisienne est plus élevée que la consanguinité de leurs contemporaines luxembourgeoises. La consanguinité n'évolue que très peu jusqu'à 1985. Les taux ont variés de 0.042 % et de 0.040% en 1983 à 0.907% et 0.300% en 1989 respectivement chez les femelles tunisiennes et luxembourgeoises.

A partir des années 90, l'évolution de la consanguinité est presque linéaire avec un taux d'accroissement annuel de l'ordre de 0.15% et de 0.23% respectivement chez la population de référence luxembourgeoise et tunisienne. Ces taux restent assez proche du taux de 0.17% observé au niveau de la population Holstein britannique (Kearney et al., 2004). Un taux d'accroissement annuel de la consanguinité des Holsteins américaines de l'ordre de 0.20% par année entre 1990 et 1998 a été rapporté par Thompson et al. (2000).

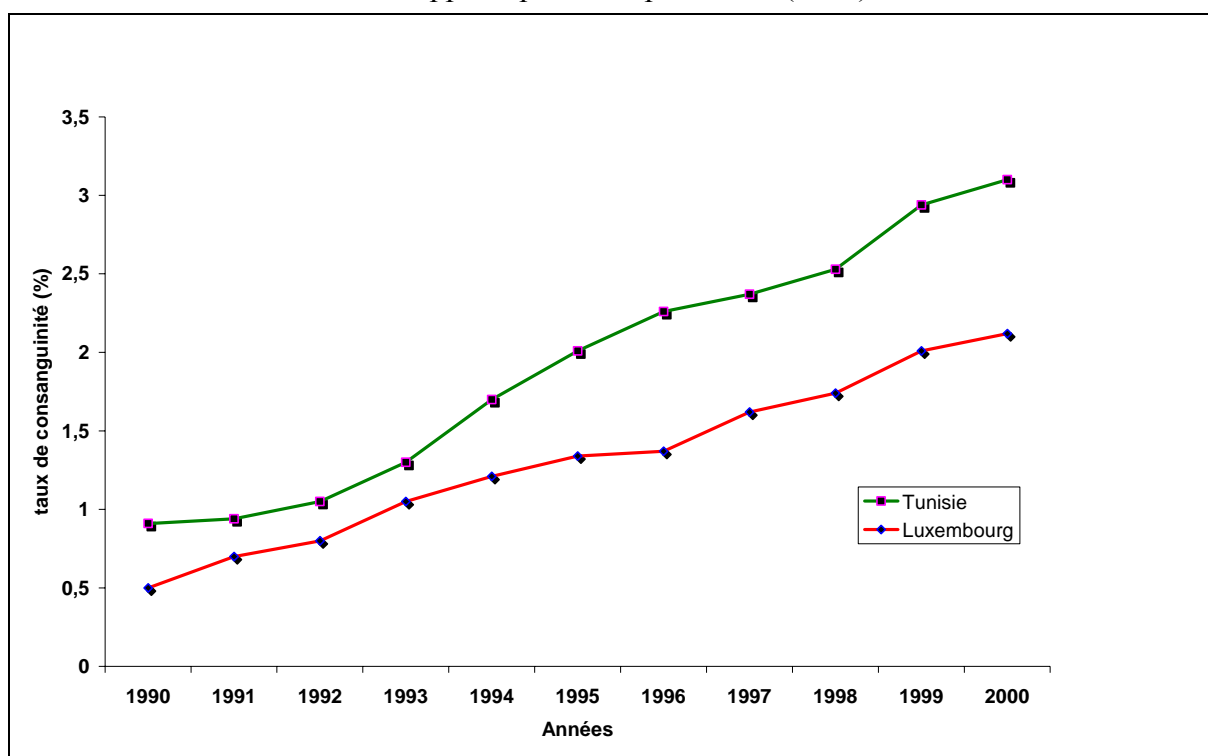


Figure 7 : Evolution de la consanguinité par année de naissance des femelles des 2 populations de référence luxembourgeoise et tunisienne.

Ces évolutions de consanguinité correspondent à des effectifs génétiques réalisés allant de 47 à 69 pour la population luxembourgeoise et de 26 à 59 pour la population tunisienne (Tableau 9). Pour illustrer la signification de ces valeurs, notons qu'un effectif génétique de 100

correspondrait à un cheptel femelle de taille infinie et à 25 mâles seulement. Dans la pratique, les mâles sont bien plus nombreux, mais il y a utilisation abusive de certains d'entre-eux.

Ce constat demeure comparable à ce qui est observé dans d'autres pays tels que le Canada (Miglior, 2000), la France (Boichard et al., 1996) et le Danemark (Soerensen et al., 2005). L'ensemble de ces résultats indique bien qu'en dépit d'un cheptel de femelles souvent très important, les races bovines laitières sont des populations à base génétique fort étroite et de taille efficace très inférieure à leur taille réelle. Cette situation est une conséquence directe de la réduction drastique du nombre d'ancêtres mâles majeurs, et particulièrement du nombre de pères à taureaux.

Tableau 9 : La taille efficace des 2 populations de référence luxembourgeoise et tunisienne.

	Période	Accroissement annuel de la consanguinité (%)	Intervalle de génération	Taille efficace de la population
Population luxembourgeoise	1990-1993	0.175	6.1	47.0
	1994-1997	0.126	5.8	69.0
	1998-2000	0.190	5.6	47.0
Population tunisienne	1990-1993	0.128	6.6	59.1
	1994-1997	0.226	6.6	33.5
	1998-2000	0.285	6.7	26.1

L'évolution de la consanguinité des taureaux utilisés au Luxembourg et en Tunisie et répartis selon différents pays d'origine est rapportée par les Figures 8 et 9 respectivement. Pour les 2 pays, la consanguinité des taureaux utilisés ne cesse d'augmenter d'une année à l'autre indépendamment de l'origine de ces taureaux. Comparé aux taux moyens de consanguinité estimés chez les femelles, les taureaux ont présenté des taux plus élevés.

La consanguinité des taureaux d'origine américaine et canadienne utilisés dans les 2 pays reste plus élevée que les taureaux d'origine européenne. Les courbes de consanguinité des taureaux d'origine nord américaine et canadienne démarrent à un niveau assez élevé. Ceci est un signe d'un taux de consanguinité de base élevé et explicable par le nombre limité d'importations d'animaux étrangers et l'intensification de l'insémination artificielle durant les années 80 qui a beaucoup limité la diversité génétique des lignés existantes pendant les années 60.

La consanguinité des taureaux d'origine hollandaise et allemande reste faible au début des années 80 ; années qui coïncident avec le début de la « holsteinisation ». Ce phénomène s'explique par le fait que les Hollandais et les Allemands ont d'abord utilisé des reproducteurs croisés avant d'utiliser des taureaux Holsteins de race pure. L'utilisation excessive de taureaux et de mères à taureaux d'origine américaine et canadienne a entraîné un accroissement des taux de consanguinité des taureaux de ces pays courant les années 90.

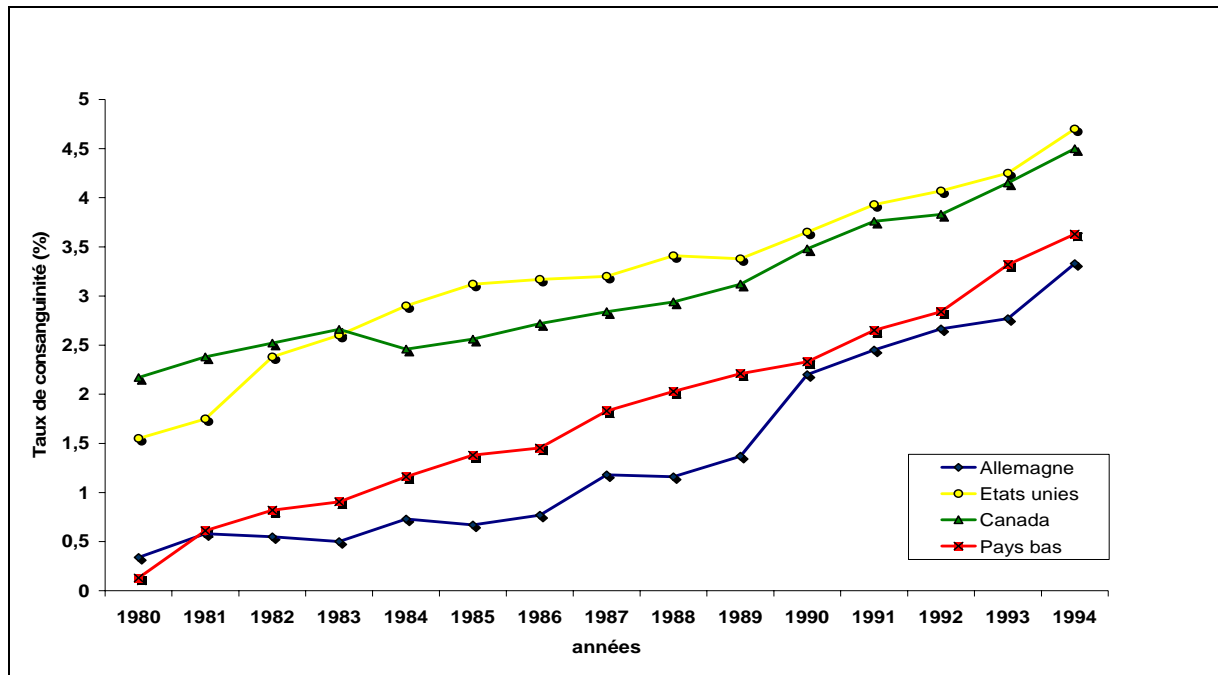


Figure 8 : Evolution de la consanguinité des taureaux utilisés par la population de référence luxembourgeoise.

