GROUPES SANGUINS ET SITUATION GÉNÉTIQUE DE LA RACE BOVINE *FLAMANDE*

VARIABILITÉ GÉNÉTIQUE COMPARÉE A CELLE DE LA RACE « FRANÇAISE
FRISONNE PIE-NOIRE » ; PARENTÉ AVEC LES RACES « DANOISE ROUGE »
ET « BELGE DE FLANDRE OCCIDENTALE »

Y. BOUQUET et F. GROSCLAUDE

avec la collaboration technique de G. BEZARD, G. HOULIER, G. RUFFET et Anne TROCCON

Faculté de médecine vétérinaire, 21, place du Casino, Gand, (Belgique)

Station centrale de Génétique animale,

Centre national de Recherches zootechniques, 78 - Jouy-en-Josas

Institut national de la Recherche agronomique

SOMMAIRE

Le déclin de la race bovine *Flamande*, supplantée par la race *Frisonne Pie-Noire*, s'est accompagné d'une augmentation exceptionnelle du niveau moyen de consanguinité, due notamment à l'utilisation par l'insémination artificielle de taureaux en majorité apparentés. On a tenté, comme remède, l'introduction de reproducteurs des races parentes européennes, *Danoise Rouge* puis *Belge de Flandre occidentale*. Le présent travail a pour but d'estimer la variabilité génétique de la race *Flamande*, et son degré de parenté avec les deux « races rouges » étrangères.

Une discussion préliminaire montre pourquoi, dans la plupart des travaux publiés sur les groupes sanguins des bovins, et même dans le cas de populations à évolution génétique rapide, le test de χ^2 n'a pas décelé d'écarts aux proportions génotypiques de la loi de HARDY-WEINBERG, et précise les rapports existant entre le coefficient moyen de consanguinité et la somme des carrés des fréquences alléliques du locus B.

Pour apprécier la variabilité génétique actuelle des deux races en concurrence, *Flamande* et *Frisonne Pie-Noire*, les fréquences alléliques de huit loci de groupes sanguins, du locus des transferrines sériques et du locus des β -lactoglobulines ont été déterminées dans chacune d'elles ; la variabilité génétique, exprimée soit par la somme des carrés des fréquences alléliques du locus B, soit par la probabilité de tirer au hasard deux génotypes sanguins identiques, est plus élevée dans la race *Flamande*.

Le degré de parenté entre races est estimé par comparaison des séries alléliques du locus B, à l'aide de divers tests statistiques et d'un indice de ressemblance génétique introduit dans ce travail. Les différences assez nettes qui s'observent entre la race *Flamande* et les races *Danoise Rouge* et *Belge de Flandre occidentale* contrastent avec la similitude génétique presque totale des races *Frisonnes* de France et des Pays-Bas.

INTRODUCTION

« La race bovine *Flamande* est une race autochtone, apparentée aux races *Pie-Rouge* ou *Rouges* qui peuplaient les basses plaines du nord-ouest de l'Europe : race

Hollandaise, races du nord de l'Allemagne, race *Rouge* du Danemark » (QUITTET, 1963). Son berceau se trouve en Flandre, dans la région de Bergues, Hazebrouk et Saint-Omer.

D'effectif déjà limité — 506 000 têtes, soit 3,2 p. 100 du total français en 1932 selon QUITTET — cette race a été décimée par la guerre ; il a fallu ensuite reconstituer des étables de sélection à partir d'un groupe restreint de familles différentes. Par la suite, les Centres d'Insémination artificielle ont été amenés à choisir leurs reproducteurs dans un nombre de souches limité ; ainsi en 1957, 26 des 32 taureaux utilisés en insémination artificielle étaient des fils, petits-fils ou arrière petit-fils d'un taureau fameux, « Miron 9183 » (ANONYME, 1957). En conséquence, le coefficient moyen de consanguinité de la race s'est accru rapidement : selon une analyse mathématique de CARRÉ et POUTOUS (1957) « cette utilisation de taureaux apparentés conduisait à une augmentation du coefficient moyen de consanguinité par génération du même ordre que si l'on croisait systématiquement entre eux des cousins germains ».

Comme l'ont montré ROBERTSON et MASON (1954), la diffusion croissante, dans une race laitière, des gènes d'un taureau améliorateur ne peut être indéfiniment bénéfique. En effet, la tendance à l'amélioration de la production qui se manifeste d'abord doit être peu à peu freinée par l'effet défavorable qui semble bien, en règle générale, accompagner toute élévation marquée du niveau de consanguinité. Il doit exister un seuil au-delà duquel cet effet défavorable devient prépondérant. Ce seuil correspond au progrès génétique maximum que l'on peut attendre de l'utilisation systématique du taureau considéré, progrès d'autant plus important que ce dernier était supérieur à la moyenne de la race.

On peut ajouter à ce qui précède que plus on multiplie dans une race les gènes d'un reproducteur particulier, plus les familles non apparentées à ce reproducteur deviennent rares, et plus il est difficile de modifier l'orientation de la sélection sans faire appel à des apports extérieurs.

Il semblait alors, à bien des observateurs, que le coefficient moyen de consanguinité de la race *Flamande* avait atteint une valeur critique. Pour y remédier, les organismes d'élevage locaux ont tenté d'introduire quelques taureaux de race *Danoise Rouge*, puis *Belge de Flandre occidentale*. Les effectifs de la race *Flamande*, soumise par ailleurs à la concurrence de la race *Frisonne*, ont cependant décliné rapidement : 33 000 vaches ont été inséminées artificiellement en 1966 contre 120 000 en 1957 (ANONYME, 1957, 1967).

Le présent travail a été entrepris dans le but de comparer à celle de la race *Frisonne Pie-Noire* la variabilité de la race *Flamande* et d'estimer le degré de parenté de cette dernière avec les deux « races rouges » étrangères dont on a tenté l'introduction. Ces mesures ont été effectuées à l'aide des groupes sanguins et de quelques polymorphismes biochimiques (transferrines, β -lactoglobulines). Le principe des méthodes utilisées n'ayant jamais été, à notre connaissance, discuté d'une manière détaillée, nous tenterons de le faire dans le chapitre suivant avant de présenter nos résultats.

MÉTHODES

1. Méthode de mesure de la variabilité génétique

a) Les races bovines et la loi de Hardy-Weinberg.

Le modèle fondamental de la génétique des populations, connu sous le nom de « modèle de Hardy-Weinberg », est celui d'une population d'effectif très nombreux, où les accouplements se font au hasard (panmixie), et où n'interviennent ni les mutations, ni les facteurs de sélection, ni les échanges géniques avec d'autres populations

(migrations). Dans ce modèle, pour un locus donné comportant n allèles, les fréquences géniques $p_1, p_2, \dots, p_{n-1}, p_n$, et génotypiques données par le développement de l'expression $(\sum p_i)^2$ sont invariables. On dit que la population est en « équilibre génétique ».

Faute d'autres modèles aussi simples, on admet souvent, dans les études de groupes sanguins notamment, que la structure génétique des races bovines est approximativement conforme au modèle de Hardy-Weinberg. Ceci a pu être exact dans certaines races et à certaines époques, et peut parfois l'être encore, mais l'observation de l'évolution génétique récente de nombreuses races montre que les conditions du modèle de Hardy-Weinberg (effectifs infiniment nombreux, panmixie, absence de mutations et migrations) y sont rarement toutes respectées.

En effet, les échanges de reproducteurs (ou migrations, en termes de génétique des populations) peuvent être fréquents et d'influence non négligeable (voir plus loin l'analyse du travail de ROBERTSON et ASKER, 1951) et, plus encore, les méthodes d'élevage modernes comportent une sélection souvent très poussée des reproducteurs. Cette sélection se manifeste essentiellement de deux manières :

— dans certains élevages, par la pratique d'accouplements consanguins plus ou moins étroits, ce qui doit amener normalement à des proportions génotypiques différentes de celles de la loi de Hardy-Weinberg.

— et surtout, par l'expansion, au niveau de la race, de certaines familles dont les gènes propres sont donc multipliés. Ce phénomène est très courant mais son ampleur et ses conséquences génétiques à long terme varient ; on peut, à la limite, distinguer deux situations :

1° l'expansion d'une famille est importante, étendue à toute la race, et définitive. Les gènes de cette famille sont largement et uniformément multipliés. Tout se passe alors comme si l'effectif numérique de la population avait été réduit. Les fluctuations de fréquences géniques s'accompagnent donc d'une augmentation du niveau de consanguinité moyen de la population.

2° l'expansion d'une famille est limitée dans le temps, dans l'espace et en ampleur ; une autre famille peut lui succéder ensuite de la même manière. Dans ce cas, on doit observer des fluctuations de fréquences géniques, mais le coefficient de consanguinité moyen de la race peut ne pas être sensiblement affecté.

