



HAL
open science

Aspects génétiques de l'évolution de l'élevage :

Étienne Verrier, Alain Ducos

► **To cite this version:**

Étienne Verrier, Alain Ducos. Aspects génétiques de l'évolution de l'élevage:: une histoire de temps, de moyens et d'organisation sociale. Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France, 2022, 175, 10.3406/bavf.2022.70987 . hal-04102555

HAL Id: hal-04102555

<https://agroparistech.hal.science/hal-04102555>

Submitted on 22 May 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

ASPECTS GÉNÉTIQUES DE L'ÉVOLUTION DE L'ÉLEVAGE : UNE HISTOIRE DE TEMPS, DE MOYENS ET D'ORGANISATION SOCIALE

GENETIC ASPECTS OF THE EVOLUTION OF LIVESTOCK FARMING: A STORY OF TIME, RESOURCES AND SOCIAL ORGANIZATION

Par Etienne VERRIER¹ et Alain DUCOS²

(Communication présentée le 04 novembre 2021, manuscrit accepté le 16 février 2022)

RÉSUMÉ

Depuis les débuts de la domestication, les humains ont cherché à améliorer les animaux avec lesquels ils vivent, travaillent, et dont ils font commerce. Restée empirique pendant des millénaires et devenue méthodique au XVIII^e siècle, cette activité bénéficie des apports scientifiques de la génétique depuis le milieu du XX^e siècle. Cela a entraîné des évolutions spectaculaires de la morphologie, du comportement et de la physiologie des animaux, sur des pas de temps de plus en plus courts. L'intensification de la sélection dans les dernières décennies a répondu aux attentes des filières mais au prix d'évolutions non désirées, comme une certaine dégradation des aptitudes fonctionnelles. Les questions qui se posent au secteur de la sélection animale concernent (i) la préservation de la biodiversité domestique ; (ii) les objectifs de sélection, en lien avec les conditions environnementales et les types de systèmes que l'on souhaite promouvoir, et les limites à poser à la modification du vivant ; (iii) les outils et méthodes à employer ; (iv) la place respective des différents opérateurs. Les réponses relèvent moins de choix techniques que de choix de société.

Mots-clés : domestication, sélection animale, évolution, éthique.

ABSTRACT

Since the beginnings of domestication, humans have sought to improve the animals with which they live, work and trade. Remained empirical for millennia and became methodical in the 18th century, this activity has benefited from the scientific contributions of genetics since the middle of the 20th century. The results were dramatic changes in morphology, behavior and physiology of animals, over ever shorter periods. The intensification of selection in recent decades has met the expectations of the market chains, at the expenses of functional traits in animals. The issues that the animal breeding industry has to deal with are (i) the preservation of domestic biodiversity; (ii) the breeding goals, in relation to the environmental context and the kinds of livestock farming systems to be promoted, and the limits to be put on the modification of living organisms; (iii) the tools and methods to be used; (iv) the respective role of the different operators. The answers and decisions are more a matter of social choices than of technical choices.

Keywords: domestication, animal breeding, evolution, ethics.

INTRODUCTION

L'espèce humaine est sans aucun doute celle dont les activités ont le plus fort impact sur les écosystèmes planétaires et sur les dynamiques démographique et évolutive des autres espèces vivantes. Si nous en percevons aujourd'hui toute l'ampleur, à une échelle mondiale, il semble bien que cela ait été le cas dès les débuts de l'humanité. Les gravures rupestres, comme par exemple celles de la Grotte Chauvet (37 000 ans avant le temps présent [AP] pour les plus anciennes) ou de la Grotte de Lascaux (19 000 ans AP) témoignent de l'importance des animaux dans

les cultures humaines du Paléolithique. C'est durant le Néolithique, en différents endroits de la planète, que plusieurs espèces animales ont été domestiquées (Figure 1) : le chien (au minimum 15 000 ans AP) ; les bovins (taurin et zébu), le mouton, la chèvre et le porc (11 000 ans AP) ; le lama, le cheval et la poule (6 000 ans AP) ; etc. (pour plus de détails, voir Rognon *et al.* 2020). Le long compagnonnage qui s'est instauré entre les humains et les animaux qu'ils ont domestiqués et avec lesquels ils ont développé des activités d'élevage a fait évoluer très sensiblement les espèces concernées, de même qu'il a contribué aux évolutions de l'humanité. L'objet de cet article est

(1) Professeur, Université Paris-Saclay/AgroParisTech/Inrae, UMR GABI, 16 rue Claude Bernard, 75231 Paris 05. Courriel : etienne.verrier@agroparistech

(2) Professeur, Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse, Unité pédagogique Élevage & Santé, 23 chemin des Capelles, 31076 Toulouse 3.

de présenter les aspects génétiques de l'évolution de l'élevage en considérant trois phénomènes majeurs, correspondant à des périodes de temps d'inégales durées : (i) la domestication et les évolutions dites « post-domesticatoires » (on parle ici de millénaires) ; (ii) la mise en œuvre d'une sélection méthodique et la standardisation de races animales (un siècle ou deux en arrière) ; (iii) l'application des concepts, outils et méthodes de la génétique et l'intensification des opérations de sélection (depuis sept ou huit décennies). Nous évoquerons enfin les enjeux et les défis qui se présentent aujourd'hui au secteur de la sélection pour l'élevage de demain.