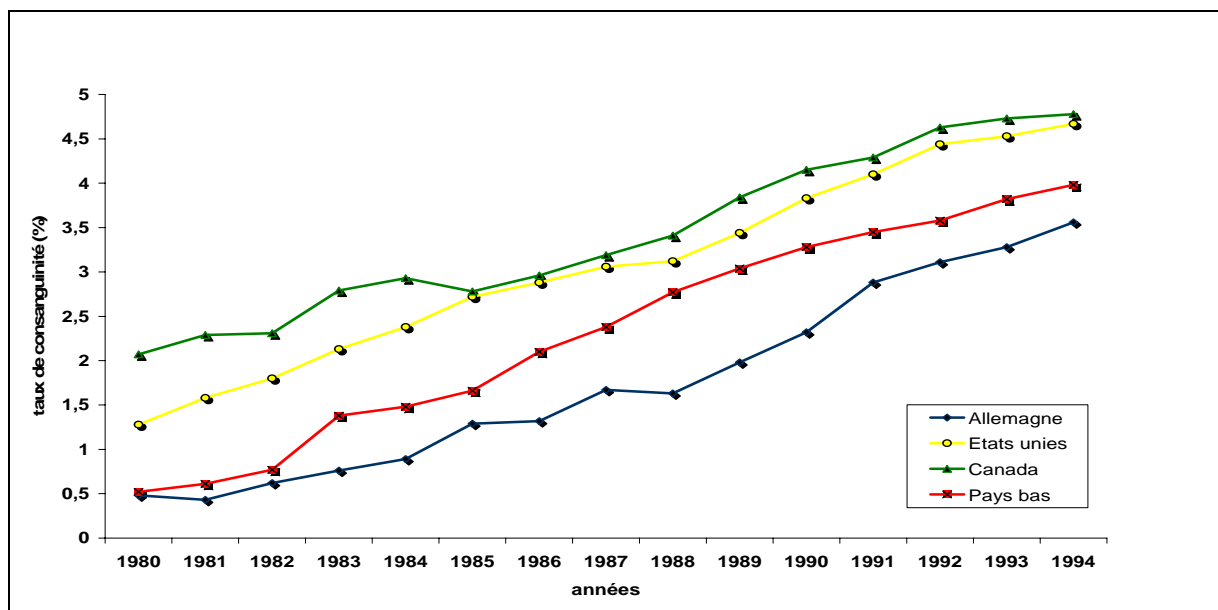


Figure 9 : Evolution de la consanguinité des taureaux utilisés par la population de référence tunisienne.

Les taux de consanguinité élevés des femelles de la population de référence tunisienne peuvent être expliqués par un nombre annuel de filles de plus en plus élevés et issues d'un nombre restreint de taureaux de plus en plus consanguins courant ces dernières années. Le nombre moyen de filles par taureau a presque été multiplié par 2 depuis les années 1997 avec des taureaux ayant des taux élevés de parenté et de consanguinité. Dans la population de référence luxembourgeoise, le nombre de filles par taureaux est resté constant durant les 10 années d'étude comme le montre le Tableau 10.

Tableau 10 : Taille des filles par année et consanguinité moyenne de leurs pères pour les 2 populations de référence luxembourgeoise et tunisienne.

Année de naissance	Nombre moyen de filles par taureau		Nombre maximum de filles par taureau		Moyenne de la consanguinité des pères (%)	
	Tunisia	Luxembourg	Tunisia	Luxembourg	Tunisia	Luxembourg
1990	7	9	487	188	1.39	1.23
1991	7	9	210	215	1.47	1.35
1992	7	8	272	290	1.77	1.63
1993	7	8	314	225	1.81	1.88
1994	8	9	331	355	2.16	2.11
1995	7	9	338	295	2.19	2.27
1996	7	9	200	203	2.42	2.49
1997	10	7	300	122	2.55	2.63
1998	8	9	278	209	2.64	2.55
1999	15	9	393	216	2.81	2.56
2000	14	9	274	172	3.05	2.87

La Tunisie a opté depuis longtemps pour l'importation de semences animales basée sur des conversions vers la base américaine. De plus, l'absence d'une organisation professionnelle structurée pour la gestion des ressources génétiques ainsi que l'absence de plans d'accouplements permettant d'éviter l'accroissement de la consanguinité ont participé à l'utilisation massive d'animaux de plus en plus apparentés entraînant ainsi une augmentation de la consanguinité.

Les niveaux de consanguinité au Luxembourg et en Tunisie restent comparables au taux observés dans plusieurs autres pays du monde tels que la France (Moureaux, 2003), le Danemark (Soeresen et al., 2005) et la Grande Bretagne (Kearney et al., 2004). Ces taux de consanguinité assez élevés sont essentiellement dus à l'utilisation de plusieurs taureaux Holsteins d'origines américaine et canadienne. Le niveau moyen de la consanguinité au Luxembourg est plus faible que celui obtenu au niveau de la population tunisienne. Ceci peut être expliqué par la contribution d'un nombre important de taureaux pie rouge et MRY

utilisés au Luxembourg. Il est à noter qu'à peu près 1/3 de la population luxembourgeoise était composé d'animaux du type MRY et cette diversité génétique a été brisée par l'utilisation de taureaux Holstein pie rouge ces dernières années.

4. Les contributions des fondateurs

Le Tableau 11 montre les paramètres issus de l'analyse des probabilités d'origine des gènes pour les 2 populations de référence. Le nombre total de fondateurs est élevé du fait de la connaissance incomplète du pedigree. En effet chaque individu est considéré comme étant fondateurs dès lors que ses parents sont inconnus. Cependant, cet effectif ne représente pas la variabilité génétique réelle de la population étudiée. La première raison est que tous ces fondateurs ne sont pas indépendants. La deuxième est que leurs contributions à la population de référence sont très déséquilibrées ; par conséquent, la majorité de ces fondateurs ont des contributions négligeables. Un déséquilibre dans les contributions des fondateurs est très marqué chez les 2 populations avec un peu plus de déséquilibre du côté tunisien. A cet égard, il faut noter que le rapport f_e/f varie entre 0.01 et 0.02 durant la période de 1990 à 2000 chez la population tunisienne contre une variation de 0.03 à 0.04 durant la même période chez la population luxembourgeoise.

Tableau 11 : Paramètres issus des probabilités d'origine de gènes.

Paramètres	1990	1992	1994	1996	1998	2000	
Nombre de fondateurs (f)	(Luxembourg)	9089	9111	9231	9261	9522	9328
	(Tunisie)	8949	10386	10458	10936	12196	10794
Nombre de fondateurs efficaces (f_e)	(Luxembourg)	373	387	332	313	305	295
	(Tunisie)	194	194	153	136	123	112
Nombre d'ancêtres efficaces (f_a)	(Luxembourg)	97	75	55	51	47	44
	(Tunisie)	49	46	33	29	28	22
Nombre de génomes (f_g) de fondateurs	(Luxembourg)	60.8	44.2	31.2	29.2	26.6	24.3
	(Tunisie)	32.1	30.6	21.4	19.3	17.7	14.0
Ancêtres expliquant 50% des gènes	a-) au Luxembourg	57	57	46	31	26	24
	b-) en Tunisie	34	26	19	15	13	9

Le nombre de fondateurs efficaces (f_e) chez la population luxembourgeoise a été stabilisé à environ 300 après une diminution initiale entre 1990 à 1994. En revanche, f_e chez la population tunisienne a été approximativement réduit à la moitié entre 1990 et 2000,

indiquant une augmentation des contributions inégales des fondateurs. Ceci pourrait être expliqué par la sélection d'animaux descendants d'un nombre de fondateurs limités durant cette période.

Le nombre de génome fondateurs (f_g) a également diminué de 60.8 à 24.3 et de 32.1 à 14.0 entre 1990 et 2000 respectivement chez la population luxembourgeoise et tunisienne. Selon la définition par Lacy (1989), la quantité de diversité génétique dans chacune des 2 récentes populations peut être produite par seulement 32 fondateurs non connectés pour le cas du Luxembourg et par uniquement 14 fondateurs pour le cas de la population tunisienne.