En pratique, les différents facteurs jouent de manière très inégale d'une race à l'autre. On doit donc s'attendre à observer toutes sortes d'intermédiaires entre les situations extrêmes qui viennent d'être schématisées. Les analyses de la structure génétique des races bovines publiées jusqu'ici sont peu nombreuses, mais mettent bien en valeur la diversité des situations.

L'exemple sans doute le plus classique est celui de la race anglaise *Shorthorn*, créée vers la fin du XVIII^e siècle par des éleveurs pratiquant des accouplements consanguins assez étroits dans la descendance de quelques taureaux, comme le fameux « Favourite ». Les souches produites par ces éleveurs se sont ensuite répandues dans la race. Ceci s'est traduit par une augmentation rapide du coefficient moyen de consanguinité de la population : 17 p. 100 de 1790 à 1810 notamment, (McPHEE et WRIGHT, 1925). La multiplication des gènes des familles de base qui s'est opérée à cette époque se détecte de nos jours encore d'une manière flagrante par l'existence, au locus de groupes sanguins B, d'allèles de très haute fréquence (ROBERTSON, 1956).

A l'opposé, une étude très détaillée de ROBERTSON et ASKER (1951) qui porte sur les élevages affiliés au Herd-Book de la race *Frisonne* anglaise, fournit un bon exemple de population traversée par des fluctuations de fréquences géniques importantes, mais sans augmentation notable du coefficient moyen de consanguinité. Les auteurs montrent que cette race peut être *grosso modo* subdivisée en trois groupes d'élevages d'importance numérique croissante, mais de valeur zootechnique décroissante. Dans un premier groupe de 20 à 30 élevages, les reproducteurs mâles sont rarement choisis en

dehors du groupe, exception faite des taureaux importés de Hollande, auxquels on fait, par contre, largement appel. Un second groupe de 100 à 200 élevages achète des reproducteurs mâles dans le premier groupe, et, en contrepartie, fournit ceux du troisième groupe, formé par les 1 800 élevages restants. Les choix effectués par le premier groupe d'élevages sont donc d'une importance capitale pour la race toute entière, car leurs effets s'y répercutent très rapidement. Ainsi, comme les éleveurs du premier groupe ont préféré les souches importées de Hollande, ROBERTSON et ASKER ont pu calculer qu'en 1951 les cinq sixièmes des gènes de la race *Frisonne* de Grande-Bretagne provenaient en fait d'animaux nés en Hollande dans les 40 années précédentes. Les fluctuations géniques ont donc été très rapides et considérables dans cette race. Par contre, le taux de consanguinité moyen n'a augmenté que faiblement pendant la période considérée.

Il est possible de mesurer l'influence de l'utilisation intensive de certains reproducteurs sur les fréquences géniques en s'adressant à des gènes facilement détectables comme les gènes de groupes sanguins. RENDEL (1963), étudiant comparativement la généalogie et les groupes sanguins de taureaux utilisés en race *Rouge Suédoise* dans les années 1955-1960 met en évidence l'influence d'un reproducteur fameux largement utilisé une vingtaine d'années auparavant, dont il peut même reconstituer, *a posteriori*, une bonne partie du groupe sanguin. BOUW (1960) montre que la diffusion dans la race *Frisonne* de Hollande de l'allèle $B^{GK}O_xYA'O'$ (noté $B^{GK}YA'O'_{(8)}$ dans le présent travail, compte tenu des anticorps utilisés), dont la fréquence est passée en quatre ou cinq générations de 0,7 p 100 à 11 p. 100, n'est due pratiquement qu'à deux sujets fameux.

Tous les exemples précédents, portant sur des races étrangères prouvent que celles-ci ont traversé des périodes où la panmixie était loin d'être réalisée. On manque d'analyses précises sur l'évolution génétique des races françaises. Cependant, une étude historique de la race *Normande* (ANONYME, 1951) montre bien le rôle joué dans sa « création » par un nombre limité de familles. Le cas de la race *Flamande*, exposé en introduction est un autre exemple, particulièrement frappant.

De toute façon, les méthodes de sélection actuelles, basées sur l'utilisation intensive de certains reproducteurs mâles, dont les gènes sont rapidement multipliés dans la population grâce aux facilités qu'apporte l'insémination artificielle, pourraient conduire très souvent à une situation très voisine de celle de la race *Flamande* : augmentation rapide, et étendue à toute la race, de la fréquence de certains gènes, et augmentation parallèle du coefficient moyen de consanguinité, résultant de la réduction de l'effectif génétique réel.

Or, plusieurs dizaines de publications consacrées aux groupes sanguins et aux groupes sériques des bovins comportent un test de la loi de Hardy-Weinberg pour un locus au moins. Il peut paraître curieux, compte tenu des considérations précédentes, que quelques-uns de ces tests seulement (STONE, 1962 ; ASHTON et FALLON, 1962 ; GROSCLAUDE et MILLOT, 1962 ; BOUQUET, 1966 a) aient conduit à rejeter le modèle de Hardy-Weinberg, par suite soit d'un excès d'homozygotes, soit d'un excès d'hétérozygotes. En fait, ces résultats s'expliquent parfaitement.

On remarquera tout d'abord que les facteurs mentionnés précédemment peuvent effectivement se traduire d'une manière opposée sur les fréquences génotypiques. Ainsi, les accouplements consanguins systématiques conduisent à un excès d'homozygotes ; mais lorsque les fréquences des gènes multipliés par un groupe de mâles d'effectif limité sont différentes de celles de la population femelle — ce qui peut être le cas dans les conditions actuelles d'utilisation de l'insémination artificielle — il en résulte un excès d'hétérozygotes (ROBERTSON, 1965). Il se peut que les deux facteurs jouent dans des ensembles d'élevages différents et que leurs effets opposés se neutralisent en partie dans un échantillonnage portant sur l'ensemble de la population.

D'autre part, rappelons que dans les races bovines actuelles, qui se ramènent à des populations d'effectif génétique limité, les notions de corrélation gamétique — exprimant l'écart à la panmixie — et de consanguinité moyenne ne sont pas superposables. En effet, « pour mesurer l'écart à la panmixie, c'est-à-dire calculer le coefficient de corrélation gamétique, il faut déduire du coefficient moyen de consanguinité α , celui

α' qui résulterait automatiquement de la limitation de l'effectif de la population supposée constamment panmixtique » (L'HÉRITIER, 1954). Autrement dit, le coefficient de corrélation gamétique est inférieur au coefficient moyen de consanguinité. Or, même dans le cas de la race *Shorthorn*, où nous l'avons vu, l'augmentation du coefficient moyen de consanguinité a été exceptionnelle, le coefficient de corrélation gamétique ne semble guère avoir dépassé 4 p. 100 (MCPHEE et WRIGHT, 1925).

Considérons alors dans une population nombreuse où s'observe une corrélation gamétique F , un locus biallélique, dont les fréquences géniques sont p et q . Les proportions génotypiques sont :

$$p^2 + Fpq, \quad 2pq(2 - F), \quad q^2 + Fpq$$

Cherchons à tester l'hypothèse de Hardy-Weinberg à partir d'un échantillon d'effectif N tiré au hasard dans la population. Dans ce cas, si f est l'estimation de F dans l'échantillon, on a (LI, 1955) :

$$\chi^2 = f^2 N$$

Pour un degré de liberté, la valeur de χ^2 correspondant au seuil de 5 p. 100 est de 3,84. Donc, si $N = 400$, $f = 0,10$, et si $N = 4\,000$, $f = 0,03$. On voit que l'effectif des échantillons retenus dans la plupart des travaux sur les groupes sanguins publiés jusqu'ici, qui dépasse rarement 1 000, est trop faible pour détecter une corrélation gamétique dont l'ordre de grandeur n'est pas très élevé, même dans les cas extrêmes.

b) *La variabilité génétique ; son importance pratique ; principes et limites de sa mesure à l'aide de loci marqueurs.*

Quand le gène qui occupe un locus considéré peut, dans une population, présenter plus d'un état, on dit qu'il y a variabilité génétique. Cette dernière est d'autant plus élevée que le nombre de gènes allèles est élevé, et, à nombre égal d'allèles, que leurs fréquences sont plus voisines. On peut donc exprimer la variabilité génétique par la somme des carrés des fréquences alléliques au locus considéré, ou $\sum q_i^2$. On peut aussi l'exprimer par la probabilité de tirer au hasard dans la population deux génotypes identiques. Connaissant les fréquences alléliques, le calcul de cette probabilité — quoique un peu laborieux dans le cas d'un locus complexe comme le locus B — s'obtient facilement, dans l'hypothèse de panmixie par la quantité $\sum_i q_i^4 + 4 \sum_{i \neq j} q_i^2 q_j^2$, où q_i et q_j sont deux fréquences alléliques quelconques ($i \neq j$). Les deux quantités précédentes sont d'autant plus faibles que la variabilité génétique est plus forte.