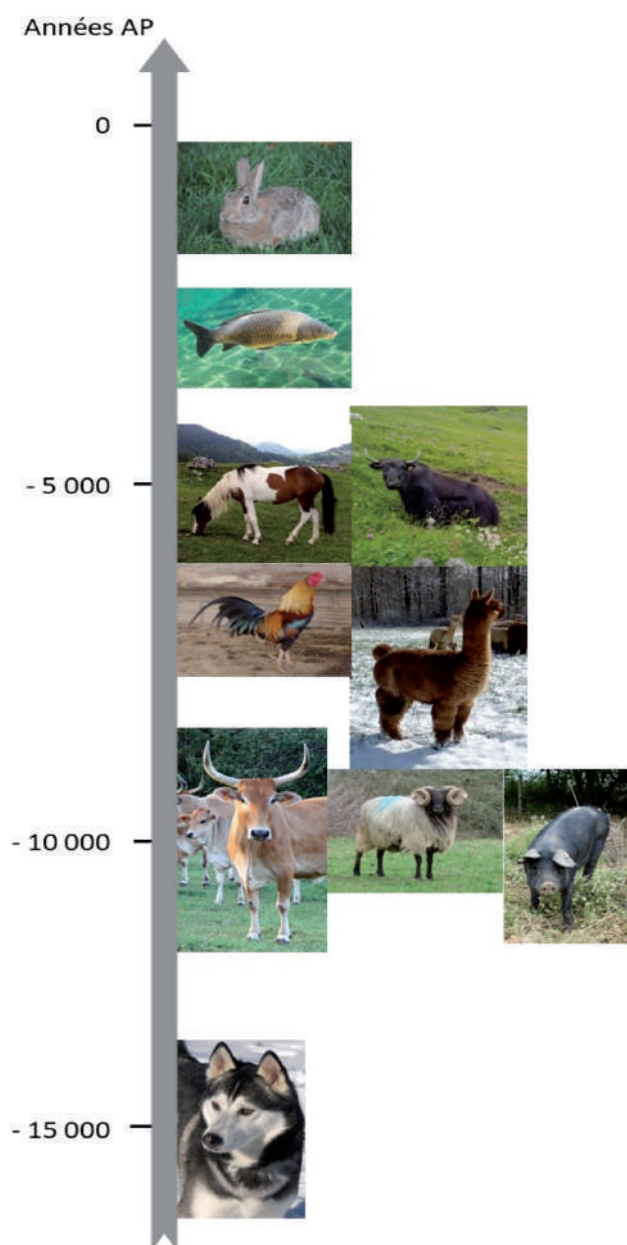


Figure 1: Périodes de domestication de plusieurs espèces animales (d'après Rognon et al. 2020).

AP : temps présent

Crédits photo

Chien, carpe et lapin : images libres de droits

Bovin, ovin et porc : Alain Duços

Poule, alpaga, cheval et yak : Étienne Verrier

LA DOMESTICATION ET LES ÉVOLUTIONS POST-DOMESTICATOIRES

La domestication peut être vue comme une forme particulièrement aboutie d'association entre deux espèces. Dans ce cadre, il est aussi possible d'envisager l'élevage comme l'occasion d'un travail partagé entre éleveurs et animaux (Porcher, 2001). Il n'en demeure pas moins que, dans cette association ou ce partage, ce sont les humains qui prennent les décisions importantes, notamment en ce qui concerne deux étapes essentielles de la vie, la conception et la mort. Dès lors, l'évolution des espèces domestiquées va largement dépendre des pratiques des communautés humaines qui élèvent des animaux.

Comment retracer l'évolution des espèces depuis leur domestication

Les humains du Néolithique n'ont certes pas laissé d'écrits mais la science ne manque pas de ressources pour retracer l'évolution des animaux depuis leur domestication. Les deux principales sources d'information relèvent de l'archéologie et de la génomique. Ce sont évidemment les fouilles effectuées sur les lieux d'anciens peuplements humains qui ont apporté les premières informations tangibles. Au travers des ossements retrouvés, il a été possible d'estimer la taille et la morphologie des animaux et d'apprécier l'évolution de celles-ci sur le temps long. Les restes de poterie ont pu dévoiler des traces de lait, donnant des indications sur la pratique de la traite et les usages qui étaient faits du lait. La génomique quant à elle (génotypage de dizaines de milliers de marqueurs SNP [Single Nucleotide Polymorphism] supposés neutres, séquences de certains gènes voire du génome entier) nous procure les services d'une sorte de « machine à remonter le temps » à partir des populations et des espèces actuelles et/ou d'ADN ancien. Ces outils très puissants des généticiens permettent tout d'abord d'étayer (cas du porc, Frantz *et al.* 2015) ou de revisiter (cas de la poule, Erikson *et al.* 2008) les hypothèses de filiation des espèces domestiques à des espèces sauvages ancestrales, qui étaient antérieurement essentiellement fondées sur la morphologie. Ils permettent également de détecter des zones du génome qui, dans un passé potentiellement lointain, ont évolué beaucoup plus rapidement que d'autres, vraisemblablement sous l'effet d'une sélection sur des caractères pour lesquels certains gènes situés dans ces zones induisent des variations (signatures de sélection, voir par exemple, Qanbari & Simianer, 2014). Ajoutons à cela les informations directement transmises par de nombreuses communautés humaines il y a des millénaires via des sculptures, des gravures sur divers matériaux et, à partir de 5 500 ans AP, les tout premiers écrits.

Les quatre forces évolutives à l'œuvre

Selon ces différentes sources d'information, donc, il est bien établi que, dès les débuts de la domestication (des animaux comme des plantes), les humains ont exercé une forme de sélection, empirique et fondée sur l'observation. Les caractères favorisant le processus-même de domestication ont sans doute été ceux qui, les premiers, ont fait l'objet de procédures de tri

des reproducteurs, à commencer par la docilité des animaux. Que l'on songe simplement que l'espèce ancestrale du chien est le loup... De récentes études de génomique (Medugorac *et al.* 2017) ont révélé que le génome actuel du yak comprend environ 1,3% de génome bovin et que cette fraction bovine concerne principalement des gènes impliqués dans le développement et le fonctionnement du système nerveux et le comportement : il est vraisemblable que des hybridations entre les deux espèces aient contribué à rendre plus docile le yak, qui fut domestiqué environ 6 000 ans après les bovins. De nombreux résultats étayaient l'hypothèse d'une très ancienne sélection pour d'autres caractères (pour plus de détails, voir Rognon *et al.* 2020) : réduction du gabarit chez le chien, le mouton et le bœuf ; aptitude à délivrer son lait en absence du jeune par les femelles des espèces traitées ; aptitude du chien à digérer l'amidon. L'espèce humaine s'étant montrée particulièrement mobile tout au long de son histoire, on sait que les communautés d'éleveurs se sont déplacées avec leurs animaux. A titre d'exemple, il est bien établi qu'en Europe l'élevage a démarré avec l'arrivée, aux alentours de 6 000-5 000 ans AP, d'agriculteurs-éleveurs en provenance du Proche Orient qui ont repoussé les chasseurs-cueilleurs toujours plus à l'Ouest. Tous ces déplacements ont contribué à l'isolement de populations animales d'une même espèce les unes des autres pendant des périodes plus ou moins longues, favorisant leur différenciation en fonction des adaptations requises à l'environnement, voire du simple fait du hasard de la transmission des allèles. Par ailleurs, les différentes communautés humaines pouvaient se rencontrer de temps à autre, de façon plus ou moins pacifique, ce qui constituait autant d'occasions d'échanger des reproducteurs. Enfin, le temps long que nous considérons ici et l'expansion démographique des espèces animales domestiquées ont autorisé l'apparition en nombre non négligeable de nouveautés phénotypiques dues aux mutations génétiques. Outre que les animaux porteurs de nouvelles caractéristiques (couleur du pelage, forme des cornes, aspects du plumage, etc.) étaient mieux protégés des prédateurs du fait de leur proximité avec les humains, ces derniers ont pu, au gré de leur curiosité et de leur fantaisie, favoriser leur succès reproducteur.