Dans l'étude de Boichard et al. (1997), le nombre de fondateurs efficaces pour les 3 races françaises (Holstein, Simmental et Limousine) était de l'ordre de 140, 75 et 790 respectivement. Les nombre de fondateurs génomes correspondants obtenus étaient de l'ordre de 30, 24 et 206 respectivement. Sölkner et al. (1998) rapportaient que f_e et f_g pour 4 principales races autrichiennes (Simmental, Braunvieh, Pinzgauer et Grauvieh) varient de 66 à 221 et de 21 à 94 respectivement. En plus, les valeurs pour 3 races en danger de disparition dans le même pays (Pinzgau originale, Tux-Zillertal et la blonde carinthien) variaient de 21 à 66 et de 10 à 23 respectivement pour f_e et f_g (Baumung et Sölkner, 2002). Comparé à ces résultats, il est clair que la variabilité génétique est de en plus réduite durant les dernières années essentiellement chez la population tunisienne.

Le nombre d'ancêtres efficaces (f_a) pour les 2 populations est plus petit que le nombre de fondateurs efficaces (f_e) comme attendu et présente la même tendance au cours de la période étudiée tel le cas du nombre de fondateurs efficaces. La comparaison entre le nombre de fondateurs efficaces (f_e) et le nombre d'ancêtres efficaces (f_a) permet d'indiquer la diminution de la variation génétique des populations qui ont traversé un goulot d'étranglement (Boichard et al., 1997). Cette diminution a été marquée auprès des 2 populations, chez lesquelles le rapport moyen (f_a/f_e) sur la période de 10 ans étudiée était de 0.18 et 0.22 respectivement pour la population luxembourgeoise et tunisienne.

Le nombre d'ancêtres expliquant plus de 50% de la diversité génétique des 2 populations reste faible et tend à diminuer d'une manière substantielle pour les animaux de ces 2 sous populations de référence nés à la fin des années 90. Les contributions marginales cumulées des ancêtres à chaque population de référence montrent la même tendance (Figure 10). Dans

les 2 pays, un nombre réduit d'ancêtres a contribué largement aux gènes des femelles des 2 populations de référence, alors que le reste des gènes provient d'un grand nombre d'ancêtres avec des contributions marginales très limitées. En effet, en 2000, seulement 9 ancêtres ont contribué à la moitié du patrimoine génétique des femelles tunisiennes.

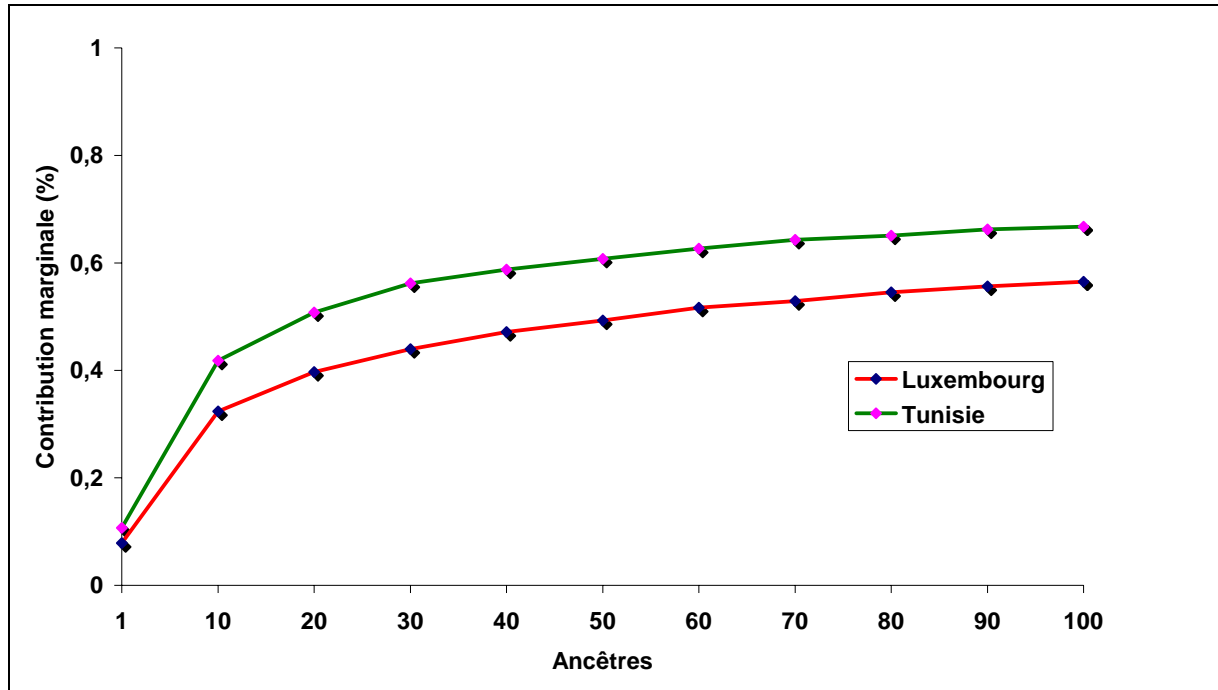


Figure 10 : Contributions marginales cumulées des ancêtres au patrimoine génétique des 2 populations de référence luxembourgeoise et tunisienne.

Les 10 ancêtres avec la plus grande contribution marginale au patrimoine génétique des 2 populations de référence (33 % au Luxembourg et 42% en Tunisie) sont présentés dans le Tableau 12. Il faut signaler que les 10 ancêtres les plus importants de la population Holstein luxembourgeoise expliquent aussi plus de la moitié de la diversité génétique des femelles tunisiennes.

8 parmi ces ancêtres restent eux-mêmes les meilleurs ancêtres qui ont aussi le plus contribué au patrimoine génétique de la population de référence tunisienne, mais avec des ordres de grandeur en termes de contribution marginale plus ou moins différents. 7 de ces ancêtres communs ont été trouvés parmi les 10 meilleurs ancêtres contribuant à la population Holstein Danoise (Soerensen et al., 2005) avec des contributions marginales comparables à celles observées dans le cas de la Tunisie. Les 2 premiers ancêtres classés comme meilleurs contributeurs à la population Holstein Danoise sont *Elevation* avec 13.8% et *Chief* avec 10.9%. Ces mêmes ancêtres ont contribué à la population de référence tunisienne avec 10.35% et 10.7% respectivement.

Tableau 12 : Contributions marginales (%) des 10 meilleurs ancêtres avec la plus grande contribution marginale rangés par leur ordre de classement dans la population luxembourgeoise.

Ancêtres	Luxembourg		Tunisie	
	Rang	Contribution (in %)	Rang	Contribution (in %)
Elevation	1	7.87	2	10.35
Chief	2	5.73	1	10.70
Ivanhaoe	3	3.46	3	4.95
Triple Threat	4	3.21	(> 1000)	(<0.01)
Astronaut	5	3.04	6	2.42
Mère de SWD Valiant	6	2.64	5	3.18
Sovereign	7	2.19	9	1.55
Bell	8	1.74	4	3.38
Burke Lad	9	1.40	(33)	(0.30)
Fond Matt	10	1.07	7	2.15
Bootmaker	(26)	(0.42)	10	1.35
Ned Boy	(> 1000)	(<0.01)	8	1.83
Contribution marginale totale (%)		32.35		41.86

Young et Seykoura (1995) ont rapporté que *Chief* et *Elevation* ont participé ensemble à plus de 25% au patrimoine génétique de la population Holstein américaine de 1990.

Triple Threat est le 4^{ème} ancêtre possédant la contribution marginale la plus élevée au niveau de la population de référence luxembourgeoise. Cependant, la contribution marginale de ce taureau au niveau de la population tunisienne est très réduite. Cela s'explique par le fait que ce taureau rouge porteur du facteur Noir-Rouge (Telstar) est beaucoup plus utilisé chez la Holstein de type pie rouge assez représentée au Luxembourg au début des années 80.

5. Les liens de parenté entre les populations

Les coefficients de parenté moyenne inter et intra populations de référence sont représentés dans la Figure 11. Ces coefficients ont été calculés selon l'algorithme et le logiciel Pedig de Boichard (2002). La parenté des femelles intra population est plus élevée que les mesures de la consanguinité estimée pour chacun des 2 pays. La parenté des femelles de référence tunisienne entre elles est assez élevée avec un accroissement de l'ordre de 0.25% par an. Cependant, le taux d'accroissement annuel de la parenté entre les femelles de la population de référence luxembourgeoise est faible.

La parenté entre les femelles de la population tunisienne est plus élevée que la parenté entre les femelles de leurs contemporaines luxembourgeoise. Ceci résulte de l'importation par les éleveurs tunisiens d'un nombre restreint de taureaux avec des index élevés pour le caractère

quantité de lait et qui sont caractérisés par des coefficients de consanguinité assez élevés. Ces taureaux ont été fortement utilisés pour produire plusieurs génisses pour chaque saison de reproduction. En plus, la Tunisie ne dispose pas d'un programme structuré de gestion de la reproduction et des accouplements préférentiels permettant d'éviter des accouplements entre animaux très apparentés.