L'utilisation préférentielle d'un reproducteur et de sa famille dans une population est une forme de sélection. Elle se traduit donc par une hausse de fréquence des gènes de la famille favorisée, et par une baisse de fréquence corrélative des autres gènes, ce qui signifie aussi l'extinction d'une fraction des gènes les plus rares. La variabilité génétique de la race décroît.

Cette conséquence inévitable de la sélection ne saurait poser aucun problème si les objectifs zootechniques des sélectionneurs de la race étaient immuables, si leurs choix étaient toujours infaillibles et si la sélection massale pratiquée ne favorisait que les gènes à sélectionner.

Ceci n'est pas le cas, et on peut avoir à envisager, dans chaque race, l'éventualité de nouvelles orientations zootechniques. Or, l'ampleur et la rapidité d'une nouvelle

orientation sont conditionnées par l'importance de la variabilité génétique résiduelle. En pratique, l'objectif des sélectionneurs doit donc toujours consister à obtenir qu'un progrès zootechnique donné s'accompagne d'une baisse minimum de la variabilité génétique.

Les loci dont on souhaiterait mesurer la variabilité génétique sont ceux qui conditionnent les « caractères de production » tels que la croissance, le rendement laitier, etc. Ces loci ne sont pas détectables individuellement. Le problème qui nous intéresse n'a donc pas de solution directe ; on peut, par contre, donner une estimation indirecte de la variabilité génétique en se basant sur la variabilité de loci détectables, jouant le rôle de « marqueurs ». Le marquage idéal serait réalisé par un locus contigu du locus intéressant et dont les allèles seraient en relation biunivoque avec ceux de ce dernier. Bien entendu, une situation de ce genre n'a pu être décrite, ne serait-ce d'ailleurs que parce qu'il est impossible d'isoler les effets individuels des gènes qui conditionnent les caractères de production.

La variabilité génétique d'un locus de groupes sanguins comme le locus B ne peut ainsi servir qu'à estimer d'une manière relative, donc par rapport à celle d'une autre population, la variabilité d'un locus quelconque dans la population considérée. On peut *a priori* comparer soit deux populations distinctes, soit la même population à des époques différentes. Bien entendu, il faut dans tous les cas, être en droit d'admettre que la série de réactifs disponibles permet de détecter, dans les populations comparées, une part sensiblement égale de la variabilité génétique existant réellement. Cependant, une comparaison effectuée dans des conditions différentes (mise en œuvre de séries de réactifs non identiques dans les deux populations comparées) peut garder une signification dans le cas où la population trouvée la plus variable est, de surplus, celle où l'on pense détecter la part la plus faible de variabilité réelle.

c) Rapports entre $\sum_i q_i^2$ et le coefficient de consanguinité moyen de la population.

L'évolution de la variabilité génétique du locus B dans une race traversée par des flux géniques importants a été discutée par ROBERTSON (1956) qui a postulé qu'en l'absence de sélection favorisant les hétérozygotes $\sum_i q_i^2$ est supérieur au coefficient moyen de consanguinité de la population. Cette relation entre le coefficient moyen de consanguinité α , calculée à partir des archives de Livres généalogiques, et la quantité $\sum_i q_i^2$, souvent appelée dans les travaux de langue anglaise *degree of homozygosity* a bien été vérifiée dans les quelques cas où elle a fait l'objet d'investigations (ROBERTSON, 1956 ; NEIMANN-SØRENSEN, 1958 ; BOUQUET, 1966 a et b). Cependant, nous allons montrer que les rapports entre α et $\sum_i q_i^2$ ne peuvent pas être définis d'une manière aussi simple.

Pour simplifier, considérons d'abord le cas — envisagé par ROBERTSON, et qui semble assez général — d'une population bovine sensiblement panmictique, mais dont l'effectif génétique réel est réduit par suite de l'utilisation d'un nombre limité de mâles à un moment donné de son histoire. La quantité $\sum_i q_i^2$ représente bien la probabilité pour que deux allèles du locus considéré choisis au hasard dans la population soient identiques. Par suite, pour ce locus, $\sum_i q_i^2$ est donc supérieur à la probabilité P_a de

tirer au hasard, dans la population, deux allèles identiques *par descendance mendélienne* soit :

$$P_a \text{ (locus B)} < \sum_i q_i^2 \text{ (locus B)}$$

On voit que P_a est un coefficient moyen de consanguinité *absolu*, qui place la génération de départ à l'origine de l'espèce et qui tient compte des mutations. La valeur de ce coefficient caractérise uniquement le locus considéré.

Le problème qui se pose est d'établir les rapports existant entre ce coefficient de consanguinité absolu P_a (locus particulier) et le coefficient moyen de consanguinité α , calculé à partir des archives d'un Livre généalogique en partant d'une génération prise arbitrairement comme génération initiale, et qui ne tient pas compte des mutations. Or, on voit facilement que les rapports entre α et P_a — ou sa borne supérieure mesurable $\sum_i q_i^2$ — peuvent être inversés en fonction de l'éloignement dans le temps de la génération de départ choisie (α augmente avec cet éloignement et à la limite tend vers 1) et de la complexité du locus marqueur considéré (liée à sa mutabilité).

— Lorsque α est calculé sur une courte période, il y a de fortes chances pour qu'il soit inférieur à $\sum_i q_i^2$, et ceci d'autant plus que le locus marqueur considéré est moins complexe ($\sum_i q_i^2$ sera, pour le locus F par exemple, bien supérieure à la valeur obtenue pour le locus B).

— Lorsque α est calculé sur une longue période et que l'on s'adresse à un locus marqueur complexe, on peut avoir $\alpha > \sum_i q_i^2$.

En considérant en second lieu le cas plus général d'une population où, toutes choses égales par ailleurs, se pratiquent en outre des accouplements consanguins systématiques, α sera plus élevé et deviendra supérieur à $\sum_i q_i^2$ en partant d'une génération de départ moins éloignée que précédemment.

En conclusion, si les quelques travaux cités plus haut ont établi que $\sum_i q_i^2$ (locus B) était supérieure à α , ce résultat est dû au fait que α est calculé sur un nombre de générations relativement très faible, et ne résulte pas d'une règle générale.

Par contre, les rapports entre $\sum_i q_i^2$ (locus B) et P_a (locus B) nous semblent plus intéressants à retenir. Dans les races étudiées jusqu'ici, le nombre d'allèles du locus B de fréquence supérieure à 1 p. 100 dépasse rarement 25 (voir BOUQUET, 1966 a, page 101) et quelques allèles — une dizaine environ dans chaque race — ont une fréquence supérieure à 5 p. 100. C'est essentiellement la fréquence de ces allèles qui fixe en définitive la valeur de $\sum_i q_i^2$. Or il semble que, souvent, on puisse expliquer en grande partie la haute fréquence d'un allèle par sa diffusion à partir d'un reproducteur largement utilisé. Autrement dit $\sum_i q_i^2$ (locus B) ne devrait pas être en général très différent de P_a , ce qui souligne l'intérêt de cette quantité comme indice de variabilité génétique.

On doit d'ailleurs remarquer que $\sum_i q_i^2$ et P_a ne diffèrent pour un locus donné, que dans la mesure où certains phénogroupes de la race ont pu apparaître dans le passé à plusieurs reprises, à la suite de mutations indépendantes ; en fait, il est plus vraisemblable que la plupart des phénogroupes ne descendent que d'un seul événement mutationnel.

Dans cette hypothèse $\sum_i q_i^2$ donnerait, en tout état de cause, une bonne estimation de P_a .

2. Méthode de mesure du degré de parenté inter-races

Il est apparu très tôt, aux pionniers de l'étude des groupes sanguins des bovins, que la fréquence des facteurs antigéniques (OWEN *et al.*, 1947) puis des allèles (STORMONT *et al.*, 1951) pouvait varier nettement d'une race à l'autre. De nombreuses études ont dès lors été consacrées à l'inventaire des allèles des diverses races, et notamment à celui des allèles du locus B. Ces études ont montré que plus deux races passaient pour apparentées, plus elles possédaient d'allèles communs, ce qui permet d'admettre que le degré de ressemblance génétique de deux populations exprime valablement leur degré de parenté. Quelques auteurs ont donc effectué la démarche inverse, consistant à tenter d'apprécier le degré de parenté existant entre certaines races à l'aide des inventaires alléliques du locus B mais ils se sont contentés de discuter les résultats des inventaires effectués dans les races comparées (GROSCLAUDE *et* MILLOT, 1962 ; SCHINDLER, 1963).