Effets des forces évolutives sur le temps long

Ainsi, dès les débuts de leur compagnonnage avec les humains, les populations d'animaux domestiques ont été soumises, avec des intensités variables dans le temps et dans l'espace, aux quatre forces évolutives définies par la génétique des populations : la sélection, la dérive génétique, la migration et la mutation. Appliquées sur le temps long (rappelons que nous raisonnons ici à l'échelle de plusieurs millénaires), ces forces ont conduit à trois types majeurs d'évolution des espèces domestiquées. *Primo*, certaines populations ont pu évoluer dans le sens du développement d'une aptitude particulière qui, selon les époques, a pu être très recherchée. Ainsi, les moutons à laine fine d'Espagne (on ne parlait pas encore de Mérinos) ou les chevaux Arabes ont, précocement dans l'histoire, acquis une réputation qui dépassait les frontières de leur zone d'origine. *Secundo*, en partie en lien avec le point précédent, chaque espèce domestique a connu un foisonnement de diversité entre popula-

(1859) à l'appui de sa théorie de l'évolution des espèces. Pour ne citer qu'un exemple, sans doute le plus spectaculaire, si l'on considère deux caractères faciles à mesurer à l'âge adulte, l'écart actuel entre les moyennes de la plus petite race canine et de la plus grande se situe dans un rapport de 1 à 7 pour la taille et de 1 à 30 pour le poids, ce qui n'a pas d'équivalent dans la faune sauvage. *Tertio*, cet accroissement de la diversité (phénotypique et génétique) entre populations s'est accompagné d'une érosion graduelle de la variabilité génétique intra-population que les outils de la génomique permettent aujourd'hui de quantifier sur quelques millénaires (voir par exemple le cas de l'espèce bovine, Orozco-terWengel *et al.* 2015).

LA MISE EN ŒUVRE D'UNE SÉLECTION MÉTHODIQUE ET LA STANDARDISATION DES RACES ANIMALES

C'est dans le contexte de la Révolution industrielle, en Europe, que les premières pratiques méthodiques de sélection se sont développées. De façon concomitante, des éleveurs se sont organisés pour sélectionner et diffuser les reproducteurs qui correspondaient à leur idéal. La diversité des collectifs d'éleveurs, des situations et des lieux a conduit à la constitution de différents ensembles plus ou moins homogènes (pour des caractéristiques facilement observables) d'animaux, ensembles qui ont été désignés par le terme de « races animales », une race étant définie par son « standard » tel qu'adopté par ses éleveurs. Ce mouvement a démarré en Angleterre, au milieu du XVIII^e siècle, à l'initiative de propriétaires terriens soucieux de la rentabilité économique de leur élevage, dont le plus célèbre fut sans conteste Robert Bakewell (1725-1795), et s'est propagé sur le continent européen tout au long du XIX^e siècle (pour plus de détails, voir Verrier, 2020). Les éleveurs-sélectionneurs de cette époque, réunis en « clubs de race » (*Stud-Book*, *Herd-Book*, *Flock-Book*, etc.), ont été les de ce mouvement. Les pouvoirs publics ont pu également jouer un rôle moteur, comme par exemple, en France, les Haras Nationaux pour les équidés ou acteurs principaux l'administration Napoléonienne pour la sélection et la diffusion des béliers Mérinos. Cette sélection méthodique, visant un ou quelques objectifs bien définis, a permis d'accroître en moyenne une aptitude particulière dans certaines races, qui ont alors été qualifiées d'« améliorées » (aujourd'hui, on dirait « spécialisées »). Le recours à des reproducteurs issus de ces telles races est apparu comme un moyen rapide d'améliorer des cheptels locaux. Cette pratique du croisement d'amélioration, voire plus radicalement d'absorption, a eu largement cours durant tout le XIX^e siècle. On peut citer quelques exemples de races « améliorées » de l'époque, toutes anglaises sauf une, qui ont ainsi eu une influence considérable sur le cheptel européen : la race ovine Mérinos supplantée ensuite par les races Dishley et Southdown, la race équine Pur-Sang Anglais et la race bovine Durham (dite aussi Shorthorn). De nombreuses races actuelles sont issues de ce double mouvement de sélection organisée et de croisements à grande échelle (pour la France, voir par exemple Denis & Vaissaire, 2021). Les outils de la génomique permettent là encore de montrer à quel point la notion de race, qui n'est pas une subdivision naturelle de l'espèce mais le résultat d'un projet

humain, structure encore fortement la plupart des espèces domestiques (voir, par exemple, Leroy *et al.* 2009 pour le cheval ou Gautier *et al.* 2015 pour les bovins). Dans tous les pays européens, les organismes gestionnaires des races (les Livres Généalogiques) ont joué un rôle central dans la sélection animale jusqu'au milieu du XX^e siècle.

L'APPLICATION DE LA GÉNÉTIQUE ET L'INTENSIFICATION DES OPERATIONS DE SÉLECTION

Évolution de l'élevage dans le contexte des « Trente Glorieuses »