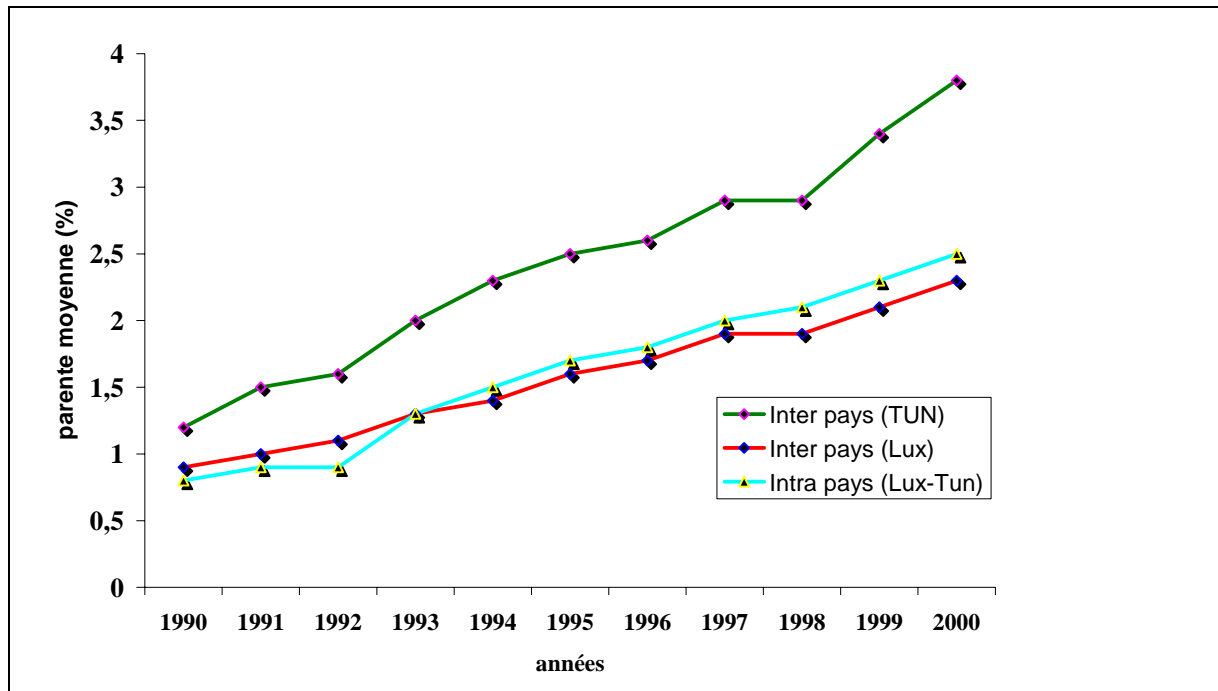


Figure 11 : Parenté inter et intra pays des 2 populations de référence luxembourgeoise (Lux) et tunisienne (Tun)

Les coefficients de parenté moyenne entre les femelles de la population de référence luxembourgeoise et les femelles de la population de référence tunisienne sont inférieurs aux coefficients de parenté moyenne estimés chez les femelles tunisiennes entre elles, mais restent comparables aux coefficients de parenté estimés chez les femelles luxembourgeoises.

Les liens génétiques entre le Luxembourg et la Tunisie sont essentiellement dus à l'importation de taureaux ayant des ancêtres communs ainsi que de plusieurs génisses pleines importées des pays européens essentiellement. A cet égard, il est intéressant de noter que la Tunisie a importé autant de génisses pleines à partir de l'Allemagne entre les années 1980 et 1985 et surtout entre 1993 et 2000. D'autre part, il faut signaler que la majorité des ancêtres contribuant à la population luxembourgeoise ont plus de liens avec la population d'origine allemande comparée à leurs contemporaines tunisiennes comme illustré par la Figure 12. En effet, la majorité des ancêtres de la population de référence luxembourgeoise sont originaires des pays voisins à savoir l'Allemagne et les Pays Bas. Les ancêtres de la population

tunisienne de référence sont surtout d'origine américaine pourtant que les semences de ces taureaux ont été importées à partir des pays européens.

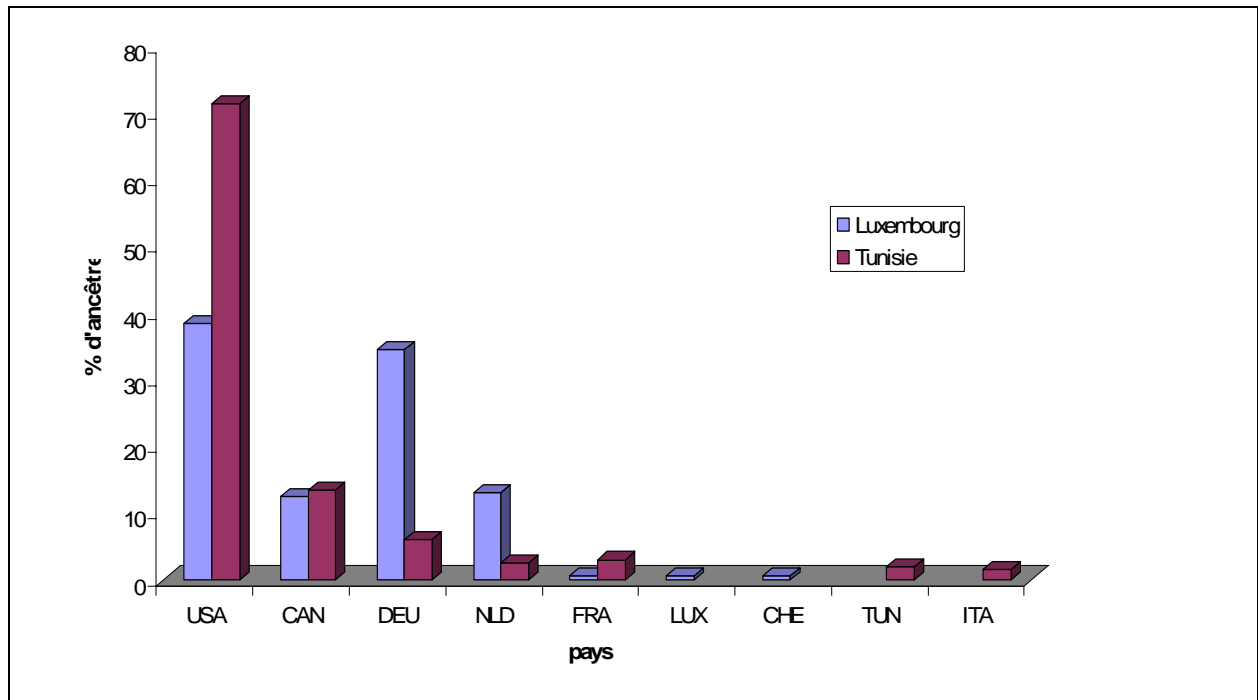


Figure 12 : Pourcentage des ancêtres ayant contribué avec plus de 50% au patrimoine génétique des populations de références nées entre 1990 et 2000 au Luxembourg et en Tunisie

Les trends du niveau de la consanguinité indiquent que les animaux nés durant les années récentes ont plus de gènes en commun comparé aux animaux nés durant les années antérieures. Afin de vérifier cette situation, la parenté moyenne entre 4 sous populations femelles et toutes les femelles nées entre 1970 et 1998 ont été estimées. Les 4 sous populations ont été choisies sous forme de groupes de femelles nées tous les 4 ans à partir de la première (femelles nées en 1986), ce qui correspond à l'intervalle de génération moyen mère fille obtenu. Les Figures 13 et 14 présentent la parenté moyenne entre ces 4 sous populations et la population des femelles nées entre 1970 et 1998 respectivement pour le cas de la Tunisie et du Luxembourg.

En utilisant par exemple les Holsteins tunisiennes nées en 1998 comme sous population, nous remarquons que la parenté entre elles est de l'ordre de 2.84%. Pour cette même sous population, la parenté moyenne avec les animaux nés durant les années antérieures est solidement inférieure. La parenté moyenne entre cette sous population et les femelles nées en 1970 est de 0.38%.