Récemment, BOUQUET (1966 a) a introduit diverses méthodes permettant de tester statistiquement la ressemblance génétique entre populations. Cependant, on peut aller plus loin encore, en mesurant cette ressemblance, ce que nous avons tenté de faire, en mettant en œuvre, pour la première fois, un indice proposé par GROSCLAUDE (1967).

a) Test de la ressemblance génétique de populations.

Tous les tests introduits par BOUQUET (1966) font intervenir la notion de corrélation de rang due à SPEARMAN (1904). Quatre tests sont applicables, soit pour comparer deux populations, soit pour comparer simultanément un groupe de populations.

Comparaison de populations deux à deux : tests de SPEARMAN et de KENDALL.

Test de SPEARMAN (1904). — On numérote les allèles de chaque population dans l'ordre des fréquences décroissantes. Les allèles présents dans l'une seulement des populations reçoivent, dans l'autre, une numérotation arbitraire (on admet que ces allèles existent dans cette population, mais avec une fréquence plus faible que celle de l'allèle le plus rare réellement observé). Lorsque plusieurs allèles ont une même fréquence, on leur affecte à chacun le numéro correspondant à la moyenne arithmétique des numéros de rang qu'ils auraient eux, si leurs fréquences avaient été légèrement différentes.

Le coefficient de corrélation de SPEARMAN s'écrit :

$$R = 1 - \frac{6 \left[\sum D^2 + \frac{1}{12} \sum (u^3 - u) + \frac{1}{12} \sum (v^3 - v) \right]}{p^3 - p}$$

avec p = nombre total d'allèles différents dans l'ensemble des deux populations.

D^2 = somme des carrés des différences de numérotation de chaque allèle.

u = nombre d'allèles de même rang dans l'une des séries d'allèles de même fréquence et dans une des populations.

Le terme $\frac{1}{12} (u^3 - u)$ est un terme correctif qui tient compte de toute les séries de fréquences de même rang auxquelles on a affecté un numéro de rang moyen.

v = même signification pour l'autre population.

On teste la signification statistique de R par le test de t classique selon :

$$t = R \sqrt{\frac{p-2}{1-R^2}} \quad \text{avec } p-1 \text{ degrés de liberté.}$$

Lorsque t n'est pas significatif, on peut conclure que les populations comparées diffèrent au locus considéré.

Coefficient de corrélation de KENDALL (1948).

Le coefficient de corrélation de KENDALL s'écrit :

$$T = \frac{\sum S_i}{\left[\frac{p}{2} (p-1) - u \right] \left[\frac{p}{2} (p-1) - v \right]}$$

S_i est, pour un allèle donné, la différence entre le nombre d'allèles possédant un numéro de rang supérieur et le nombre d'allèles possédant un numéro de rang inférieur. Pour chacun des allèles faisant partie d'un groupe d'allèles de même fréquence, on pratique également une correction.

On teste la signification statistique de T par :

$$t = \frac{\sum S_i}{\sqrt{\frac{p(p-1)(2p+5)}{18}}}$$

Comparaison de plusieurs populations simultanément.

— *Coefficient de concordance de FRIEDMAN (1937).*

$$W = \frac{K-1}{\left[\frac{1}{12} n^2 (k^3 - k) - \frac{x \sum (u^3 - u)}{12} \right] + 2}$$

avec n = nombre de populations comparées

k = nombre d'allèles se retrouvant dans toutes les populations comparées

u = même signification que dans les tests précédents.

On teste la signification statistique de W , avec $k-1$ degrés de libertés, par :

$$\chi_r^2 = \frac{K}{\frac{1}{12} nk(k+1) - \left(\frac{1}{k-1} \right) \left(\frac{x \sum (u^3 - u)}{12} \right)}$$

où K est la somme des carrés des différences entre la somme des numéros de rang de chaque allèle et la moyenne de la somme totale des numéros de rang.

— χ_H^2 de KRUSKAL et WALLIS (1952).

Ce χ_H^2 permet également de tester la ressemblance entre les populations considérées, avec $n-1$ degrés de liberté :

$$\chi_H^2 = \frac{\frac{12}{k(k+1)} \sum \frac{S_i^2}{n} - 3(k+1)}{1 - \frac{x \sum (u^3 - u)}{(k^3 - k)}}$$

Dans ce test, contrairement aux précédents, les numéros de rang sont donnés en regroupant toutes les populations, et sans accorder, bien entendu, de numéro aux allèles absents dans certaines populations. $\frac{S_i^2}{n}$ représente alors la somme des carrés des numéros de rang d'une des populations divisées par le nombre d'allèles n de cette population.

b) *Mesure de la ressemblance génétique entre populations.*

Les tests statistiques précédents ne permettent, par essence, que d'accepter ou non, certaines conditions ayant été posées, l'hypothèse d'identité génétique des populations comparées. En pratique, le degré de parenté de deux populations est une variable continue qu'il est souhaitable de pouvoir exprimer par un indice variable lui-même de façon continue — de 0 à 1 par exemple — défini sur des bases logiques et de calcul facile.

Nous mettrons donc en œuvre dans ce travail, et pour la première fois, l'indice de ressemblance génétique de deux populations (indice R), défini par l'un de nous (GROSCLAUDE, 1967) comme la probabilité de tirer au hasard deux allèles identiques, l'un dans la première population, l'autre dans la seconde, divisée par la moyenne géométrique des probabilités de tirer au hasard deux allèles identiques à l'intérieur de chacune de ces populations. Autrement dit, si

p_1 = probabilité de tirer l'allèle i dans la population 1

p_2 = probabilité de tirer le même allèle i dans la population 2

$$\text{on a} \quad R = \frac{\sum_i p_{i1} p_{i2}}{\sqrt{\sum_i p_{i1}^2 \sum_i p_{i2}^2}}$$

En pratique, on estimera les probabilités p_i par les fréquences alléliques f_i calculées dans les populations à comparer.

On peut remarquer que si N est le nombre d'allèles détectés au total dans les deux populations, le coefficient de corrélation entre les deux séries de fréquences alléliques s'écrit :

$$r = \frac{\sum_i f_{i1} f_{i2} - \frac{1}{N}}{\sqrt{\left(\sum_i f_{i1}^2 - \frac{1}{N}\right) \left(\sum_i f_{i2}^2 - \frac{1}{N}\right)}}$$

Quand N est grand, $\frac{1}{N}$ peut devenir négligeable devant les autres termes : l'indice R et le coefficient de corrélation prennent alors la même valeur. On peut rencontrer cette situation précisément dans le cas du locus B.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

1. *Échantillonnage dans les races Flamande et F. F. P. N.*

Les prélèvements de sang ont été effectués tout d'abord en race *Flamande*, au début de l'année 1963, puis durant l'hiver 1963-1964, dans une centaine d'élevages désignés par le Livre généalogique et qui comprenaient les principaux élevages de la race. Ils portent sur 400 couples mère-produit, provenant pour 40 p. 100 de Flandre maritime, et pour le reste, à parts sensiblement égales, de l'Avesnois, du département du Pas-de-Calais et du département de la Somme. L'échantillon est constitué uniquement des mères, les produits ne servant qu'à faciliter l'interprétation des génotypes maternels ; dans chaque étable, elles ont été choisies au hasard dans trois classes d'âge différentes (plus de 7 ans, de 5 à 7 ans inclus, et moins de 5 ans) à un taux sensiblement proportionnel aux effectifs de ces classes. On peut donc considérer qu'elles forment un groupe très représentatif de la race. Notons d'ailleurs que les vaches issues de croisements avec les taureaux d'importation étrangers, quoique assez nombreuses dans certaines étables, ont été exclues de l'échantillonnage.

Les prélèvements en race *F. F. P. N.* ont été effectués ensuite au début de l'année 1965 dans une

centaine d'élevages de la même région (départements du Nord, du Pas-de-Calais et de la Somme) et sur 450 couples mère-produit. La désignation des élevages s'est faite pratiquement au hasard et le choix des mères selon la même méthode qu'en race *Flamande*, ce qui assure un échantillonnage comparable au précédent, et représentatif de la race *F. F. P. N.* du nord de la France.

2. Techniques d'analyse

Une partie des échantillons de sang de la race *Flamande* a été analysée au début de l'étude, dans les deux laboratoires de Gand et de Jouy-en-Josas. Ultérieurement, certaines analyses n'ont été effectuées que dans l'un de ceux-ci. Les analyses de transferrines ont été effectuées en majorité à Gand, celles des β -lactoglobulines à Jouy-en-Josas intégralement.