A partir du milieu du XX^e siècle, le contexte de l'élevage en général, et de la sélection animale en particulier, a radicalement changé, en France, en Europe et dans le monde. La population humaine mondiale a connu un très fort accroissement : selon l'ONU, elle a été multipliée par trois entre 1950 et 2020. La consommation de produits animaux par habitant et par an s'est elle aussi sensiblement accrue, tout d'abord en Europe et en Amérique du Nord puis dans les pays dits « émergents », et le volume annuel mondial de la production animale a été multiplié par cinq depuis 1960 (Source : Our world in data/FAO). En France, comme en Europe, une demande massive de produits alimentaires à bas prix a vu le jour et se maintient encore, entretenue par les stratégies de différenciation par les prix (toujours plus bas) des grandes enseignes de distribution. À l'échelle internationale, on a assisté et on assiste encore à une libéralisation du commerce mondial, à une compétition accrue pour l'accès aux marchés mondiaux et au développement de stratégies agressives de la part de certains grands pays qui restent convaincus qu'il est de leur responsabilité de nourrir le monde (en 2018, lors de la réunion annuelle de l'*European Association for Animal Production* - EAAP -, lors d'une table ronde sur les enjeux de l'élevage européen, on a pu encore entendre l'antienne un brin paternaliste « *We have to feed the poor* »). L'activité agricole a connu une rapide évolution, magnifiée lors des « Trente Glorieuses » et prolongée au-delà, et dont le maître-mot est sans doute « spécialisation » : spécialisation des exploitations agricoles (par ailleurs toujours moins nombreuses et plus importantes en termes de surfaces et de dimension économique), avec notamment une dissociation croissante des productions végétales et des productions animales (et son corollaire qui est la réduction importante des surfaces occupées par les prairies) ; spécialisation des métiers, dans les exploitations agricoles et dans les entreprises d'aval, avec en corollaire de fortes modifications de la répartition de la valeur ajoutée au sein des filières, au détriment le plus souvent des agriculteurs ; spécialisation des territoires, à l'échelle nationale, européenne et mondiale, et son cortège de conséquences sanitaires et environnementales. En parallèle, la mécanisation, le recours croissant à des intrants chimiques, la technicisation puis l'automatisation des processus, aujourd'hui la numérisation, ont conduit à ce que certains désignent comme une « agriculture technologique de produits » (Duru et Therond, 2021).

Évolution des objectifs de sélection et des types génétiques recherchés

Ce contexte a conduit à rechercher des animaux de plus en plus productifs, tout en portant une attention accrue, dès les années 1980, à la composition et à la qualité technologique des produits. Ce mouvement s'est opéré en exploitant simultanément la variabilité génétique entre populations et intra-population.

- Les éleveurs et les filières ont focalisé leurs choix sur les races ou les types génétiques les plus spécialisés dans une production précise (lait, viande, œufs). En conséquence, au sein d'une espèce donnée, les quelques races les plus productives ont connu une forte expansion démographique et géographique alors que de nombreuses races locales ont vu leurs effectifs décliner, au point que plusieurs d'entre elles ont pu être considérées « en péril » (Société d'Ethnozootecnie 1974).
- Quelle que soit l'espèce, au sein des races disposant d'effectifs suffisants, la pression de sélection en vue d'une spécialisation accrue s'est intensifiée.
- Des plans de croisement se sont mis en place à grande échelle, tout particulièrement pour les volailles et le porc, les animaux commerciaux dans ces filières étant systématiquement des animaux croisés (dits parfois « hybrides ») issus de souches grand-parentales (ou parentales) entretenues par les entreprises de sélection.

Évolution des pratiques et de l'organisation des programmes de sélection

L'intensification des opérations de sélection et la structuration des programmes ont bénéficié d'avancées et d'innovations dans des domaines très divers. La génétique, discipline scientifique relativement récente (redécouverte des lois de Mendel au début du XX^e siècle), offrait alors des concepts, des outils et des méthodes qui purent être appliqués à grande échelle pour l'amélioration des animaux. Plus précisément, la génétique des populations et la génétique quantitative ont eu des applications à partir du milieu du XX^e siècle, la génétique moléculaire à partir de la fin des années 1980 et la génomique à partir de la fin des années 2000 (pour plus de détails, voir Sellier *et al.* 2019). L'utilisation de certaines biotechnologies a entraîné une plus grande maîtrise et une plus grande efficacité de la reproduction dans la plupart des espèces. Les deux techniques qui ont eu le plus fort impact, et de loin, sont (i) la couvaison artificielle, développée au début des années 1950 et rapidement généralisée à toutes les filières avicoles, et (ii) l'insémination artificielle, en semence fraîche ou congelée selon l'espèce, développée au milieu des années 1950 et employée à grande échelle dans plusieurs filières, notamment les bovins laitiers, dès le début des années 1960. Chez les mammifères, la multi-ovulation et la transplantation embryonnaire, la ponction précoce d'ovocytes et la fécondation *in vitro* se sont développés à partir des années 1980 mais leur coût élevé en a limité l'usage à la procréation de reproducteurs mâles et à la multiplication de femelles d'élite. Un programme de sélection comporte une phase d'évaluation génétique des animaux (dite « indexation »), qui consiste en une analyse statistique de données de différente nature (phénotypes, généalogies, données moléculaires) avec des méthodes qui n'ont

cessé de se sophistication au cours du temps. La mise en œuvre de ces méthodes, notamment celle du BLUP (*Best Linear Unbiased Predictor*) appliqué à un modèle animal (Henderson 1975), qui requiert l'écriture puis la résolution d'un système de millions d'équations à millions d'inconnues dans les « grandes » populations, n'a été permise que par l'accroissement continu des capacités de calcul des ordinateurs (pour plus de détails, voir Ducrocq 2020). Outre l'évaluation génétique évoquée ci-dessus, un programme de sélection comprend toute une série d'étapes, impliquant de nombreux opérateurs, et il est nécessaire d'assurer à la fois l'efficacité et la fiabilité de chacune et la coordination des unes par rapport aux autres. Ainsi, l'efficacité des programmes a largement bénéficié de la forte structuration des organisations de sélection. Dans les cas des volailles et du porc (et plus tard des espèces aquacoles), une organisation pyramidale s'est mise en place, avec une forte segmentation des métiers. En amont (la pointe de la pyramide), les entreprises de sélection, très peu nombreuses à l'échelle mondiale, ont aujourd'hui toutes un statut privé (cette unicité de statut date du milieu du XX^e siècle pour les volailles, depuis la charnière des années 2010-2020 pour le porc). Dans ce cadre, la notion de race a perdu tout (volailles) ou partie (porc) de son caractère opératoire. Dans le cas des ruminants et des équidés, l'amélioration génétique s'est organisée de façon collective, avec une mutualisation des actions de nombreux opérateurs professionnels. La notion de race a gardé toute son importance mais les anciens Livres Généalogiques ont dû partager le « pouvoir » avec de nouveaux opérateurs, en premier lieu avec les coopératives d'insémination. L'amélioration génétique est une activité très réglementée aux échelles nationale et internationale. Le cadre réglementaire a évolué dans cette période, avec trois étapes majeures en France : la Loi sur l'Élevage de 1966 ; la Loi d'Orientation Agricole de 2006 ; le Règlement Zootechnique Européen voté en 2016 et qui est entré en vigueur en novembre 2018.