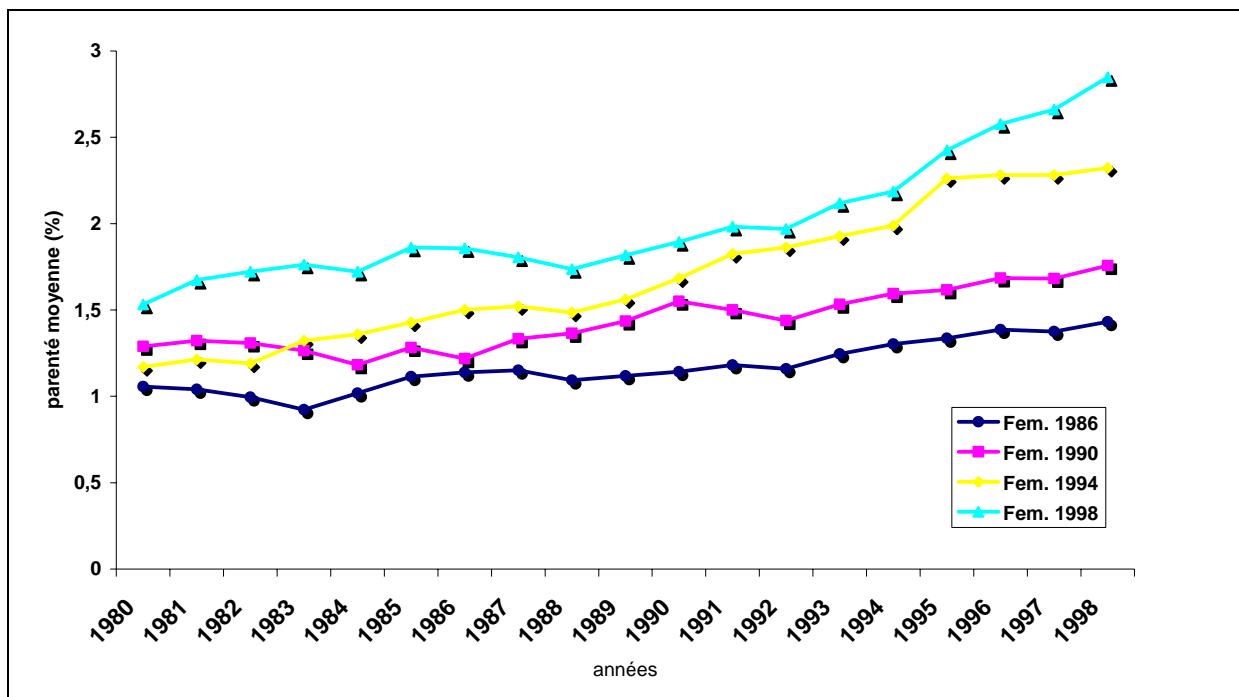


Figure 13 : Parenté moyenne entre 4 sous populations femelles de référence et les femelles nées entre 1970 et 1998 en Tunisie.

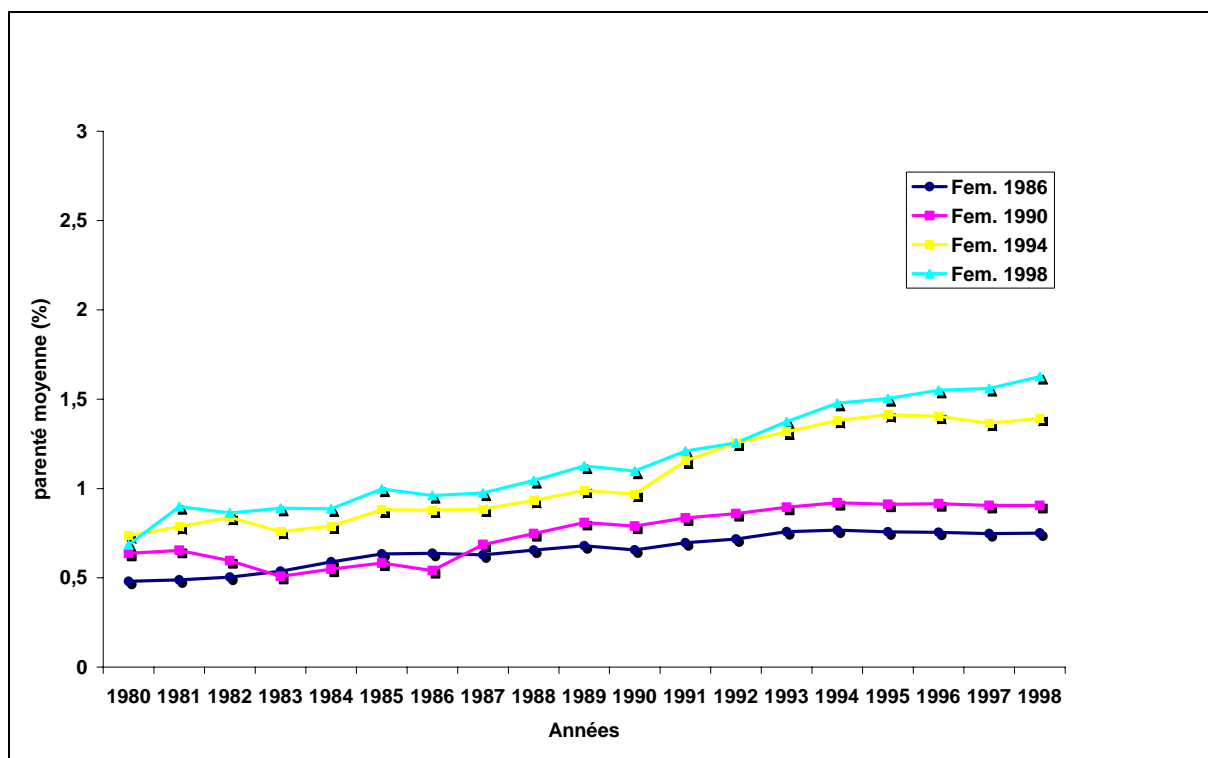


Figure 14 : Parenté moyenne entre 4 sous populations femelles de référence et les femelles nées entre 1970 et 1998 au Luxembourg.

Il est intéressant de remarquer que la parenté moyenne entre les animaux des 2 sous populations (nés en 1986 et en 1990) et les animaux nés durant ces années, avant et après cette période semble être stable essentiellement pour le cas de la population luxembourgeoise. La parenté moyenne est stabilisée avec un taux moyen de l'ordre de 0.70% et de 0.75% entre 70 et 98 respectivement pour les 2 sous populations de 86 et de 90.

Ce constat reste valable pour le cas de la Tunisie mais concerne essentiellement la sous population de 86, qui présente un taux de parenté moyen stable avec tous les animaux nés avant et après cette période. La parenté moyenne entre cette sous population et tous les animaux de la période de 70 à 98 était de 0.88%. Une valeur moyenne de 0.96% est obtenue lorsque la parenté est estimée entre la dite sous population et les animaux nés avant 90. Elle est de 1.28% entre les animaux nés après les années 90.

Les animaux des 2 sous populations récentes à savoir celles de 94 et 98 présentent des coefficients de parenté avec les animaux nés durant la même période, avant et après qui ne cessent d'augmenter d'une manière substantielle. Ce postulat, reste plus remarquable chez la population Holstein tunisienne. Les parentés moyennes entre les animaux des 2 sous populations tunisiennes avec les animaux nés avant les années 90 étaient de l'ordre de 1.3% et 1.51% respectivement pour la sous population de 94 et de 98. La parenté moyenne entre ces 2 sous populations et les animaux nés après 90 est passée à 2.07% et 2.29% respectivement pour la sous population de 94 et de 98. La même situation est observée chez la population luxembourgeoise mais l'amplitude de la parenté reste inférieure à celle qui est enregistrée chez la population tunisienne. A cet égard, il est à signaler que la parenté moyenne entre la sous population luxembourgeoise de 1998 et les animaux nés avant les années 90 était de 0.84%. La parenté moyenne entre la même sous population et les animaux nés après 90 a augmenté mais n'a pu atteindre que 1.4% contre une valeur de 2.9% observée chez la population tunisienne.

Ces constats énumérés ci-dessous permettent d'expliquer les tendances de consanguinité estimées dans le point 3 de cette partie et montrent que les animaux nés récemment ont plus de gènes en commun entre eux que les animaux nés antérieurement. Cette situation reste plus marquée dans la population tunisienne comme le montre aussi l'évolution de la consanguinité.

La parenté moyenne entre les taureaux utilisés au Luxembourg et ceux utilisés en Tunisie n'a cessé d'augmenter d'une année à l'autre (Tableau 13). Elle reste plus élevée que la parenté moyenne entre les femelles des 2 populations nées entre 1990 et 2000. En effet la parenté moyenne entre les femelles luxembourgeoise et tunisienne nées en 1990 était de 0.8% contre 2.5% entre celles nées en 2000. La parenté moyenne entre les taureaux utilisés par les 2 pays durant ces 2 années a varié de 2.4% en 1990 à 4.7% en 2000. Un écart type constant et assez élevé de l'ordre de 3% a été obtenu durant les 10 années étudiées.

Moureaux et al. (2003) ont rapporté que les mâles Holsteins français sont plus fortement apparentés entre eux que les femelles, et expliquent cela par le nombre limité de pères, mères et grands-pères à taureaux. La parenté moyenne entre les mâles français d'insémination artificielle nés entre 1991 et 1995 était de 4.5%.