La technique d'analyse suivie par les groupes sanguins est la technique classique, souvent décrite déjà (GROSCLAUDE et MILLOT, 1962 ; BOUQUET, 1966 *a*). Il en est de même de la technique d'analyse des transferrines (BOUQUET, 1966 *a*). Les β -lactoglobulines ont été déterminées selon une technique d'ASCHAFFENBURG (1963).

En ce qui concerne les groupes sanguins, les réactifs suivants ont été mis en œuvre (tabl. 1).

TABLEAU I
Liste par locus des réactifs utilisés

Loci	A	B	C	F	J	L	M	S	Z
Anticorps utilisés ⁽¹⁾	A ₁ H Z'	B P ₁ E ₂ ' P' G ₁ P ₂ E ₃ ' Q' G ₂ Q G' Y' I ₁ T I' B'' I ₂ Y ₂ J ₁ ' G'' K A' J ₂ ' F ₈ O ₁ B' K' F ₁₈ O ₃ D' O'	C ₁ C ₂ R ₁ R ₂ W X ₁ X ₂ L'	F V	J	L	M ₁ M'	S U H' U' H'' S'' U'' (U ₂) ⁽²⁾	Z

⁽¹⁾ Lire anti-A₁, etc.

⁽²⁾ La notation (U₂) est une notation provisoire.

Le réactif anti-Q' n'a été mis en œuvre qu'à partir de la seconde moitié de l'étude de la race *Flamande*, ce qui a permis cependant de déterminer quels phénogroupes comportaient le facteur Q' ; mais dans le cas où anti-Q' permettait une nouvelle subdivision allélique (voir tabl. 2 : *b* et Q' d'une part, F₈ et F₈Q' d'autre part), il n'a pas été possible, bien entendu, de revenir en arrière pour déterminer les fréquences individuelles exactes des allèles nouvellement détectables.

RÉSULTATS

1. Calcul des fréquences alléliques

Les fréquences alléliques ont été calculées pour 8 loci de groupes sanguins érythrocytaires (A, B, F, J, L, M, S, Z), pour le locus des transferrines sériques (Tf) et celui des β -lactoglobulines (Lg). Les méthodes d'estimation des fréquences, que l'on trouvera développées notamment par NEIMANN-SØRENSEN (1958) ont été les suivantes :

— comptage direct des gènes pour les loci F, Tf et Lg où les génotypes peuvent s'interpréter immédiatement ;

— méthode dite « de la racine carrée » pour les loci J, L, M et Z ;

— méthode par itération de CEPPELLINI et *al.* (1956) et NEIMANN-SØRENSEN (1956) pour les loci A, B et S.

Les résultats figurent aux tableaux 2, 3, 4 et 5. On notera que les intervalles de confiance des estimations de fréquences calculées par la méthode de CEPPELLINI et

TABLEAU 2 et 3

Fréquence des principaux allèles du locus B dans notre échantillon de race Flamande

Les chiffres entre parenthèses désignent les facteurs détectés par les anticorps qui n'ont pas encore de désignation internationale définitive : anti-F8 et anti-F18

Allèles (1)	Fréquences	Allèles	Fréquences
G ₂ O ₁ TE' ₃ K'G''	17,0	Q	1,4
E' ₂ I'G''(8, 18)	13,9	E' ₃ G'G''(8)	1,3
E' ₃ G''	10,8	BGKYB'D'O'(8)	1,0
b et Q'	6,1	BI ₁ YE' ₃ G'T'Q'G''(8)	1,0
O ₃ A'(8)	3,5	G ₁	0,6
BO ₁ (8)	3,2	QD'(8)	
BG ₁ O ₁ D'(8)	3,1	BGKA'I'O'(8)	
BO ₁ Y(8)	2,3	O'	
BGKE' ₃ O'(8)	2,3	A'I'	
P ₁ YE' ₄ (8)	2,1	BE' ₃ O'(8)	0,5
BO ₃ YA'E' ₃ G'P'Q'G''(8)	2,1	G ₁ O'(8, 11)	
O ₁ et O ₁ Q'	2,1	G ₂ O ₁ TYE' ₃ K'Y'	
BO ₁ YD'(8)	1,8	G ₂ O ₁ TA'E' ₃	
(8) et Q'(8)	1,8	I'E' ₂ G''(8, 18)	
O ₂ E' ₂ O'(8)	1,6	QD'E' ₃ I'G''(8, 18)	
YE' ₃ G'Y'G''	1,6	I ₁ O ₃ QA'E' ₂ K'Q'	
BGKYA'O'(8)	1,6	YE' ₃ G'I'	
G ₁ YE ₂ 'Q'	1,6	G ₁ O ₁	0,4
BGKE' ₂ O'	1,5	Autres allèles	6,4
BQI'P'Q'(8)	1,5		

(1) Lire BG₂O₁TE'₃K'G'', BE'₂I'G'' (8, 18), etc.

Comparaison des fréquences alléliques au locus S dans les races Flamande et F. F. P. N.

Les deux allèles SH'S'' et SUH'H'', qui existent mais sont rares dans la race F. F. P. N., ne figuraient pas, dans l'échantillon. La dénomination, anti-U₂ de l'un de nos réactifs est provisoire. Nous indiquons donc entre parenthèses le phénotype détecté.

Allèles (1)	Race Flamande (375 vaches)	Race F. F. P. N. (458 vaches)
H'	0,699	0,526
SH'S''	0,024	0,170
SH'	0,003	0,018
H'S''	0,012	—
UH'H''	0,012	—
U'	0,066	0,020
(U ₂)	0,045	0,015
U''	0,004	0,003
	0,135	0,248

(1) Lire SH', SSH'S'', etc.

al. (1956) n'ont pas été déterminés. En effet, la complexité des calculs à faire dans ce cas n'est pas à la mesure de l'intérêt qu'ils présenteraient. En fait, on peut remarquer que dans le cas des loci B et S, la part de variance que CEPPELLINI et *al.* appellent

TABLEAU 4

Fréquences alléliques de huit loci de groupes sanguins et du locus des β -lactoglobulines dans les races Flamande et Française Frisonne Pie-Noire

Les écarts-types des estimations des fréquences du locus A, calculées par la méthode de CEPPELLINI et *al.*, (1956), n'ont pas été déterminés mais sont de même ordre de grandeur, à fréquence égale, que pour les autres loci.

Loci	Allèles	Fréquences	
		Race <i>Flamande</i>	Race <i>F. F. P. N.</i>
A	A ^{AH}	0,052	0,042
	A ^A	0,297	0,174
	A ^H	0,051	0,009
	A ⁻	0,600	0,775
F	F ^F	0,819 $\pm$ 0,027	0,867 $\pm$ 0,022
	F [']	0,181 $\pm$ 0,027	0,133 $\pm$ 0,022
J	J [']	0,140 $\pm$ 0,025	0,064 $\pm$ 0,016
	J ⁻	0,860 $\pm$ 0,025	0,936 $\pm$ 0,016
L	L ^L	0,144 $\pm$ 0,025	0,237 $\pm$ 0,031
	L ⁻	0,856 $\pm$ 0,025	0,763 $\pm$ 0,031
M	M ^{M'}	0,068 $\pm$ 0,036	0,053 $\pm$ 0,016
	M ⁻	0,932 $\pm$ 0,036	0,947 $\pm$ 0,016
Z	Z ^Z	0,285 $\pm$ 0,034	0,202 $\pm$ 0,029
	Z ⁻	0,715 $\pm$ 0,034	0,798 $\pm$ 0,029
Tf	Tf ^A	0,335 $\pm$ 0,036	0,322 $\pm$ 0,033
	Tf ^D	0,617 $\pm$ 0,036	0,643 $\pm$ 0,034
	Tf ^B	0,028 $\pm$ 0,004	0,035 $\pm$ 0,004
Lg	Lg ^A	0,418 $\pm$ 0,011	0,564 $\pm$ 0,011
	Lg ^B	0,582 $\pm$ 0,011	0,436 $\pm$ 0,011

« variance cachée » est très faible, car la proportion des phénotypes auxquels est due cette part de variance ne dépasse pas 10 p. 100. (Il s'agit des phénotypes pour lesquels plusieurs génotypes seraient possibles, et dont l'existence appelle précisément l'emploi de la méthode par itération). On peut donc admettre que la variance de ces estimations de fréquences est de même ordre de grandeur que celle qu'à effectif égal, on obtiendrait par la méthode de comptage direct des gènes (écart-type ici peu différent de 0,005 pour une fréquence de 0,04, de 0,01 pour une fréquence de 0,10, et égal à 0,04 pour une fréquence de 0,20).