Conséquences sur les populations d'élevage

Tous ces développements ont entraîné, au sein de toutes les espèces, des évolutions spectaculaires de productivité, au prix néanmoins de « dégâts collatéraux ». Des exemples pris dans trois filières différentes permettent d'illustrer ce propos. En France, entre 1970 et 2010, la productivité des vaches laitières s'est accrue de façon quasiment linéaire selon un rythme annuel de 50 à 150 kg de lait par vache et par lactation selon la race, soit une augmentation de la productivité en 40 ans de + 50% à + 100% (source : France Conseil Élevage). Selon les bilans d'évaluation génétique établis annuellement par l'Inrae et l'Institut de l'Élevage, cette évolution phénotypique est en grande partie imputable à l'effort de sélection (variable selon les races et les périodes) Selon ces mêmes sources, tout particulièrement en race Holstein, les divers indicateurs de fertilité se sont dégradés jusque dans les années 2000, période où cette tendance non durable a été enrayée. L'existence d'un antagonisme génétique entre production laitière et fertilité, et la non prise en compte des aptitudes de reproduction dans les objectifs de sélection jusqu'en 2001, expliqueraient un peu moins de la moitié de cette dégradation (Barbat *et al.* 2010). Des résultats analogues ont été établis dans de nombreuses autres populations, comme par exemple la race Holstein aux États-Unis (Brito

et al. 2021). Par ailleurs, l'intensification de la sélection au sein de la plupart des races laitières a conduit à un rétrécissement de leurs bases génétiques, à une érosion sensible de leur variabilité génétique interne et à un accroissement soutenu de leur consanguinité moyenne (Danchin-Burge *et al.* 2012 ; Doublet *et al.* 2020). Selon les bilans établis sur la taille de portée des truies par l'Institut du Porc (IFIP), entre 1975 et 2015, le niveau génétique moyen des noyaux de sélection des deux principales races maternelles utilisées en France, le Large White et le Landrace Français, s'est accru de 5 et 4 porcelets nés vivants par mise-bas, respectivement (soit une augmentation de près de 50%), et la moyenne phénotypique des élevages de production s'est accrue de 3,2 porcelets nés vivants par mise-bas (Bidanel *et al.* 2020). Cet accroissement des tailles des portées, qui s'est traduit par un gain de marge économique par truie, s'est accompagné d'une hausse sensible de la mortalité des porcelets entre la naissance et le sevrage, soulevant d'importantes questions éthiques : presque un porcelet sur cinq naît mort ou meurt avant le sevrage et, parmi les porcelets nés vivants, la mortalité est de l'ordre de 10 à 15% (Source : Chambres d'Agriculture de Bretagne, 2018). Les cas respectifs des poules pondeuses et des poulets de chair représentent le maximum de ce qui a pu être obtenu en matière de spécialisation des animaux, les souches utilisées dans ces deux filières ayant des caractéristiques très éloignées en matière de morphologie, métabolisme ou aptitudes fonctionnelles. En une cinquantaine d'années, la production des poules pondeuses est passée de quelques dizaines d'œufs par individu à près de 300 ! Par contre, les souches de pondeuses ont une croissance et un développement musculaire tellement faibles que les poussins mâles n'ont pas de valeur commerciale et sont euthanasiés à la naissance (pratique socialement contestée aujourd'hui et progressivement remplacée par la destruction des œufs après reconnaissance du sexe de l'embryon). Dans la même période de temps, la vitesse de croissance et le gabarit des poulets de chair se sont accrus considérablement et leur poids de filet (les « blancs ») a été multiplié par un facteur de 4 à 5. En revanche, les élevages de production ont vu s'accroître l'incidence des problèmes de fragilité des pattes, liés à un développement osseux qui n'a pas pu « suivre » le développement musculaire, et les souches de poulets de chair ont des aptitudes de ponte médiocres, ce qui ne facilite pas la gestion de la reproduction dans les noyaux de sélection et les élevages de multiplication. Si l'on revient sur les trois périodes de temps considérées dans cet article, donc depuis les débuts de la domestication, on constate que, du fait du développement d'outils et de méthodes de plus en plus élaborés et d'une organisation de plus en plus rigoureuse, la sélection animale a conduit à des évolutions très sensibles sur des pas de temps de plus en plus courts (Figure 2). Pour reprendre l'exemple des bovins laitiers, il a fallu des millénaires pour obtenir que des vaches délivrent leur lait après un sevrage extrêmement précoce de leur veau, un siècle ou deux pour passer de populations bigarrées à multiples fins à des races standardisées montrant un début de spécialisation, et quelques décennies seulement pour passer de la race Frisonne, déjà spécialisée, à la Holstein hyper-spécialisée. Le déploiement de la sélection génomique à la charnière des années 2000 et 2010, dans toutes les espèces, laisse entrevoir une nouvelle accélération du rythme d'évolution génétique des populations sous sélection (voir, par exemple, Doublet *et al.* 2019 ; Ducrocq, 2020).