Une estimation de la parenté de quelques taureaux américains a été réalisée en 2005 et a montré que la parenté entre le taureau *Blackstar* relativement assez jeune (née en 1983) et la population Holstein américaine de 2005 était de l'ordre de 15.8%. Les 2 taureaux *Elevation* (né en 1965) et *Chief* (1962) présentent des coefficients de parentés estimés entre la même population de 15.2% et 14.8% respectivement (Hansen et al., 2005).

Tableau 13 : Coefficients de parenté moyenne entre les taureaux utilisés au Luxembourg et en Tunisie durant la période de 1990 et 2000.

Année d'utilisation des taureaux	Coefficient de parenté moyen (%)	Ecart type (%)
1990	2.4	2.8
1991	2.9	3.2
1992	3.0	3.3
1993	3.1	3.2
1994	3.2	3.1
1995	3.7	3.2
1996	3.9	3.2
1997	4.3	3.4
1998	4.3	3.3
1999	4.5	3.4
2000	4.7	3.4

La Figure 15 présente le pourcentage des taureaux utilisés au Luxembourg et en Tunisie par année d'utilisation et selon le niveau de la parenté moyenne entre eux. Les taureaux peu apparentés (avec moins de 1% comme valeur moyenne de parenté) et ceux qui partagent plus de gènes en commun entre eux (parenté moyenne > 6%) décrivent des liens génétiques importants entre les 2 populations. En effet, le pourcentage de taureaux avec moins de 1% comme coefficient de parenté moyenne ne cesse de diminuer d'une année à l'autre. De l'autre

côté le pourcentage des taureaux ayant plus de 6% comme parenté moyenne entre eux ne cesse d'augmenter d'une année à l'autre.

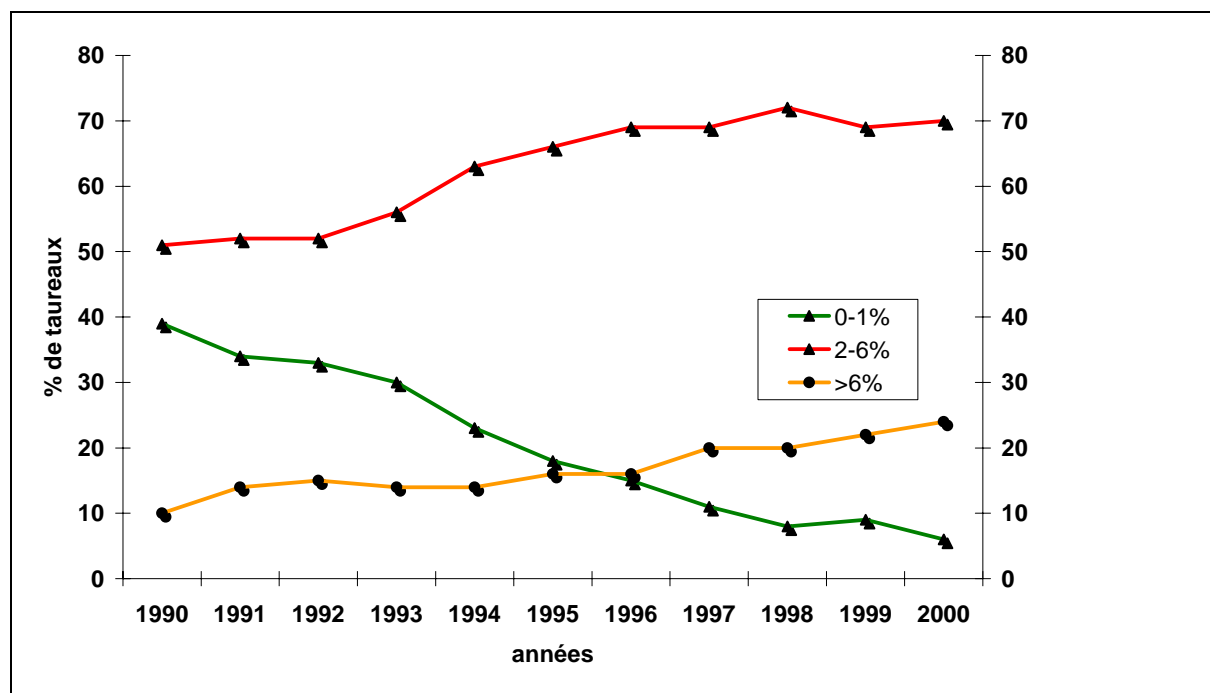


Figure 15 : Pourcentage des taureaux utilisés par les 2 populations de référence (Luxembourg et Tunisie) ayant des coefficients de parenté moyenne entre eux a) inférieure à 2% (0-1%); b) entre 2 et 6% (2-6%) et c) supérieure à 6% (>6%).

Pour évaluer les liens génétiques entre les 2 populations Holsteins luxembourgeoise ainsi que la tunisienne avec les pays membres d'Interbull, les coefficients de parenté moyens entre les femelles en production durant l'année 1999 et les taureaux en testage nés en 1995 dans les pays membres actifs d'Interbull ont été estimés. Les Figures 16 et 17 résument la parenté moyenne estimée pour le cas de la Tunisie et du Luxembourg respectivement.

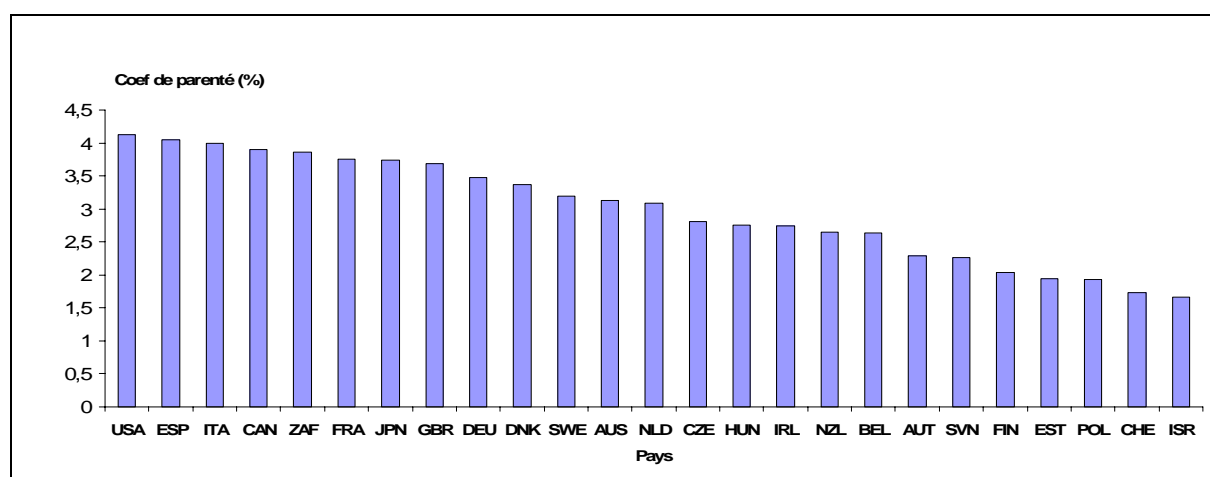


Figure 16 : Parenté moyenne entre les taureaux des pays membres d'Interbull nés en 1995 et les femelles nées en Tunisie en 1999.

D'après la Figure 16, les taureaux en testage américains, espagnols, italiens, canadiens et sud africains nés en 1995 ont le pourcentage de gènes en commun le plus élevé avec les femelles Holsteins tunisiennes nées en 1999 avec des coefficients de parenté moyens de l'ordre de 4% et plus. Les taureaux originaires de la France, du Japon, de la Grande Bretagne, du Danemark, de Suède, d'Australie et des Pays bas constituent le 2^{ème} groupe avec les coefficients de parenté élevés (4% < parenté <3%). A la fin du spectre de la figure, ce sont surtout les taureaux originaires d'Israël, de Suisse, de Pologne et d'Estonie qui sont les moins reliés à la population femelle tunisienne de 1999 avec des coefficients de parenté n'ayant pas dépassés les 2%. L'Irlande (2.74%), la Nouvelle-Zélande (2.65%), la Belgique (2.63%) semblent avoir des taureaux peu apparentés à la population femelle tunisienne de 1999.