2. Test de la loi de Hardy-Weinberg

Le test de la loi de Hardy-Weinberg a été effectué, en race *Flamande*, pour les loci F, Lg et Tf. Dans le cas du locus Tf, un excès statistiquement significatif de génotypes homozygotes a été relevé. Cependant, la distinction des génotypes AD et DD ayant pu être imparfaite, il paraît judicieux de ne pas insister sur ce résultat. Dans le cas des loci F et Lg, la valeur de χ^2 est inférieure à celle du seuil de 5 p. 100, ce qui conduit à ne pas rejeter l'hypothèse d'une structure génétique conforme à la loi de Hardy-Weinberg. Cette conclusion doit s'interpréter conformément aux considérations développées dans le chapitre des Méthodes.

TABLEAU 5

Comparaison des fréquences alléliques au locus B dans notre échantillon de race Française Frisonne Pie-Noire, et dans la race Frisonne de trois provinces des Pays-Bas (Selon KRAAY et BOUW, 1964).

Ne figurent sur ce tableau que les phénogroupes dont la fréquence atteignait au moins 1,0 p. 100 dans l'un des quatre échantillons

Allèles (¹)	France	Pays-Bas		
	Nord et Pas-de-Calais	Frise	Drente-Overijssel	Nord-Hollande
I ₂	18,5	23,8	27,5	16,5
I'	12,0	13,6	12,2	5,7
BG ₁ KYA'O'(8)	10,5	14,4	8,9	7,6
G ₁ YE ₂ Q'	9,0	6,8	10,0	12,4
Q' (8) et (8)	8,1	8,5	6,1	7,2
E ₃ G''	7,5	8,9	11,0	9,0
BO ₃ YA'E ₃ G'P'Q'G''(8) ...	4,4	6,5	6,1	4,8
Q' et b	3,0	3,0	3,4	5,4
YD'E ₂ O'(8)	2,3	2,5	1,0	1,9
BG ₁ KE ₂ O'(8)	2,0	< 1	< 1	< 1
BO ₁ (8)	1,6	< 1	< 1	3,2
E ₃ G'O'G''	1,5	< 1	< 1	1,0
YD'G'T'Q'	1,4	1,3	< 1	1,3
B(8)	1,3	< 1	< 1	< 1
O ₁ QD'(8)	1,0	< 1	< 1	< 1
BO ₃ A'TP'Q'	< 1	2,6	3,1	1,7
G ₁ O ₁ (11)	< 1	< 1	< 1	1,1
Q(8)	0,7	1,0	1,4	< 1
BO ₁ YD'(8)	< 1	< 1	1,7	7,0
I ₁ QE ₂ I'(8)	< 1	< 1	< 1	2,4
O ₁ A'(8)	< 1	< 1	< 1	1,2
O ₃ D'E ₃ G'K'	< 1	< 1	< 1	1,0

(¹) Lire B^I₂, B^{I'}, etc.

3. Variabilité génétique comparée des races Flamande et F.F.P.N.

Nous avons vu que l'on pouvait comparer la variabilité génétique de deux races par la quantité $\sum_i q_i^2$ (locus B), indice qui constitue la borne supérieure du coefficient moyen de consanguinité absolu, pour le locus considéré, dans l'hypothèse de pan-

mixie. Bien entendu, pour que soient comparables les valeurs de Σq_i^2 visant à caractériser les races étudiées, on doit faire appel à des fréquences alléliques déterminées, dans chacune d'elles, à l'aide d'une série de réactifs équivalente. Or, les réactifs récents anti-Q' et anti-F8 (= anti-H₄), qui permettent notamment de subdiviser l'ancien allèle B^b (allèle « négatif », de fréquence en général assez élevée, qui influence donc sensiblement la valeur de Σq_i^2) n'ont pas été uniformément utilisés dans les races

Flamande et *F.F.P.N.*, et dans les races rouges de référence (BOUQUET, 1966 a ; IBRAHIM et LARSEN, 1966). Plutôt que de ne pas tenir compte du tout d'anti-Q' et d'anti-F8, ce qui aurait conduit à surestimer Σq_i^2 , nous avons retenu les subdivisions dues à anti-F8 seul dans les races *Flamande*, *F.F.P.N.* et *Belge de Flandre occidentale*, et à anti-Q' seul dans la race *Rouge Danoise*. Cette demi-mesure permet d'obtenir des valeurs plus proches des valeurs réelles et sensiblement comparables

On voit (tabl. 6) que Σq_i^2 est un peu plus élevée dans la race *F.F.P.N.* que dans la race *Flamande*, dont la variabilité génétique est donc légèrement plus forte. Les deux valeurs précédentes sont inférieures à celles que l'on obtient dans les races *Danoise Rouge* (0,12 à 0,16 selon les classes d'animaux considérés par IBRAHIM et LARSEN) et *Belge de Flandre occidentale* (0,146). Par contre, elles sont bien supérieures au chiffre de 0,045 obtenu par GROSCLAUDE et MILLOT (1962.) dans la race *Montbéliarde*, qui pourtant est surestimé par rapport aux valeurs précédentes puisque plusieurs réactifs permettant de nouvelles subdivisions alléliques et, mis en œuvre dans le présent travail, n'étaient pas disponibles en 1962. Le tableau 6 indique également les valeurs de Σq_i^2 calculées pour les autres loci, afin de souligner la place à part qu'occupe le locus B.

TABLEAU 6

Comparaison de la variabilité génétique des races Flamande
et Française Frisonne Pie-Noire

Valeurs de Σq_i^2 pour le locus B, et, par comparaison, pour les autres loci à l'exception du locus C dont les fréquences alléliques n'ont pas été déterminées dans ce travail

Races	Loci									
	B	A	F	J	L	M	S	Z	Tf	Lg
<i>Flamande</i>	0,073	0,45	0,70	0,76	0,75	0,87	0,51	0,59	0,51	0,51
<i>F. F. P. N.</i>	0,085	0,63	0,77	0,88	0,64	0,90	0,39	0,68	0,52	0,51

La variabilité génétique d'une population s'exprime aussi par la probabilité d'en tirer au hasard deux génotypes identiques. Le tableau 7 donne les valeurs trouvées pour 9 loci de groupes sanguins, ainsi que la probabilité globale calculée pour l'ensemble des 9 loci. Le locus Lg a été exclu de ce calcul car son indépendance génétique par rapport aux autres loci considérés ici n'a pas encore été prouvée.

On constate que la probabilité de tirer au hasard deux génotypes identiques est deux fois plus élevée dans la race *F.F.P.N.* que dans la race *Flamande*. Faute de valeurs de référence (probabilités similaires calculées dans d'autres races), il est difficile d'analyser objectivement la signification de cette différence. On peut cependant en tirer une conclusion essentielle : contrairement à ce que suggéraient des observations superficielles, la variabilité génétique de la race *Flamande* n'est pas particulièrement réduite, et dépasse même celle de la race *F.F.P.N.*

TABLEAU 7

Probabilité de tirer au hasard, dans les races Flamande et F. F. P. N., deux génotypes identiques soit pour l'un des neuf loci de groupes sanguins A, B, F, J, L, M, S, Z, Tf, soit pour l'ensemble de ces loci

Le calcul n'a pu être fait pour le locus C dont les fréquences alléliques n'ont pas été déterminées dans ce travail

Races	Loci									Ensemble des 9 loci
	A	B	F	J	L	M	S	Z	Tf	
<i>Flamande</i> ..	0,27	0,009	0,54	0,60	0,60	0,77	0,29	0,43	0,35	$1,6 \cdot 10^{-5}$
<i>F.F.P.N.</i> ...	0,44	0,012	0,62	0,79	0,47	0,81	0,19	0,51	0,36	$3,4 \cdot 10^{-5}$

4. Analyse du degré de ressemblance génétique entre races

Nous avons pour but d'estimer le degré de parenté entre les races *Flamande*, *Belge de Flandre occidentale* et *Danoise Rouge*. Mais comme nous disposions de renseignements sur la race *Française Frisonne Pie-Noire* et sur la race *Frisonne* des Pays-Bas, nous avons inclus dans la comparaison ces deux races qui appartiennent au même rameau de l'espèce bovine que les races rouges et qui, nous le verrons, nous fourniront des éléments de référence. Les données utilisées sur les races étrangères sont celles de BOUQUET (1966) pour la race *Belge*, IBRAHIM et LARSEN (1956) pour la race *Danoise* et KRAAY et BOUW (1964) pour la race *Frisonne* des Pays-Bas. Le tableau 5 permet de comparer les fréquences de notre échantillon de la race *F.F.P.N.* à celles calculées par KRAAY et BOUW dans trois provinces des Pays-Bas. Les échantillons hollandais sont d'effectifs beaucoup plus importants que le nôtre ; les fréquences en sont donc estimées avec une précision supérieure. Quoiqu'il en soit, la similitude au locus B des quatre populations est flagrante, comme elle l'est d'ailleurs aux autres loci (cf tabl. 4 et KRAAY et BOUW, 1964). Dans tous les calculs qui suivent, nous n'avons pas tenu compte, lorsque nous les connaissons, des subdivisions alléliques dues à anti-F8 et anti-Q' car nous ne les connaissons pas pour toutes les races. Cette manière de faire est ici inévitable, mais est moins critiquable qu'elle n'aurait pu l'être dans le calcul de la variabilité génétique.