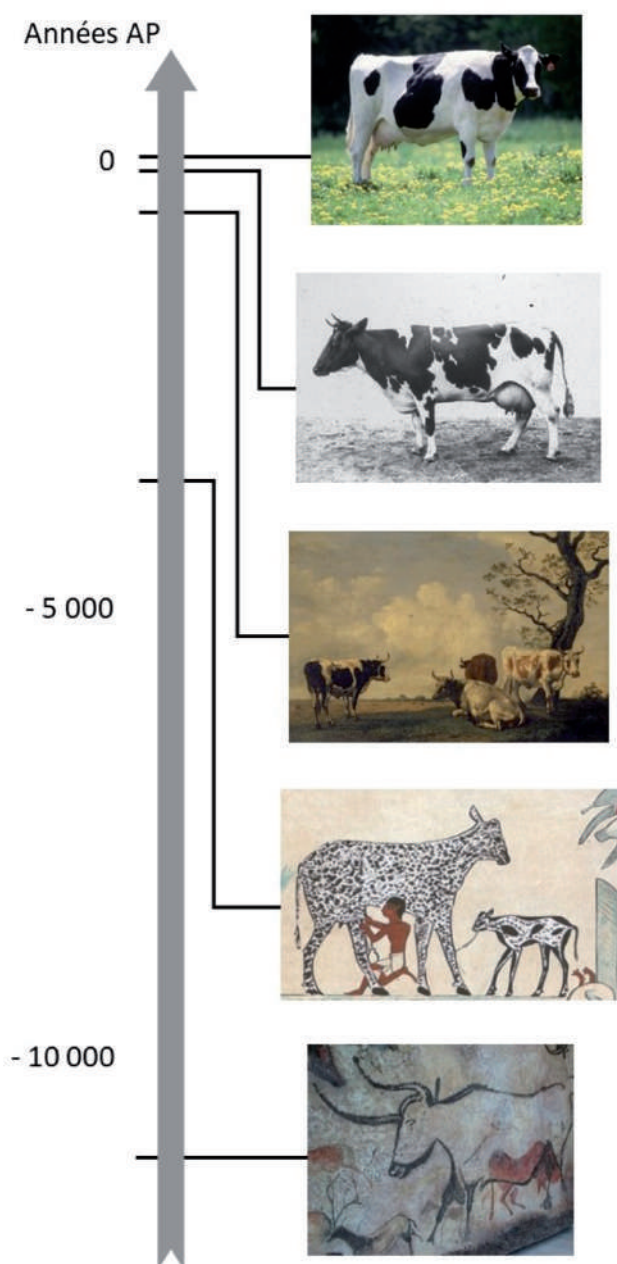


Figure 2 : Illustration de l'accélération des évolutions génétiques au cours du temps dans le cas de l'espèce bovine.

De bas en haut :

- Facsimilé d'une gravure rupestre de la grotte de Lascaux représentant un auroch, espèce ancestrale du bœuf domestique. Brno Museum Anthropos, photo HTO, licence Creative Commons CC0.
- Peinture hiéroglyphe non datée (IV^e millénaire AP ?) représentant la traite d'une vache en présence de son veau attaché à la patte avant, Metropolitan Museum of Art, New York, licence Creative Commons CC0.
- Bœufs au pâturage, Paulus Potter (1649), Kunstmuseum Basel, domaine public.
- Vache Hollandaise présentée au concours de Paris, en 1900, photo Charles Bodmer, Musée de Bretagne, Rennes, collections en ligne libres de droits.
- Vache Holstein au pâturage, photo Keith Weller/USDA (autour de 2000), licence Creative Commons CC0.

ENJEUX ET DÉFIS DE LA SÉLECTION POUR L'ÉLEVAGE DE DEMAIN

Les questions qui se posent aux acteurs de la sélection animale et de la recherche en génétique s'inscrivent dans un contexte environnemental dégradé et dans le cadre de vifs débats sociétaux. D'une part, le dérèglement climatique et l'érosion de la biodiversité, phénomènes de grande ampleur que personne ne peut sérieusement contester aujourd'hui, appellent à un changement résolu de nos pratiques quotidiennes, notamment en matière de production agricole et d'alimentation. D'autre part, tout du moins en Europe, la place des animaux dans nos sociétés soulève de multiples controverses, qu'on ne peut raisonnablement pas balayer d'un revers de main (voir, par exemple, Delanoue & Roguet, 2015). Les principaux défis que le secteur de la sélection animale doit relever aujourd'hui et demain concernent (i) la gestion de la biodiversité domestique (éthique des ressources), (ii) les buts-mêmes poursuivis par la sélection animale (éthique de la fin) et (iii) les moyens que nous nous autorisons, ou non, pour atteindre ces buts (éthique des moyens).

Préserver et valoriser la biodiversité domestique

La biodiversité au sein d'une espèce animale donnée comprend une diversité entre populations et une diversité intra-population. Depuis le milieu du XX^e siècle, ces deux composantes se sont érodées (voir, par exemple, Verrier, 2006) : comme évoqué plus haut, la diversité entre populations a pâti de la spécialisation et, pour les populations concernées, la variabilité intra-population a pâti de l'intensification de la sélection. Depuis la fin des années 1970, de nombreux programmes de conservation en ferme des races à petits effectifs ont été mis en place et, dans toutes les espèces, on constate que la plupart de ces races sont aujourd'hui dans une dynamique de relance (Denis & Quéméré, 2021). Dans cette optique, la valorisation de ces races, via des produits à haute valeur ajoutée et/ou les services écosystémiques auxquels elles peuvent contribuer, se révèle décisive (Audiot, 1995 ; Lauvie *et al.* 2014). Il existe par ailleurs des méthodes qui permettent d'optimiser conjointement l'obtention de progrès génétique et la préservation de la variabilité intra-population, qui sont notamment mises en œuvre avec succès depuis plusieurs années en sélection caprine (des travaux de recherche intéressants sont également conduits dans l'espèce bovine, voir par exemple Bérodié *et al.* 2021). Enfin, depuis 1999, une cryobanque nationale peut venir en appui des dispositifs in situ et tient le rôle d'assurance à long terme. Nous ne manquons donc pas de moyens techniques ni de dispositifs organisationnels pour gérer la biodiversité domestique animale durablement et non de façon minière.

Les objectifs de sélection : une éthique de la fin

Durant les dernières décennies, dans toutes les filières, les objectifs de sélection des animaux se sont diversifiés, afin de répondre aux attentes multiples des éleveurs et des opérateurs d'aval. Alors que les aptitudes liées au produit (productivité et composition) ont longtemps été prépondérantes, les aptitudes

fonctionnelles (fertilité, résistance à certaines maladies, adaptation à certaines contraintes, longévité, etc.) ont pris de l'importance à partir des années 1990, au point qu'elles sont devenues majeures aujourd'hui. La sélection animale peut utilement contribuer à une transition écologique (Phocas *et al.* 2017 ; Ducos *et al.* 2021) et au déploiement de formes diversifiées d'agriculture, notamment en apportant des éléments de réponse à la question suivante : de quels types génétiques avons-nous besoin, dans quels systèmes de production, pour quels produits, dans quels territoires ? Cette question des objectifs de sélection peut se prolonger ainsi : jusqu'où nous autorisons-nous à modifier le vivant ? La spécialisation des animaux a pu s'effectuer alors que les techniques d'élevage pouvaient accompagner ce mouvement : mécanisation, alimentation animale à base de matières premières « nobles » à coût maîtrisé, recours aisé à la pharmacopée moderne, notamment aux antibiotiques, etc. Dans un contexte où la compétition entre alimentation humaine et alimentation animale risque de s'intensifier du fait de l'accroissement démographique, et où la réduction de l'usage des antibiotiques devient un enjeu mondial de santé publique (Murray *et al.* 2022), la sagesse voudrait que l'on évite l'hyperspécialisation de nos animaux et qu'on privilégie la robustesse et la facilité d'élevage dans les programmes de sélection. Certains génotypes qualifiés d'extrêmes, comme les animaux hyper-musclés, posent avec encore plus d'acuité cette question, qui s'étend alors à l'autorisation ou non de l'élevage de ce type d'animaux (la Suède et les Pays-Bas ont d'ores et déjà prononcé l'interdiction de l'élevage de certains hyper-types sur leur territoire).