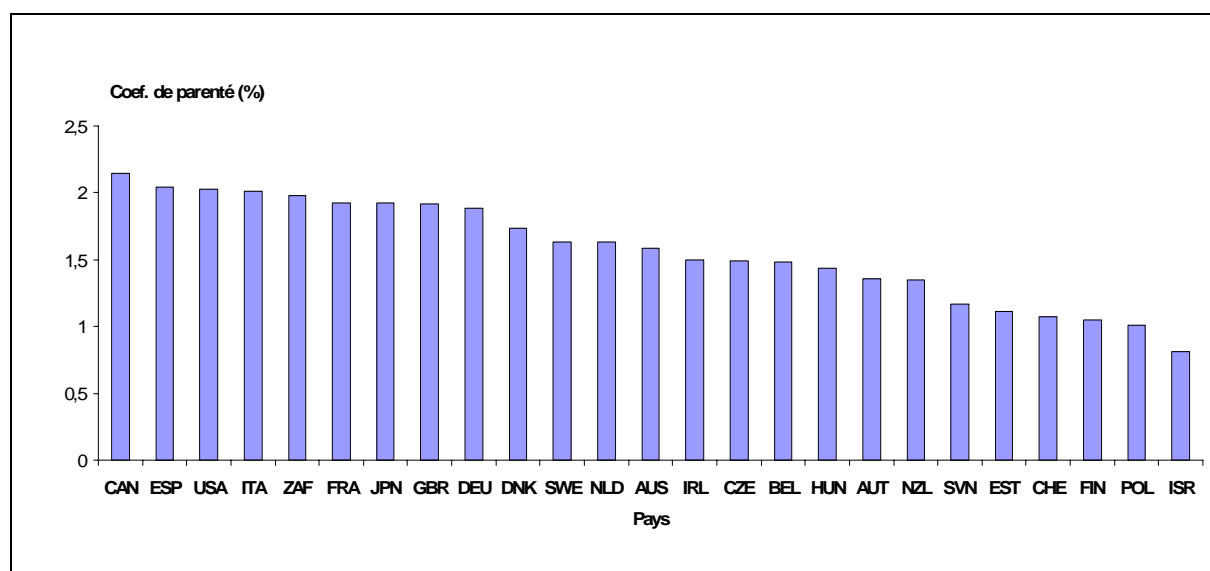


Figure 17 : Parenté moyenne entre les taureaux des pays membres d'Interbull nés en 1995 et les femelles nées au Luxembourg en 1999.

Les taureaux en testage d'origine canadienne, espagnole, américaine, italienne et sud africaine restent comme pour le cas de la Tunisie, les taureaux qui ont le pourcentage de gènes en commun le plus important avec les femelles Holsteins luxembourgeoises nées en 1999 mais les coefficients de parenté moyens ne dépassent pas les 2%. Le 2^{ème} groupe de pays avec des taureaux ayant les coefficients de parenté élevés restent exactement le même que celui observé dans l'analyse de la population Holstein tunisienne mais avec des valeurs moyennes de parenté plus faibles comprises entre 1.92% pour les taureaux originaires de la France et de 1.62 pour les taureaux originaires des Pays Bas. Les taureaux les moins reliés à la population femelle luxembourgeoise restent ceux originaires d'Israël, de Pologne, de Finlande et de Suisse avec des coefficients de parenté moyens atteignant juste les 1%.

*CHAPITRE V : CONCLUSIONS GÉNÉRALES
ET PERSPECTIVES*

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Maintenir la variabilité génétique permet non seulement d'avoir un progrès génétique durable pour les caractères sélectionnés actuellement mais aussi de pouvoir répondre à une réorientation future éventuelle des objectifs de sélection. Dans ce contexte, l'essentiel de ce travail fut consacré à la caractérisation de la variabilité et des liens génétiques entre les populations holsteins tunisienne et luxembourgeoise.

En effet, malgré, leurs distances géographiques, ces 2 pays ont des programmes de sélection relativement semblables pour les bovins laitiers basés sur l'importation de semences animales et quelques importations de génisses. Ces 2 pays accomplissent donc un progrès génétique essentiellement basé sur ces importations. Dans les 2 pays, l'évolution future des importations et des échanges commerciaux internationaux continuera. En plus, ces échanges seront de plus en plus variés et diversifiés. Cependant, la variabilité génétique demeure essentielle pour garantir un progrès génétique durable.

Les 2 populations exhibent une tendance forte en termes de consanguinité qui reste plus élevée au niveau de la population tunisienne. L'évolution de la consanguinité dans le temps est presque linéaire essentiellement dans la population Holstein tunisienne. Cette évolution s'est traduite par des effectifs génétiques réalisés peu élevés. Ce résultat découle de l'importation et de l'utilisation au cours des dernières années d'un nombre de taureaux de plus en plus réduit mais bien apparentés entre eux et donnant lieu à un nombre de filles de plus en plus grand au cours de chaque saison de reproduction. Les taux de consanguinité ont été estimés par une méthode qui prend en compte la parenté entre les fondateurs. La précision de l'estimation de la consanguinité reste sensible à la connaissance incomplète des généalogies.

Les paramètres issus de l'analyse des probabilités d'origine de gènes sont meilleurs pour la description de la variabilité génétique surtout parce qu'ils sont moins sensibles au degré de connaissance des généalogies. Les résultats obtenus montrent que les 2 populations partagent presque les mêmes ancêtres. Le nombre de fondateurs efficaces et surtout le nombre d'ancêtres efficaces restent réduits. Ces nombres demeurent inférieurs à ceux estimés par la majorité des études réalisées auprès de populations holsteins de taille plus grande telles que les populations Holsteins française, britannique et même danoise. Les paramètres issus de

l'analyse des probabilités d'origine des gènes au cours des dernières années restent aussi plus petits que ceux calculés pour des populations numériquement beaucoup plus réduites telles que les populations chevalines par exemple. Ceci est la conséquence d'un nombre très réduit de pères et mères à taureaux apparentés sur lesquels ont reposé les programmes de sélection dans les 2 pays et dans le monde entier pour la race Holstein.

La variabilité génétique actuellement observée chez des animaux Holsteins des 2 populations est limitée, potentiellement parce que pour plusieurs années successives, les reproducteurs ont été sélectionnés et choisis selon des valeurs génétiques élevées de l'unique caractère lait et qu'ils ont été largement importés des Etats-Unis, du Canada, et d'autres pays européens dans les 2 populations. Les autres caractères tels que la fertilité et la longévité n'ont été inclus que récemment dans les objectifs de sélection. Cependant, les gains génétiques à long terme pour ces caractères auraient besoin de la variabilité génétique proportionnée pour eux.

L'analyse généalogique des 2 populations Holsteins tunisienne et luxembourgeoise a aussi montré des liens génétiques étroits entre ces deux populations. Les parentés moyennes entre les femelles en production ainsi que les parentés moyennes entre les taureaux utilisés prouvent que ces deux populations sont fortement connectées. Les femelles actives en 1999 des 2 populations restent aussi apparentées d'une manière identique avec les taureaux en testage de 1995 des mêmes pays membres d'Interbull mais avec des coefficients plus élevés concernant la population tunisienne. Ce sont essentiellement les taureaux originaires des USA, de l'Espagne, du Canada et de l'Italie qui sont les plus apparentés avec les 2 sous populations femelles des 2 pays nées en 1999. Les taureaux originaires d'Israël, de Nouvelle Zélande, de Finlande et des pays de l'Europe de l'est restent les moins apparentés aux 2 populations femelles de 1999 du Luxembourg et de la Tunisie.

L'approche utilisée dans cette étude était basée sur l'analyse généalogique utilisant 2 pedigrees combinés de 2 populations de taille similaire et disposant de programmes de sélection basés exclusivement sur l'importation des taureaux de l'étranger. L'environnement de production des filles de ces taureaux incluant la manière dont elles sont gérées, alimentées, entretenues,...etc. est tributaire des conditions edapho-climatiques, du contexte socio-économique et des objectifs de sélection appropriés et spécifiques à chacun des 2 pays.

L'étude a permis de caractériser la structure génétique des 2 populations et a montré des liens génétiques entre ces dernières. Elle pourrait être complétée par une analyse des variances génétiques additives des différents caractères et d'une évaluation de l'expression des performances de ces génotypes sous différents environnements.

Les paramètres de mesure de la variabilité génétique employés et essentiellement la consanguinité restent sensibles à la qualité des pedigrees. Dans ce cadre plusieurs améliorations peuvent être apportées d'une part au maintien et à la tenue de pedigrees complets et bien profonds. D'autre part des améliorations peuvent être apportées à la méthode d'estimation des coefficients de la consanguinité par un raffinement de la définition des groupes génétiques des fondateurs. Ils peuvent être basés sur des entités géographiques plus petites que des continents et des pays pour contenir des régions et même des types de troupeaux spécifiques. Une autre possibilité est la prise en compte des échanges de gènes au cours du temps lors de l'attribution des groupes génétiques des fondateurs. Une modélisation du coefficient de consanguinité permettra une meilleure précision des valeurs individuelles.