La comparaison d'ensemble des 5 populations par les tests de FRIEDMAN et de KRUSKAL et WALLIS donne les résultats suivants :

Test de FRIEDMAN : $W = 0,025$, $\chi^2_7 = 165,37^{***}$ avec $k = 99$,
 $R_{\text{moy.}} = -0,219^*$, $t = 2,169^*$

Test de KRUSKAL et WALLIS : $\chi^2_7 = 36,40^{***}$.

Ce test amène donc à conclure que les 5 populations diffèrent fondamentalement. La comparaison simultanée des 3 races rouges seules conduit aux mêmes résultats. On obtient en effet pour ces races :

Test de FRIEDMAN : $W = 0,302$, $\chi^2_7 = 88,59^{***}$, avec $k = 89$,
 $R_{\text{moy.}} = -0,047$, $t = 0,444$.

Tests de KRUSKAL et WALLIS : $\chi^2_7 = 16,36^{***}$.

Les résultats de comparaisons des races deux à deux sont donnés dans le tableau 8. On voit que la race *Française Frisonne Pie-Noire* ne peut pas être considérée comme différente de la race *Frisonne Pie-Noire* des Pays-Bas. Par contre, dans le cas des races rouges, on doit conclure à leur différence génétique.

TABLEAU 8

Comparaison de 5 races deux à deux par les méthodes de SPEARMAN et de KENDALL

Races comparées	p	Méthode de SPEARMAN		Méthode de KENDALL	
		R	t	T	t
Races <i>Belge de Flandre occidentale</i> et <i>Frisonne</i> des Pays-Bas	54	0,103	0,747	0,290	0,738
Races <i>Belge de Flandre occidentale</i> et <i>Rouge Danoise</i>	70	0,225	1,906	0,183	1,931
Races <i>Rouge Danoise</i> et <i>Frisonne</i> des Pays-Bas	49	0,156	1,080	0,157	1,198
Races <i>Frisonne Française</i> et <i>Frisonne</i> des Pays-Bas	27	+ 0,524**	3,074 **	+ 0,445*	3,001 **
Races <i>Frisonne Française</i> et <i>Rouge Danoise</i>	50	0,132	0,919	0,172	1,092
Races <i>Flamande Française</i> et <i>Rouge Danoise</i>	66	0,258*	2,138	0,230	2,197 *
Races <i>Flamande Française</i> et <i>Frisonne</i> des Pays-Bas	46	0,036	0,236	0,059	0,454

Le calcul de l'indice de ressemblance génétique R, qui, rappelons-le, peut varier entre les valeurs théoriques extrêmes de 0 (situation jamais observée de deux popu-

(1) *, ** et *** indiquent les valeurs significatives aux seuils de probabilité de 0,05, 0,01 et 0,001 respectivement.

lations ne possédant aucun allèle commun) et 1 (comparaison d'une population avec elle-même) a conduit aux résultats suivants (tabl. 9) :

TABLEAU 9
Valeurs des indices de ressemblance *R*
situant la race *Flamande* par rapport aux autres races

Races comparées	R
<i>F. F. P. N.</i> et <i>Frisonne</i> des Pays-Bas	0,98
<i>Flamande</i> et <i>Belge</i> de Flandre Occidentale	0,34
<i>Flamande</i> et <i>Danoise Rouge</i>	0,24
<i>Flamande</i> et <i>F. F. P. N.</i>	0,22

L'indice de ressemblance des races *F.F.P.N.* et *Frisonne* des Pays-Bas est pratiquement égal à 1, ce qui semble traduire parfaitement la similitude génétique exceptionnelle qui ressort bien du tableau 5. Par contre, entre la race *Flamande* et les deux autres « races rouges » européennes, le degré de similitude génétique est plus réduit. (Il s'agit de la situation existant avant l'introduction de reproducteurs étrangers puisque notre échantillonnage n'a retenu que les sujets de race *Flamande* pure). D'autre part, la ressemblance non négligeable des races *Flamande* et *F. F. P. N.* peut s'expliquer notamment par une origine commune lointaine (SANSON, 1884), par des apports extérieurs communs (race *Shorthorn*), et par l'usage plus récent dans la population flamande de reproducteurs frisons, qui semble bien être discrètement intervenu, et qui, par ailleurs, rendrait compte en partie du noircissement du pelage de cette race dans les dernières décennies.

DISCUSSION

Nous avons constaté que la variabilité génétique de la race *Flamande* était supérieure à celle de la race *F. F. P. N.* A la lumière de nos considérations méthodologiques préliminaires, cette conclusion ne peut être acceptée sans réserves que si l'on est en droit d'admettre que la même fraction de variabilité génétique réelle est approximativement détectée dans les deux races. Or, le plus sûr moyen de pouvoir détecter toute la variabilité génétique réelle d'une race est d'obtenir un nombre maximum de réactifs, donc de procéder à de nombreuses immunisations en utilisant comme donneurs ou receveurs des sujets de cette race. Ceci a été fait pour la race *Frisonne* mais pas pour la race *Flamande*, où il se pourrait donc que l'on détecte une part plus faible de variabilité. Cependant, les deux races comparées appartiennent au même groupe de populations bovines du nord de l'Europe, caractérisées selon les données actuelles, par l'absence du facteur *Z'* au locus A et du type d'hémoglobine B, par l'absence ou l'extrême rareté de plusieurs allèles du locus S, du facteur *B''* au locus B, etc. *à priori*, une série de réactifs doit donc détecter *grosso modo* dans les deux races, la même part de variabilité. Ceci est d'autant plus vraisemblable que

la série de réactifs actuelle est très riche et résulte de travaux d'immunisation effectués par une trentaine de laboratoires dans le monde et dans de nombreuses races. Notre conclusion nous semble donc pouvoir être acceptée sans réserves.

L'analyse du degré de parenté entre races s'est basée sur des données obtenues dans quatre laboratoires différents qui tous utilisent leurs propres réactifs. Cependant, les tests de comparaison internationaux contemporains des travaux de référence montrent que les déterminations de groupes sanguins effectués dans ces laboratoires sont en très bon accord, à part quelques différences que l'on sait interpréter d'un laboratoire à l'autre. Nos résultats dans ce domaine peuvent donc être également acceptés sans réserves.

Du point de vue méthodologique, l'expression de la variabilité génétique d'une population par la probabilité d'identité de deux génotypes tirés au hasard dans cette population aussi bien que par $\sum_i q_i^2$ nous semble parfaitement satisfaisante. De même, l'indice de ressemblance entre races, mis en œuvre pour la première fois dans ce travail, semble pouvoir exprimer et classer correctement les situations réelles dans toute leur variété. Il sera intéressant d'appliquer cet indice à d'autres populations pour établir une gamme de situations de référence.

Les conclusions à tirer en pratique de nos résultats ne sont pas du domaine de cette étude. Toujours est-il que la variabilité génétique de la race *Flamande* n'était pas, au moment de notre sondage, plus faible que celles de la race *F. F. P. N.*, des races rouges *Belge* et *Danoise* et sans doute de bien d'autres races modernes. Ceci montre bien qu'il faut d'une part se garder de confondre l'effectif réel d'une race avec son effectif génétique, et d'autre part, éviter de conclure après analyse d'un seul des facteurs en jeu ; en l'occurrence la variabilité génétique a bien pu décroître sous l'effet de méthodes de sélection draconiennes, mais la variabilité effective dépend aussi de la variabilité antérieure, et de facteurs qui ont pu éventuellement limiter l'effet des méthodes de sélection.

Bien entendu, la variabilité génétique n'est pas le seul critère à prendre en considération quand on doit juger de l'avenir d'une race. En effet, que deux races recèlent par exemple une variabilité équivalente, n'implique pas qu'elles aient atteint le même niveau sur le plan zootechnique. Notre travail n'apporte donc que des éléments de jugement, mais des éléments qu'il était intéressant d'analyser dans une situation paraissant un peu extrême, même s'il est trop tard pour que cette analyse puisse être utile à la race *Flamande*.

Reçu pour publication en juillet 1968.