Les outils et les méthodes de l'amélioration génétique : une éthique des moyens

La question des moyens concerne, pour l'essentiel, les biotechnologies de la reproduction et du génome. Aujourd'hui, sont particulièrement concernés le clonage somatique, d'une part, et la modification ciblée des génomes à l'aide de nucléases programmables telles que CRISPR-Cas9 (« édition des génomes »), d'autre part (voir, par exemple, Ducos *et al.* 2017 ; Boichard, 2020 ; Ducos, 2020 ; Guénet, 2021). La question du bien-fondé de l'usage de ces biotechnologies appelle des réponses de divers ordres. Sur le seul plan technique, il convient de prendre la mesure de l'efficacité des méthodes actuelles de sélection, notamment de la sélection génomique. Ainsi, compte tenu du rythme annuel des évolutions génétiques obtenues sous sélection, les clones de « vieux » animaux sont susceptibles d'être assez rapidement dépassés par les jeunes animaux issus des programmes. De même, les caractères d'intérêt présentant généralement un déterminisme génétique complexe, on peut considérer qu'il est plus pertinent à moyen terme d'entraîner par sélection une évolution graduelle sur un ensemble inconnu de gènes qui interagissent plus ou moins entre eux plutôt que de cibler un seul ou quelques gène(s) connu(s) ne contribuant le plus souvent qu'à une faible part de la variabilité des caractères considérés. Sur un plan stratégique, et en se plaçant à l'échelle des systèmes d'élevage, des filières et des territoires, on peut reprendre l'exemple de la résistance à certaines maladies volontiers mis en avant par les promoteurs de CRISPR-Cas9 :

on peut s'interroger, d'une part, sur la durabilité de la réponse apportée par une modification ciblée du génome de l'hôte dans un contexte où les agents infectieux co-évoluent généralement beaucoup plus vite que lui ; on peut, d'autre part, s'interroger sur le caractère éventuellement contreproductif à long terme de ce type d'approche « techno-solutionniste », conduisant à ne pas suffisamment s'intéresser aux causes fondamentales des épizooties (concentration géographique et taille des élevages, par exemple), contribuant à renforcer les verrouillages et à retarder les nécessaires évolutions systémiques. Enfin, quel modèle d'organisation de la sélection vise-t-on, quel rôle souhaite-t-on maintenir aux éleveurs dans le processus, vers quel système agro-alimentaire souhaitons-nous nous diriger, comment envisage-t-on l'acceptabilité sociale de ces biotechnologies ? Concernant ce dernier point, il est remarquable que, en Europe, le génie génétique, où l'on manipule le génome, fasse l'objet d'une acceptation sociale très faible, alors que la sélection génomique, où l'on ne fait que lire le génome, n'ait pas suscité de remous au sein de la société. D'autres questions, plus larges et ouvertes encore, mériteraient d'être posées, comme par exemple : qu'est-ce qui motive, au fond, cette recherche continue d'efficacité ou d'efficience, cette course permanente et de plus en plus effrénée à la « compétitivité » ? Qui en a finalement bénéficié ? En a-t-on suffisamment analysé l'ensemble des conséquences (une réflexion intéressante sur les impacts sanitaires, écologiques et économiques de l'industrialisation de notre système alimentaire est proposée par Duru & Fardet, 2022) ? Dans quelle mesure l'accélération très importante que nous avons décrite plus haut a-t-elle contribué au bien-être global des sociétés humaines, et au bien-être de ceux qui sont les premiers concernés par l'évolution de l'élevage, les animaux et les éleveurs ?

CONCLUSION

Depuis le Néolithique, avec des moyens très simples durant des millénaires, les humains ont fait évoluer les populations d'animaux domestiques dans des directions variées, ce qui a abouti à un foisonnement de diversité. La mise en œuvre récente d'une sélection méthodique et organisée et l'application encore plus récente des méthodes de la génétique dans un contexte de spécialisation ont accéléré le rythme de ces évolutions. La sélection a toujours constitué un levier de l'évolution de l'élevage : elle a pu induire des évolutions des pratiques d'élevage (par exemple, enrichissement des rations des animaux pour répondre à des besoins croissants liés à une productivité accrue) comme elle a pu être nécessaire à la généralisation de nouvelles techniques (par exemple, sélection sur la morphologie des mamelles en vue de la traite mécanique). La durabilité des activités de sélection, pouvant contribuer à la durabilité de l'élevage, suppose que l'on apprécie simultanément la gestion pérenne des ressources génétiques, les buts assignés à la sélection et les moyens mis en œuvre. En définitive, les décisions à prendre dans ces trois domaines relèvent moins de questions techniques que de choix de société.