La variabilité génétique chez les 2 populations étudiées est limitée, et la parenté entre les individus ne cesse d'augmenter à l'échelle mondiale. Ainsi les pays importateurs doivent disposer des moyens qui permettent la prise en compte dans le critère de sélection et du choix de la parenté moyenne du candidat avec la population, de façon à pénaliser l'accroissement de consanguinité qu'il induirait chez ses descendants. Dans ce cadre, des outils de prédiction de la consanguinité attendue de la descendance peuvent être développés pour aider les sélectionneurs et les éleveurs.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Baumung R. and Sölkner J. (2002). Analysis of pedigrees of Tux-Zillertal, Carinthian Blond and Original Pinzgau cattle population in Austria. *J. Anim. Breed. Genet.* 119 : 175–181.

Berlan J. P. Sélection aristocratique et sélection bourgeoise : De l'influence sociale sur les pratiques de sélection. Disponible sur

http://Perso.wanadoo.fr/jpe.berlin/articles/ruraliste_animaux.html (consulté le 02/06/2005)

Boichard D., Maignel L., Verrier E. (1996). Analyse généalogique des races bovines françaises. *INRA Prod. Anim.* 9 (5) 323-335. disponible sur le site <http://www.inra.fr/Internet/Produits/PA/an1996/tape1996/db965.pdf> (consulté le 15/05/2005).

Boichard D., Maignel L. And Verrier E. (1997). The value of using probabilities of gene origin to measure genetic variability in a population. *Genet. Sel. Evol.* 29:5-23.

Boichard D. (2002). Pedig: A fortran package of pedigree analysis suited for large populations. Proc. 7th World Congress Genet. Appl. Livest. Prod. Montpellier, France. CD-ROM communication No. 28-13.

Cassel B. G., Adamec V. and Pearson R. E. (2003). Effect of incomplete pedigrees on estimates of inbreeding depression for days to first service and summit milk yield in Holsteins and Jerseys. *J. Dairy Sci.* 86:2967-2976.

Falconer D. S. (1989). Introduction to quantitative genetics. New York: John Willey & Sons. Cité par Auvray (2000-2001).

Falconer D. S. and Mackay T. F. C. (1996). Introduction to Quantitative Genetics. 4th Ed. Longman Group, LTD., Harlow, Essex, UK.

Hagger C. (2002). Genetic variability of two Swiss sheep breeds derived from pedigree information. In: Proceedings of 7th World Congress on Genetics Applied to livestock production. CD-ROM communication n° 26-21, INRA and CIRAD, Montpellier, France.

Hagger C. (2005). Estimates of genetic diversity in the brown cattle population of Switzerland obtained from pedigree information. *J. Anim. Breed. Genet.* 122:405-413.

Hallerman E. M. (2003). Random genetic drift. In: Population Genetics: Principles and Applications for Fisheries Scientists. p 197-214. Am. Fisheries Soc. Bethesda, MD.

Hansen L., Heins B. and Seykora T. (2005). Crossbreeding Trials in California. Disponible sur <http://www.jura-betail.com/telechargement/california-montbeliarde-holstein-crossbreed.doc> (consulté le 11/02/2006).

Henderson C. R. (1976). A sample method for computing the inverse of a numerator relationship matrix used in prediction of breeding values. *Biometrics* 32, 69-83.

Honda T., Nomura T., Yamagushi Y. and Mukai F. (2004). Monitoring of genetic diversity in the Japanese black cattle populations by the use of pedigree information. *J. Anim. Breed. Genet.* 121:242-252.

James J. (1978). Computation of genetic contributions from pedigrees. *Theor. Appl. Genet.* 42:272-273.

Jorjani H. (1999). Connectedness in dairy cattle populations. *Interbull bulletin* 22. Proceedings of The 1999 Interbull Meeting Zurich, Switzerland August 26-27, 1999, 21 - 24.

Kearney J. F., Wall E., Villanueva B. and Coffey M. P. (2004). Inbreeding trends and applications of optimized selection in the UK Holstein population. *J. Dairy Sci.* 87:3503-3509.

Lacy, R. C. (1989). Analysis of founder representation in pedigrees: founder equivalents and founder genome equivalents. *Zoo Biol.* 8:111-123.

Lacy, R. C. 1994. GENES: A computer program for pedigree analysis and population management. Chicago: Chicago Zoological Soc.

Lutaaya E., Misztal I., Bertand J. K. and Wabry J. W. (1999). Inbreeding in populations with incomplete pedigrees. *J. Anim. Breed. Genet.* 116:475-480.

MacCluer J. W., Boyces A. J., Dyke B., Weitkamp L. R., Pfennig D. W. and Parsons C. J. (1983). Inbreeding and pedigree structure in standard bred horses. *J. Herd.* 74:394-399.

Mallard J. (1992). Les bases de la génétique quantitative. Populations et variabilité. INRA Productions Animales. 1992, hors série 'Eléments de génétique quantitative et application aux populations animales', 55-60.

Malecot G. (1948). Les mathématiques de l'hérédité. Masson et Cie. Paris. cité par Van Vleck (1993) et Minvielle (1990).

Miglior F. (1994). Impact of inbreeding on dairy cattle, Doctoral Thesis, Department of animal and poultry science, University of Guelph, Guelph, Ontario, Canada, N1G2W1. 72 pp.

Miglior F. (2000). Impact of inbreeding - managing a declining Holstein gene pool. Proc. 10th. WHFF Meeting 108-113.

Minvielle F. (1990). Principe d'amélioration génétique des animaux domestiques. INRA Paris 211 pp.

Meuwissen THE and Luo Z. (1992). Computing inbreeding coefficients in large populations. Genet. Sel. Evol. 24:305-313.

Moureaux S., Boichard D., Verrier E. (2003). Utilisation de l'information généalogique pour l'estimation de la variabilité génétique de huit races bovines laitières Françaises d'extension nationale ou régionale. Disponible sur le site : http://www.inst-elevage.asso.fr/html/IMG/doc/3R_smo.doc. (consulté le 19/06/2005).

Rekaya R., Weigel K. A. and Gianola D. (1999). Bayesian estimation of a structural model for genetic covariances for milk yield in five regions of the USA. 50th meeting of the EAAP. Zurich. Switzerland 22-26 August 1999.

Rochambeau H. DE., La Fuente L. F. DE, Rouvier R. and Ouhayoun J. (1989). Sélection sur la vitesse de croissance post sevrage chez le lapin. Genet. Sel. Evol. 21:527-546.

Roughsedge T., Brotherstone S. and Visscher P. M. (1999). Quantifying genetic contributions to a dairy cattle population using pedigree analysis. Livest. Prod. Sci. 60:359-369.

Smith L. A., Cassell B. G. and Pearson R. E. (1998). The effects of inbreeding on the lifetime performance of dairy cattle. *J. Dairy Sci.* 81:2729-2737.

Sölkner J., Filipcic L. and Hampshire N. (1998). Genetic variability of populations and similarity of subpopulations in Austrian cattle breeds determined by analysis of pedigrees. *Anim. Sci.* 67:249-256.

Sorensen A. C., Sorenson M. K. and Berg P. (2005). Inbreeding in Danish dairy cattle breeds. *J. Dairy Sci.* 88:1865-1872.

Thompson J. R., Everett R. W. and Hammerschmidt N. L. (2000). Effects of Inbreeding on Production and Survival in Holsteins. *J. Dairy Sci.* 83:1856–1864.

Valera M., Molina A., Gutiérrez J.P., Gómez J. and Goyache F. (2005). Pedigree analysis in the Andalusian horse: population structure, genetic variability and influence of the Carthusian strain. *Livest. Prod. Sci.* 95:57-66.

Van Doormaal B. J., Kistemaker J., Brand P. and Beaumont P. (2003). Development of “R-Values” to represent an animal’s genetic relationship to the active female population. Presented to the Genetic Evaluation Board of Canadian Dairy Network. Octobre 2003.

Van Doormaal B. J., Miglior F., Kistemaker J. And Brand P. (2005). Genetic diversification of Holstein breed in Canada and internationally. *Interbull Bulletin* 33. Proceedings of the 2005 Interbull meeting Uppsala, Sweden June 2-4, 2005, 93 - 97

VanRaden P.M. (1992). Accounting for inbreeding and crossbreeding in genetic evaluation of large populations. *J. Dairy Sci.* 75:3136-3144.

VanRaden P.M. and Smith L. A. (1999). Selection and mating considering expected inbreeding of future progeny. *J. Dairy Sci.* 82:2771.

Van Vleck L. D. (1993). Selection index and introduction to mixed model methods. CRS Press. 484 pp.

Wright S. and McPhee H. C. (1925). An approximate method of calculating coefficients of inbreeding and relationship from livestock pedigrees. *Journal of Agricultural Research* 31. 4:377-383.

Young C. W. and Seykora A. J. (1995). Estimates of inbreeding and relationship among registered Holstein females in the United States. *J. Dairy Sci.* 79:502-505.

Zechner P., Sölkner J., Bodo I., Drumel T., Baumung R., Achmann R., Marti E., Habe F. and Brem G. (2002). Analysis of diversity and population structure in the Lipizzan horses breed based on pedigree information. *Livest. Stoc. Prod. Sci.* 77:137-146