NOTE

Depuis la rédaction de ce texte, nous avons pris connaissance du travail de K. MAIALA et Gunvor LINDSTRÖM. *Frequencies of blood group genes and factors in the Finnish cattle breeds with special regard to breed comparisons*, *Ann. agric. Fenn.*, 1966, 5, 76-93 dans lequel indépendamment de nous, les auteurs ont imaginé de mesurer la similitude de deux séries alléliques du locus B par un « coefficient de corrélation » ayant la forme suivante :

$$r = \frac{\sum x_i y_i}{\sqrt{\sum x_i^2 + \sum y_i^2}}$$

avec x_i = fréquence de l'allèle i dans l'une des séries alléliques
 y_i = fréquence du même allèle dans l'autre série.

Le coefficient de MAIALA et LINDSTRÖM et l'indice R de GROSCLAUDE sont très voisins, et conduisent à des valeurs peu différentes, mais les rapports entre l'indice R, défini par ailleurs de manière probabiliste, et un coefficient de corrélation sont plus clairement établis.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. VAN HAEKE, directeur de l'Union régionale des Coopératives d'Élevage et d'Insémination artificielle du Nord de la France, M. BODILIS qui était, au moment de la réalisation de ce travail, ingénieur spécialisé des Services agricoles et tout particulièrement M. L. PELEREIN pour les conseils et l'aide efficace qu'ils nous ont apportés.

SUMMARY

BLOOD GROUPS AND THE GENETICAL STATUS OF THE « FLAMANDE » CATTLE BREED.
GENETIC VARIABILITY COMPARED WITH THE « FRENCH FRIESIAN » ;

RELATIONSHIP WITH THE « RED DANISH » AND « BELGIAN » WEST FLANDERS BREEDS

The reduction of the *Flamande* cattle breed replaced by the *French Friesian*, was accompanied with an exceptional increase in the mean level of inbreeding, partly due to the use of a great proportion of related bulls in artificial insemination. To cope with this inconvenience, sires were tentatively introduced from related European breeds, viz. *Red Danish* and *Belgian West Flanders*. A current study was undertaken in order to estimate the genetic variability of the *Flamande* breed and its degree of relationship with the two foreign « red » breeds.

It is shown in a preliminary discussion why in most of the literature on cattle blood groups, the chi-square test did not allow the detection of any deviation from the genotypic proportions of the HARDY-WEINBERG law, even in the case of populations with a fast genetic evolution. The relations between the mean coefficient of inbreeding and the sum of squares of the B-allele frequencies are scrutinized.

In order to compare the present genetic variability of the two rival breeds ((*Flamande* and *Friesian*), the allelic frequencies of 8 blood group loci, of the locus of serum transferrins and the locus of β -lactoglobulins were evaluated in each breed. The genetic variability, expressed either in terms of the sum of squares of the B-allele frequencies, or in terms of the probability of drawing at random two identical blood genotypes, is somewhat superior in the *Flamande*.

The degree of relationship between breeds was estimated by comparing the allelic series of the B locus, making use of several statistical tests and of an index of genetical similarity, introduced in this study. The definite differences observed between the *Flamande* breed and the two « red » ones contrast with the almost complete genetical identity of the two *Friesian* breeds.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANONYME, 1951. La race bovine *Normande*. Un peu d'histoire. *Revue Elev.*, numéro spécial, 10-23.
ANONYME, 1957. Situation de la race *Flamande* en septembre 1957. (Rapport non publié).
ANONYME, 1967. Activité des Centres d'insémination artificielle par races exploitées. *Élevage Insém.*, numéro spécial, p. 31.
ASCHAFFENBURG R., 1963. Inherited variants in cow's milk. II. Breed differences in the occurrence of β -casein variants. *J. Dairy Res.*, **30**, 251-258.
ASHTON G. C., FALLON G. R., 1962. β -globulin type, fertility and embryonic mortality in cattle. *J. Reprod. Fert.*, **3**, 93-104.
BOUQUET Y. H., 1966 a. *Bloedgroepenonderzoek op Belgische Rundveepopulaties*. Thèse, Université de Gand, 204 p.

- BOUQUET Y. H., 1966 b. The indicative value of the degree of homozygosity of the B system in cattle and its relationship with the average coefficient of inbreeding. In *Polymorphismes Biochimiques des Animaux*, X^e Int. Congr. Anim. Blood Groups, 459-460, Institut national de la Recherche agronomique, Paris.
- BOUW J., 1960. The genetical composition of the Dutch cattle breeds as determined by the frequencies of blood groups. *Z. Tierzucht. Zücht. Biol.*, **74**, 248-266.
- CARRÉ D., POUTOUS M., 1957. Étude de la parenté des taureaux d'insémination artificielle de race *Flamande* (rapport non publié).
- CEPPELLINI R., SINISCALCO M., SMITH C. A. B., 1956. The estimation of gene frequencies in a random mating population. *Ann. hum. Genet.*, **20**, 97-115.
- FRIEDMAN M., 1947. The use of ranks to avoid the assumption of normality. *J. Am. statist. Ass.*, **32**, 675-701.
- GROSCLAUDE F., 1967. (Travaux non publiés).
- GROSCLAUDE F., MILLOT P., 1962. Contribution à l'étude des groupes sanguins de la race bovine *Montbéliarde*. *Ann. Biol. anim. Biochim. Biophys.*, **2**, 185-208.
- IBRAHIM I. I., LARSEN B., 1966. Frequencies of alleles of the B-blood group system in *Red Danish* dairy cattle. *Acta vet. scand.*, **7**, 257-263.
- KEMPTHORNE O., 1957. *An introduction to genetic statistics*. John Wiley and Sons, New York, 545 p.
- KENDALL M. G., 1948. *Rank correlation methods*. Ch. Griffin and Co, London, 160 p.
- KRAAY G. J., BOUW J., 1964. Frequencies of blood groups in Dutch cattle breeds. *Immunogenet. Lett.*, **3**, 119-129.
- KRUSKAL W. H., WALLIS W. A., 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J. Am. statist. Ass.*, **47**, 584-618.
- L'HÉRITIER P., 1954. *Traité de Génétique. II. La Génétique des Populations* 386-394, Presses Universitaires de France, Paris.
- LI C. C., 1955. *Population Genetics*. p. 138, The University of Chicago Press, Chicago, Illinois, U. S. A.
- MALECOT G., 1966. *Probabilité et Hérité*. Presses Universitaires de France, 356 p.
- McPHEE H. C., WRIGHT S., 1925. Mendelian analysis of the pure breeds of livestock. III. The *Shorthorns*. *J. Hered.*, **16**, 205-215.
- NEIMANN-SØRENSEN A., 1956. Blood groups and breed structure as exemplified by three *Danish* breeds. *Acta Agric. scand.*, **6**, 115-137.
- NEIMANN-SØRENSEN A., 1958. *Blood groups of cattle. Immunogenetic studies on Danish cattle breeds*. Thèse, A/S C. F. Mortensen, Copenhagen, 177 p.
- OWEN R. D., STORMONT C., IRWIN M. R., 1947. An immunogenetic analysis of racial differences in dairy cattle. *Genetics*, Princeton, **32**, 64-74.
- QUITTET E., 1963. *Races bovines françaises*. 38-39. La Maison Rustique, Paris.
- RENDEL J., 1963. An example of changes in the genetic composition of a cattle breed due to one popular bull. *Acta Agric. scand.*, **13**, 227-238.
- ROBERTSON A., 1956. Blood grouping in dairy cattle improvement. *VII Int. Cong. anim. Husb.*, Thema 2, 79-84.
- ROBERTSON A., 1965. The interpretation of genotypic ratios in domestic animal populations. *Anim. Prod.*, **7**, 319-324.
- ROBERTSON A., ASKER A. A., 1951. The genetic history and breed structure of *British Friesian* cattle. *Emp. J. exp. Agr.*, **19**, 113-130.
- ROBERTSON A., MASON I., 1954. A genetic analysis of the *Red Danish* breed of cattle. *Acta Agric. scand.*, **4**, 257-265.
- SANSON A., 1884. *Traité de Zootechnie*. vol. 4, La Maison Rustique, Paris, 363 p.
- SCHINDLER A., 1963. Blutgruppenbestimmungen beim *Schweizerischen Braunvieh* *Schweizer. Arch. Tierheilk.*, **105**, 229-242.
- SPEARMAN C., 1904. The proof of measurement of association between two things. *Am. J. Psychol.*, **72**, 72.
- STONE W. H., 1962. The relation of human and cattle blood groups. *Transfusion*, Philad., **2**, 172-177.
- STORMONT C., OWEN R. D., IRWIN M. R., 1951. The B and C systems of bovine blood groups. *Genetics*, Princeton, **36**, 134-161.