BIBLIOGRAPHIE

- Audiot A. Races d'hier pour l'élevage de demain. Inra Éditions ; 1995, 230 p
- Bérodiér M, Berg P, Meuwissen T, Boichard D, Brochard M, Ducrocq V. Improved dairy cattle mating plans at herd level using genomic information. *Animal* ; 2021 : 15, 100016
- Bidanel JP, Silalahi P, Tribout T, Canario L, Ducos A, Garreau H, *et al.* Cinquante années d'amélioration génétique du porc en France : bilan et perspectives. *INRAE Productions Animales* ; 2020 : 33, 1-16
- Boichard D. Nouvelles modalités de diffusion de la génétique. In: *Génétique des animaux d'élevage*. Verrier E, Milan D, Rogel-Gaillard C, éditeurs. Quae Editions ; 2020, pp. 193-204
- Brito LF, Bedere N, Douhard F, Oliveira HR, Arnal M, Peñagaricano F, *et al.* Genetic selection of high-yielding dairy cattle toward sustainable farming systems in a rapidly changing world. *Animal*; 2021: 15, 100292
- Danchin-Burge C, Leroy G, Moureaux S, Verrier E. Evolution of the genetic variability of 8 French dairy cattle breeds assessed by pedigree analysis. *Journal of Animal Breeding and Genetics*; 2012: 129, 206-217
- Darwin C. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. J. Murray, London ; 1859
- Delanoue E & Roguet C. Acceptabilité sociale de l'élevage en France : recensement et analyse des principales controverses à partir des regards croisés de différents acteurs. *INRAE Productions Animales* ; 2015 : 28, 39-50
- Denis B & Quéméré P. Préserver la biodiversité domestique : des races en péril aux races en devenir. *Ethnozootéchnie* ; 2021 : 71-84
- Denis B & Vaissaire JP. Les races d'animaux domestiques en France : étude générale et inventaire. Delachaux et Niestlé ; 2021
- Doublet AC, Croiseau P, Fritz S, Michenet A, Hozé C, Danchin-Burge C *et al.* The impact of genomic selection on genetic diversity and genetic gain in three French dairy cattle breeds. *Genetics Selection Evolution*; 2019: 51, 52, doi:10.1186/s12711-019-0495-1
- Doublet AC, Restoux G, Fritz S, Balberini L, Fayolle G, Hozé C, *et al.* Intensified use of reproductive technologies and reduced dimensions of breeding schemes put genetic diversity at risk in dairy cattle breeds. *Animals* ; 2020 : 10, 1903
- Ducos A, Bed'Hom B, Acloque H, Pain B. Modifications ciblées des génomes : apports et impacts pour les espèces d'élevage. *Inra Productions Animales* ; 2017 : 30, 3-17
- Ducos A. Les nouvelles techniques d'amélioration génétique : l'« édition » des génomes. In: *Génétique des animaux d'élevage*. Verrier E, Milan D, Rogel-Gaillard C, éditeurs. Quae Editions ; 2020, pp. 205-224
- Ducos A, Douhard F, Savietto D, Sautier M, Fillon V, Gunia M, *et al.* Contributions of genetics to the agroecological transition of livestock farming systems. *INRAE Productions Animales* ; 2021 : 34, 79-96
- Ducrocq V. Conception et réalisations des évaluations génétiques ou génomiques des reproducteurs. In : *Génétique des animaux d'élevage*. Verrier E, Milan D, Rogel-Gaillard C, éditeurs. Quae Éditions ; 2020, pp. 71-88
- Duru M. & Therond O. L'évaluation des systèmes agricoles à l'aune des services écosystémiques et de l'économie circulaire. *Agronomie, Environnement et Sociétés* ; 2021 : 11-1, 117-130
- Duru M & Fardet A. Les coûts cachés de notre alimentation. *Up'Magazine*, 2022. Disponible à <https://up-magazine.info/securite-alimentaire-2/98069-les-couts-caches-de-notre-alimentation/> (consultée le 24 janvier 2022)
- Erikson J, Larson G, Gunnarsson U, Bed'Hom B, Tixier-Boichard M, Stromstedt L *et al.* Identification of the Yellow Skin gene reveals a hybrid origin of the domestic chicken. *PLoS Genetics*; 2008: 4 (2), e1000010.
- Frantz LA, Schraiber JG, Madsen O, Megens HJ, Cagan A, Bosse M *et al.* Evidence of long-term gene flow and selection during domestication from analyses of Eurasian wild and domestic pig genomes. *Nature Genetics*; 2015: 47 (10), 1141-1148
- Gautier M, Laloë D, Moazami-Goudarzi K. Insights into the genetic history of French cattle from dense SNP Data on 47 worldwide breeds. *PLoS ONE*; 2010: 5(9) e13038
- Guénet JL. L'édition des génomes des animaux domestiques : quels enjeux et quel avenir ? *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* ; 2021 : 174, <https://doi.org/10.3406/bavf.2021.70953>
- Henderson CR. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. *Biometrics*; 1975: 31, 423-447
- Lauvie A, Couix N, Verrier E. No development, no conservation: lessons from the conservation of farm animal genetic resources. *Society and Natural Resources*; 2014: 27, 1331-1338
- Leroy G, Callède L, Verrier E, Mériaux JC, Ricard A, Danchin-Burge C, Rognon X. Genetic diversity of a large set of horse breeds raised in France assessed by microsatellite polymorphism. *Genetics Selection Evolution*. 2009: 41, 5
- Medugorac I, Graf A, Grohs C, Rothammer S, Zagdsuren Y, Gladyr E, *et al.* Whole-genome analysis of introgressive hybridization and characterization of the bovine legacy of Mongolian yaks. *Nature Genetics*; 2017: 49, 470-475
- Murray CJL, Ikuta KS, Sharara F, Swetschinski L, Robles Aguilar G, Gray A *et al.* Global burden of bacterial antimicrobial resistance in 2019: a systematic analysis. *Lancet*. 2022; 399: 629-655
- Orozco-terWengel P, Barbato M, Nicolazzi E, Biscarini F, Milanese M, Davies W, Williams D, *et al.* Revisiting demographic processes in cattle with genome-wide population genetic analysis. *Front Genet*. 2015 Jun 2; 6: 191
- Phocas F, Belloc J, Bidanel J, Delaby E, Dourmad, Dumont B, *et al.* Quels programmes d'amélioration génétique des animaux pour des systèmes d'élevage agro-écologiques? *INRA Productions Animales* ; 2017 : 30, 31-46
- Porcher J. L'élevage, un partage de sens entre hommes et animaux : intersubjectivité des relations entre éleveurs et animaux dans le travail. *Ruralia* ; 2001 : 09. Disponible à <https://journals.ope>

- nedition.org/ruralia/278 Consulté le 14/05/2022
- Qanbari S & Simianer H. Mapping signatures of positive selection in the genome of livestock. *Livest Sci.* 2014 ; 166, 133-43
- Rognon X, Laloë D, Vila E, Verrier E. La domestication et la constitution des ressources génétiques. In : *Génétique des animaux d'élevage*. Verrier E, Milan D, Rogel-Gaillard C, éditeurs. Quae Éditions ; 2020, pp. 17-28
 - Sellier P, Boichard D, Verrier E. La génétique animale à l'Inra : soixante ans d'une histoire scientifique en prise avec le monde de la sélection et riche en rebondissements technologiques. *Histoire de la Recherche Contemporaine* ; 2019 : 8, 86-97
 - Société d'Ethnozootechnie. *Races domestiques en péril*. Ethnozootechnie ; 1974 : numéro spécial 1, 104 p
 - Verrier E. Gestion et conservation des ressources génétiques animales. In : *Les ressources génétiques à l'orée de temps nouveaux*, Bureau des Ressources Génétiques ; 2006, 22-25
 - Verrier E. De la domestication à la sélection génomique : une brève histoire de la sélection animale. In : *Génétique des animaux d'élevage*. Verrier E, Milan D, Rogel-Gaillard C, éditeurs. Quae Éditions ; 2020, pp. 29-46